

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 5, 2022

Темпы появления и вымирания родов и общая схема диверсификации морских животных фанерозоя

В. Ю. Дмитриев 3

Ревизия позднемеловых видов отряда Nassellaria (Radiolaria) из коллекции Р.Х. Липман

В. С. Вишневецкая 11

Разнообразие и распространение брахиопод отряда Chonetida в карбоне

Г. А. Афанасьева 19

Первая находка Vactritoidea (Cephalopoda) в ассельско-сакмарских отложениях рифа Шахтау (Башкортостан)

А. Ю. Щедухин 29

Род Lissoceras (Ammonoidea: Lissoceratidae) в верхнем байоце (средняя юра) Северного Кавказа

В. В. Митта 37

Остракоды грязновской свиты (верхний ордовик, сандбий, идавере) запада Ленинградской области

Л. М. Мельникова, Г. В. Миранцев, С. С. Терентьев, Г. А. Анекеева 44

Некоторые новые остракоды из келловей–нижнего оксфорда Русской плиты (роды *Camptocythere* Triebel и *Procytherura* Whatley) и их стратиграфическое значение

Е. М. Тесакова, В. Б. Сельцер 58

Обзор Blattinopsidovых насекомых (Insecta: Blattinopsida) и флоры конца ранней–начала средней перми европейской части России

Д. С. Аристов, А. П. Расницын, С. В. Наугольных 79

Новый вид рода *Pseudauletes* Voss (Coleoptera: Rhynchitidae) из балтийского янтаря

А. А. Легалов 89

К ревизии пермских лучеперых рыб Европейской России. Часть 1

А. С. Бакаев 95

Новый вид скумбрий (Scomber, Scombroidei) из тархана (низы среднего миоцена) Северо-Западного Кавказа

А. Ф. Банников, И. Г. Еребахан 103

Первая находка рептилий в прибрежно-морском нижнем триасе горы Большое Богдо (Прикаспийская впадина)

И. В. Новиков, А. Г. Сенников, А. В. Ульяхин 111

Contents

No. 5, 2022

The Rates of Origination and Extinction of Genera and the General Scheme of Diversification of Phanerozoic Marine Animals <i>V. Yu. Dmitriev</i>	3
Revision of the Late Cretaceous Species of the Order Nassellaria (Radiolaria) from the R.Kh. Lipman Collection <i>V. S. Vishnevskaya</i>	11
Diversity and Distribution of the Carboniferous Brachiopods of the Order Chonetida <i>G. A. Afanasjeva</i>	19
The First Find of the Bactritoidea (Cephalopoda) in the Asselian-Sakmarian Beds of the Shakhtau Reef (Bashkortostan) <i>A. Yu. Shchedukhin</i>	29
The Genus <i>Lissoceras</i> (Ammonoidea: Lissoceratidae) in the Upper Bajocian (Middle Jurassic) of the Northern Caucasus, Russia <i>V. V. Mitta</i>	37
Ostracods of the Gryazno Formation (Upper Ordovician, Sandbian, Idavere) of the West of the Leningrad Region <i>L. M. Melnikova, G. V. Mirantsev, S. S. Terent'ev, G. A. Anekeeva</i>	44
Some New Callovian and Lower Oxfordian Ostracodes of the Russian Plate (Genera <i>Camptocythere</i> Triebel and <i>Procytherura</i> Whatley), and Their Stratigraphic Significance <i>E. M. Tesakova, V. B. Seltser</i>	58
Review of Blattinopsida (Insecta) and Flora of Latest Early and Early Middle Permian in European Part of Russia <i>D. S. Aristov, A. P. Rasnitsyn, S. V. Naugolnykh</i>	79
A New Species of the Genus <i>Pseudauletes</i> Voss (Coleoptera: Rhynchitidae) from Baltic Amber <i>A. A. Legalov</i>	89
On the Revision of the Permian Ray-Finned Fishes from European Russia. Part 1 <i>A. S. Bakaev</i>	95
A New Species of Mackerels (<i>Scomber</i> , Scombroidei) from the Tarkhanian (Lowermost Middle Miocene) of the Northwestern Caucasus <i>A. F. Bannikov, I. G. Erebakan</i>	103
First Find of Reptiles in the Nearshore Marine Lower Triassic of the Bolshoye Bogdo Mountain (CisCaspian Depression) <i>I. V. Novikov, A. G. Sennikov, A. V. Uliakhin</i>	111

УДК 56.017

ТЕМПЫ ПОЯВЛЕНИЯ И ВЫМИРАНИЯ РОДОВ И ОБЩАЯ СХЕМА ДИВЕРСИФИКАЦИИ МОРСКИХ ЖИВОТНЫХ ФАНЕРОЗОЯ

© 2022 г. В. Ю. Дмитриев*

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

*e-mail: vyudmi@mail.ru

Поступила в редакцию 09.02.2021 г.

После доработки 25.03.2022 г.

Принята к публикации 25.03.2022 г.

Рассмотрены основные характеристики появления и вымирания родов морских животных в течение фанерозоя. Предложено объяснение независимости скоростей появления и вымирания от биоразнообразия. Выявлены основные переломные моменты изменения характерных скоростей и кратко описана кусочно-линейная модель фанерозойской диверсификации морских животных. Сделаны выводы о существовании механизмов саморегуляции скоростей появления и вымирания, обусловленной эволюционным единством биоты.

Ключевые слова: эволюция таксономического разнообразия, темпы появлений и вымираний, эволюционный гомеостаз

DOI: 10.31857/S0031031X22050063

В истории таксономического разнообразия его изменения, как очевидно и общеизвестно, определяются соотношением появления и вымирания таксонов. Поэтому, рассматривая эволюцию разнообразия, следует учитывать необходимость согласования обсуждаемой в каждом конкретном исследовании картины диверсификации организмов со сведениями об их появлении и вымирании. Это несомненное условие обычно не соблюдается. В настоящей работе сначала изучаются особенности появления и вымирания родов морских животных в течение фанерозоя, и только после этого обсуждается эволюция их таксономического разнообразия. Материалом для предлагаемого исследования послужили сведения из компендиума Дж. Сепкоски (Sepkoski, 2002). Хотя эта сводка была опубликована 20 лет назад и представленный в ней материал нуждается в обновлении, современного обобщения еще не сделано, так что приходится пользоваться имеющимся. Несмотря на многочисленность публикаций, выполненных по данным Сепкоски, некоторые вопросы, как будет видно ниже, еще не были обсуждены, так что дальнейшее исследование этого материала является оправданным.

Имеются обоснованные сомнения в репрезентативности имеющихся палеонтологических и стратиграфических данных (Raup, 1976; Jablonski et al., 2003; Alroy, 2010; Hawkins et al., 2018). Поэтому невозможно считать, что выводы, получаемые в результате их изучения, описывают надежно

установленные факты, но они могут быть полезны в качестве интересных гипотез. Подготовка материала к предлагаемому исследованию заключалась только в распределении числа появлений и вымираний родов, датированных интервалом в два или более века, по этим векам пропорционально числам точно установленных в них появлений и вымираний. В работе использована шкала геологического возраста Ф. Градштейна с соавт. (Gradstein et al., 2020).

ОБОБЩЕННЫЕ СКОРОСТИ ПОЯВЛЕНИЯ И ВЫМИРАНИЯ РОДОВ

Для изучения скоростей (темпов) удобно рассматривать графики, показывающие накопленное число появившихся и вымерших родов в течение всего фанерозоя, от начала кембрия до нижней границы каждого из последующих веков (рис. 1). Угловые коэффициенты таких графиков равны скоростям, т.е. числу соответствующих событий за один млн лет. Графики наглядно выявляют основные особенности всего хода процесса. Появление и вымирание родов характеризуется долгопериодическими колебаниями около постоянных скоростей. Высокое значение показателей соответствия R^2 означает, что прямо пропорциональная зависимость удовлетворительно описывает основное варьирование изучаемых величин. Главный вывод состоит в том, что скорости появления и вымирания не зависят от разно-

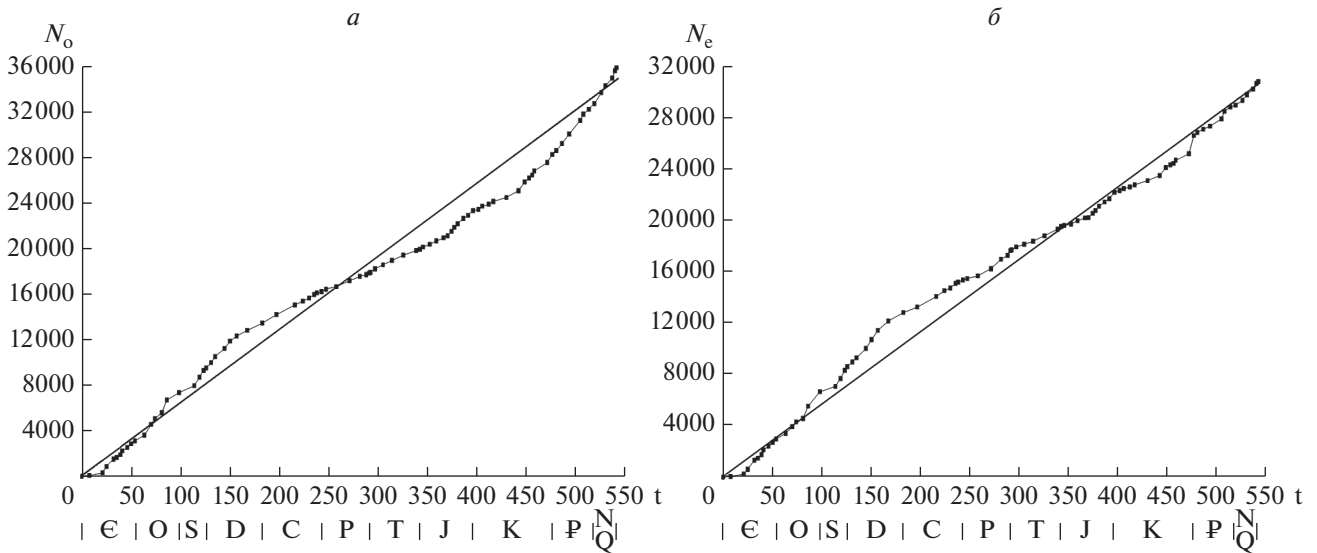


Рис. 1. Накопленное появление и вымирание родов морских животных от начала кембрия до современности: *a* – появление родов, $N_o = 61.249t$, $R^2 = 0.981$; *б* – вымирание родов, $N_e = 56.485t$, $R^2 = 0.986$. Обозначения осей на рис. 1–4: N_o – накопленное число появившихся родов, N_e – накопленное число вымерших родов, N – число родов на границах геологических веков, t – время в млн лет от начала кембрия (немакит-далдынского века).

образия, которое от кембрия до современности многократно возросло. Это заключение противоречит наиболее распространенному в палеонтологической литературе представлению об уменьшении в течение фанерозоя скорости вымирания (Raup, Sepkoski, 1982), появления (Sepkoski, 1998) или обеих скоростей (Peters, 2006; Alroy, 2008; Foote, 2010; и др.). Следует заметить, что в упомянутой работе Сепкоски скорость формообразования оценивалась по косвенному признаку – доле появившихся родов. Также на косвенных оценках – числе появившихся и вымерших родов, основано мнение А.В. Маркова (2001) о “стохастически постоянных” скоростях обоих процессов.

ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ПОСТОЯННЫХ СКОРОСТЕЙ

Считая постоянные скорости основной особенностью процесса, а отклонения от них явлениями второго порядка, можно рассмотреть биологический смысл постоянных скоростей. Если биотические отношения представителей разных родов не влияют на вероятности формообразования и вымирания, скорости обоих процессов должны прямо зависеть от наличного разнообразия. Следовательно, отсутствие такой зависимости свидетельствует о несомненной определяющей роли биотических отношений.

Зависимость от биотических отношений означает, что виды составляют некоторые совместно эволюционирующие группы. Вероятности появления и вымирания и соответствующие скорости зависят от группы. Если имеется N видов, подраз-

деленных на биотически связанные группы, то вклад всех групп, содержащих k видов, в общую скорость появления (или вымирания):

$$v_k = q_k r_k C_N^k,$$

где C_N^k – число групп по k видов ($k = 1, 2, \dots, N$), которые могут быть составлены из биоты, содержащей N видов, (число сочетаний из N по k); q_k – доля реализующихся в природе групп из C_N^k возможных; $r_k = r(k)$ – средние скорости появления (вымирания) в такой группе. Общая скорость появления (вымирания) V это сумма всех v_k . Поскольку q_k и r_k неотрицательны, то V всегда прямо зависит от N , кроме тривиального случая $k = N$ ($q_N = 1$, $C_N^N = 1$). Этот вывод точно так же применим и к родам.

Здесь рассмотрены постоянные q_k и r_k . Математически допустимы постоянные скорости появления и вымирания, если q_k и r_k являются переменными величинами, например, все произведения $q_k r_k$ обратно пропорциональны числам сочетаний C_N^k . Такой процесс вряд ли возможен, так что этот, как и другие мыслимые случаи переменных q_k и r_k , можно считать не заслуживающими внимания.

Таким образом, существующие в некоторый момент организмы составляют единую группу, эволюционирующую как целое в том смысле, что скорости появления и вымирания регулируются всей совокупностью биотических отношений. Но любая (древняя или современная) биота образует

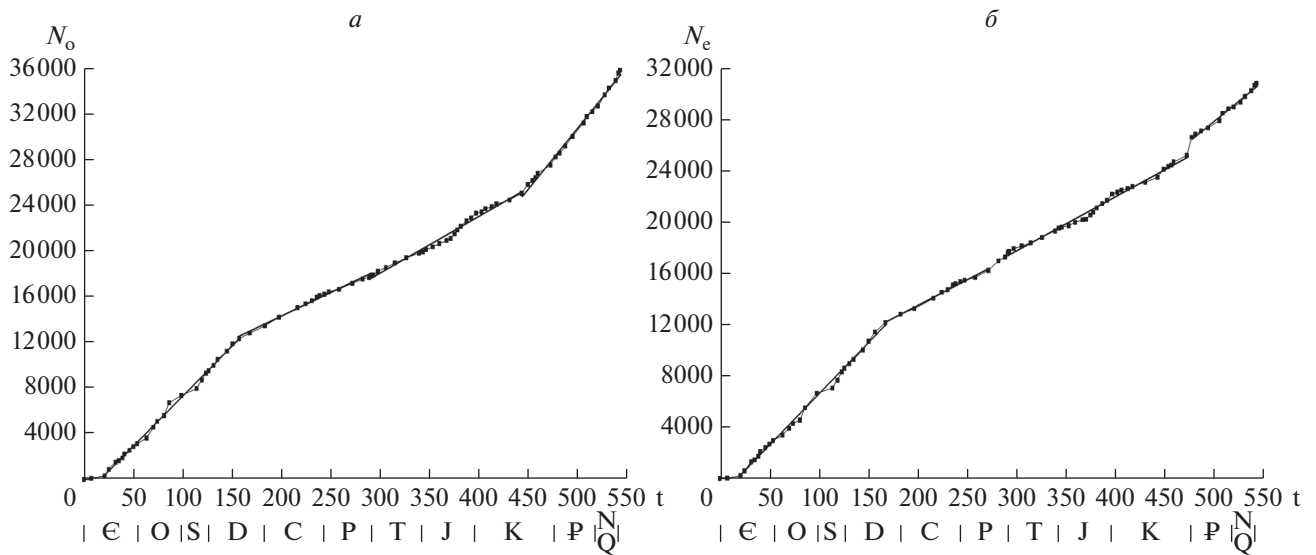


Рис. 2. Кусочно-линейное приближение накопленного появления и вымирания родов морских животных: *a* – появление, *б* – вымирание. Показатель соответствия обоих процессов $R^2 = 0.999$ для области линейной аппроксимации.

связную систему, в которой не существует изолированных видов или групп видов. В глобальной сети биотических отношений всегда можно найти путь от одного вида к любому другому, случай $k = N$ действительно осуществляется в экологии. Т.е. все организмы, составляющие полную биоту и связанные сетью биотических отношений, должны быть отождествлены с единой эволюционирующей группой, предсказываемой в результате исследования обобщенных скоростей появления и вымирания родов в геологическом прошлом.

Второй вывод из анализа обобщенных скоростей относится к вероятностям появления и вымирания отдельных родов. Основные величины, от которых зависят вероятности, это удельные скорости. В случае постоянных скоростей удельные скорости обратно пропорциональны разнообразию (числу родов), т.е. должны уменьшаться в течение фанерозоя при общем росте биоразнообразия, как и было показано ранее для семейств (Van Valen, 1984; Gilinsky, 1994) и позже для родов (Foote, 2000, 2003; Aberhan et al., 2012). Скаттер-диаграммы, непосредственно демонстрирующие обратную зависимость удельных скоростей от числа родов, были опубликованы автором (Дмитриев, 2001).

Скорости появления и вымирания всех морских родов в каждый момент времени – это средние величины, зависящие от распределения родов по их склонности к формообразованию или вымиранию. Постоянство скоростей накладывает определенные ограничения на возможные изменения обоих распределений во времени.

ДЕТАЛИЗИРОВАННЫЕ СКОРОСТИ ПОЯВЛЕНИЯ И ВЫМИРАНИЯ РОДОВ

Число родов на границах геологических веков есть разность чисел появлений и вымираний до этих границ. Согласно обобщенным скоростям (рис. 1), в течение фанерозоя число родов морских животных постоянно увеличивалось со скоростью 4.764 рода за млн лет. Показатель соответствия такого процесса фактически наблюдаемому $R^2 = 0.53$, т.е. использование обобщенных скоростей для описания фанерозойской диверсификации морских животных в целом не позволяет удовлетворительно охарактеризовать этот процесс. Чтобы получить более точное описание, следует рассмотреть кусочно-линейную модель появлений и вымираний родов (рис. 2; табл. 1).

Следствием кусочно-линейного описания появлений и вымираний является кусочно-линейная модель фанерозойской диверсификации морских животных (рис. 3; табл. 2).

Указанные в табл. 1 и 2 скорости зависят от состояния знаний, зафиксированного в использованном для данной работы компендиуме Сепкоски. При описании новых родов оценки скоростей увеличиваются. Кроме того, на них влияет постоянно идущее уточнение стратиграфического распространения родов. Поэтому основную смысловую нагрузку несут не сами скорости, а сведения об их изменениях при переходе от одного характерного интервала к другому.

После кембрия пять отрезков, характеризующихся различными режимами диверсификации, покрывают 453 млн лет, или почти 93% продол-

Таблица 1. Основные характеристики кусочно-линейного описания появления и вымирания родов морских животных в течение фанерозоя

Интервалы	L^*	V	R^2
Появления			
Атдабан—живет	136	87.58	0.997
Фран—дорашам	134	41.08	0.992
Инд—альб	151	49.73	0.984
Сеноман—ныне	97	106.44	0.994
Вымирания			
Атдабан—фран	146	79.44	0.996
Фамен—ленерд	104	40.19	0.992
Инд—кампан	180	42.28	0.990
Даний—ныне	65	62.80	0.985

* Обозначения к табл. 1, 2: L — продолжительность, млн лет, V — скорость, родов/млн лет, R^2 — достоверность.

жительности времени от начала ордовика до современности. Оставшиеся 7% приходятся на фран, среднюю—позднюю пермь и маастрихт, когда наблюдаемое разнообразие снижалось (прерывистые линии на рис. 3) — в маастрихте в течение одного века (в самом его конце?), или постепенно — в позднем девоне и, возможно, в средней и поздней перми. Изменение характерных скоростей определяет возможность периодизации истории морской биоты по этой характеристике ее развития (табл. 1 и 2) в дополнение к предложенным ранее различным схемам периодизации по

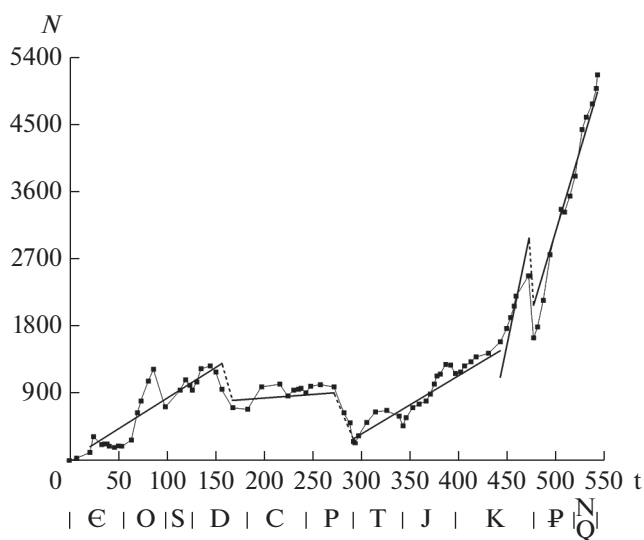


Рис. 3. Кусочно-линейная модель диверсификации морских животных фанерозоя, $R^2 = 0.975$ для всей области линейной аппроксимации. Прерывистыми линиями соединены концы интервалов аппроксимации.

Таблица 2. Основные характеристики кусочно-линейной модели фанерозойской диверсификации морских животных

Интервалы	L	V	R^2
Атдабан—живет*	136	8.14	0.792
Фамен—ленерд	104	0.88	0.556
Инд—альб	151	7.46	0.925
Сеноман—кампан	29	64.16	0.975
Даний—ныне	66	43.64	0.992

* См. следующий раздел.

другим основаниям (Bottjer, Ausich, 1986; Марков, 2001).

Ордовикско-среднедевонский этап характеризуется высокими скоростями появления и вымирания родов и диверсификации. Карбоново-раннепермский этап отличается низкими скоростями. В триасе-раннем мелу скорости появления и вымирания родов сравнимы с позднепалеозойскими, но их разность резко увеличена, так что скорость диверсификации сравнима с ордовикско-девонской. С середины мела происходит переход к очень высокой скорости появления родов, что может быть связано со все большим влиянием знаний о современной фауне (Raup, 1979). Скорость вымирания в кайнозой несколько увеличена по сравнению с позднепалеозойской и мезозойской, но не достигает уровня ордовикско-среднедевонской. Скорость диверсификации в позднем мелу и кайнозой значительно превосходит таковую во всей предыдущей истории морской биоты. Некоторое превышение ее в позднем мелу по сравнению с кайнозой нельзя считать убедительно установленным. Переход от ранне-среднепалеозойского этапа к позднепалеозойскому совпадает со снижением биоразнообразия в позднем девоне, а от позднепалеозойского к триас-раннемеловому — со снижением разнообразия в средней и поздней перми. Переход в середине мелового периода к кайнозойскому типу процесса не связан, в отличие от двух предыдущих, с предшествующим уменьшением числа родов. Кусочно-линейная модель детализированных скоростей игнорирует минимумы разнообразия на границах ордовик—силур и триас—юра, как и все малые минимумы (рис. 2, 3). После глубокого минимума на границе мела и палеогена существенного изменения скоростей не происходит.

КЕМБРИЙСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

Показанная на рис. 3 кусочно-линейная схема фанерозойской эволюции биоразнообразия неприменима к кембрийскому периоду (рис. 4). В среднем и позднем кембрии число родов менялось незначительно (Дмитриев, 2001; Marshall,

2006; Rasmussen et al., 2019). Общий уровень разнообразия в это время длительно сохранялся при быстром обновлении фаунистического состава морской биоты. Единственное существенное снижение разнообразия происходит в ботомском веке почти целиком за счет вымирания археоциат, как ранее было установлено Сепкоски (Sepkoski, 1979) по семействам. Переход к мощной ордовикской диверсификации происходит постепенно, без снижения разнообразия перед ним (Vambach et al., 2004).

ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде всего, следует остановиться на механизме, обеспечивающем эволюционное единство биоты, следующее из интерпретации обобщенных скоростей. Скорее всего, оно является результатом большого различия характерных времен экологических и эволюционных процессов. Действительно, согласно данным Сепкоски, среднее время между двумя появлениями новых родов морских животных — около 16 тыс. лет, а вымираниями — 18 тыс. лет, тогда как обычный период популяционных волн на три порядка меньше. Данные Сепковски занижают родовое богатство древних морских животных (Алексеев, 2001; Дмитриев, 2016), но даже при полном знании всей фауны отличие характерных времен будет очень велико.

Сеть биотических взаимовлияний с элементами в ее узлах, меняющими свои свойства в зависимости от характера приходящих сигналов, во многом сходна с нейронными сетями. Эта аналогия в дальнейшем может оказаться продуктивной.

В подобных сетях обычно возникают те или иные автоколебания, и это следует учитывать при каузальном анализе минимумов биоразнообразия, традиционно отождествляемых с массовыми вымираниями. Поскольку время между двумя биотически взаимозависимыми событиями даже на сильно удаленных друг от друга территориях может быть много меньше разрешающей способности стратиграфии, такие события будут приняты за одновременные. Эта синхронность может относиться даже к событиям, происходящим в море и на суше, но выявление их причинной связи будет сильно затруднено или невозможно, и использование таких совпадений для событийной корреляции окажется проблематичным.

Снижение вероятностей появления и вымирания отдельных родов при росте разнообразия может означать зависящее от него увеличение эволюционной стабильности биоты. В связи с этим представляет интерес сообщение Маркова (Markov, 2009) о корреляции продолжительности су-

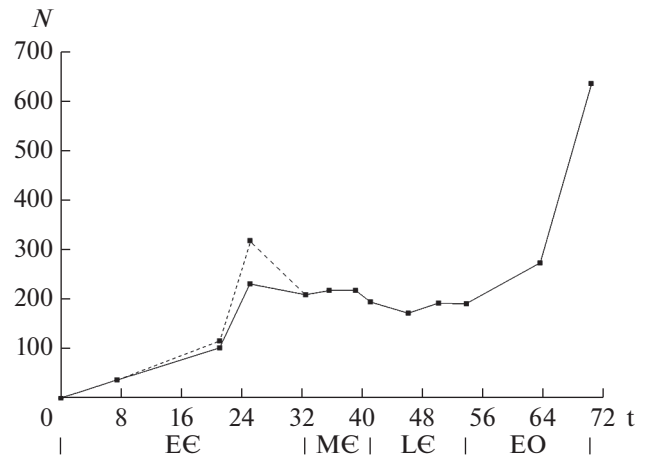


Рис. 4. Изменения числа родов морских животных в течение кембрия и раннего ордовика. Сплошная линия показывает ход кембрийской диверсификации, без археоциат, прерывистая — с их учетом.

ществования родов и родового богатства сообществ, в которых эти роды обитали.

Саморегуляция скоростей появления и вымирания родов, определяемая их биотическими отношениями, — это ясный случай гомеостаза, зависящего от эволюционных свойств биоты. Другие примеры, такие как длительное сохранение основных температурных и химических параметров биосферы, определяющее возможность существования жизни, являются предметом длительной дискуссии о пределах биотического регулирования (Tugrell, 2013).

Большой интерес представляет обсуждение механизмов, обеспечивающих гомеостаз скоростей появления и вымирания. В этом отношении обращает на себя внимание связность биоты (отношение числа реализованных биотических связей, т.е. таких случаев, когда некоторый род влияет на какой-либо другой род, к числу возможных связей). Общее число связей равно $CN(N-1)/2$, N — число родов, C — связность. Среднее число связей на род будет $C(N-1)/2$, а поскольку $N \gg 1$, то оно близко к $CN/2$. В случае постоянной связности среднее число связей единичного рода меняется так же, как разнообразие, и это очень просто объясняет биологический механизм обратной зависимости вероятностей появления и вымирания от числа таксонов и сохранения постоянной скорости при увеличении числа связей. В экологии современных сообществ их постоянная связность предполагалась ранее (Martinez, 1992). Дальнейшее обсуждение вопроса о соотношениях связности, видового богатства и стабильности сообществ свидетельствует о сложности и отсутствии однозначного решения этой проблемы

(Landi et al., 2018). Аналогия с сообществами может быть некорректной и затруднять понимание механизма изучаемых здесь процессов. Поэтому применительно ко всем организмам в геологическом времени лучше говорить об эволюционной связности биоты.

В случае постоянной эволюционной связности среднее число биотических связей отдельных родов увеличивается параллельно общему росту биоразнообразия в фанерозое. Это число может служить грубой характеристикой биотического компонента экологической специализации родов, т.е., в течение фанерозоя при постоянной связности специализация в среднем должна постепенно уменьшаться. Поскольку скорости появления и вымирания оказываются зависящими от общего уровня специализации родов, то наблюдаемые отклонения скоростей от их средних значений должны в значительной степени определяться колебаниями уровня специализации.

Постоянная эволюционная связность — интересный, но не единственно возможный случай. Вполне может существовать закономерный тренд связности. Выяснение этого — вопрос эмпирического изучения, которое для палеонтологического материала сильно затруднено, но косвенные данные, вероятно, могут быть получены при анализе специализации таксонов.

Кусочно-линейная модель диверсификации описывает этот процесс, согласуясь с данными о появлениях и вымираниях родов. Этим она отличается от других ранее предложенных моделей, как кусочных, выделяющих интервалы логистического роста (Sepkoski, 1979; Courtillot, Gaudemer, 1996), так и единообразно описывающих изменения таксономического разнообразия в течение всего фанерозоя (Benton, 1995; Markov, Korotaev, 2007; Марков, Коротаев, 2007, 2009). Экспоненциальная модель М. Бентона и гиперболическая модель А.В. Маркова и А.В. Коротаева коренным образом отличаются друг от друга по своему биологическому смыслу: первая подразумевает процесс, не зависящий от биотических отношений, тогда как вторая — сильно зависящий от них. Сравнительный анализ обеих моделей показывает, что они в равной мере соответствуют имеющемуся фактическому материалу, то есть описывают наблюдаемые изменения разнообразия со сходной достоверностью (Дмитриев, 2011), так что статистические критерии не позволяют определить, какую из них следует предпочесть. Изучение же изменений числа родов как процесса, зависящего от соотношения их появлений и вымираний, вынуждает отвергнуть обе модели. Это же можно сказать и о любых других возможных попытках внешне удачного единичного описа-

ния всего фанерозойского процесса монотонной функцией с двумя-тремя параметрами без учета данных о появлениях и вымираниях.

ВЫВОДЫ

1. Появление и вымирание родов характеризуется долгопериодическими колебаниями около постоянных скоростей, не зависящих от мгновенного разнообразия вследствие определяющей роли биотических отношений.

2. Существующие в некоторый момент организмы составляют единую группу, эволюционирующую как целое в том смысле, что скорости появления и вымирания гомеостатически регулируются всей совокупностью биотических отношений.

3. Эволюционное единство биоты является результатом большого различия характерных времен экологических и эволюционных процессов.

4. Эволюционная стабильность биоты увеличивается с ростом биоразнообразия.

5. После кембрия по скоростям появления, вымирания и диверсификации различается четыре основных этапа развития: тремадок—живетский, фамен—раннепермский, триас—раннемеловой и позднемеловой—кайнозойский.

6. Изменения скоростей на интервалах линейной аппроксимации могут быть связаны с изменениями среднего уровня экологической специализации таксонов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А.С.* Палеонтологическая летопись и ее свойства // Алексеев А.С., Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г. Эволюция таксономического разнообразия. М.: ГЕОС, 2001. С. 8–18 (Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 5).
- Дмитриев В.Ю.* Кривые разнообразия // Алексеев А.С., Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г. Эволюция таксономического разнообразия. М.: ГЕОС, 2001. С. 19–67 (Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 5).
- Дмитриев В.Ю.* Эволюция биоразнообразия: гипербола или экспонента? // Палеонтол. журн. 2011. № 6. С. 107–110.
- Дмитриев В.Ю.* Полное разнообразие ископаемых: перспективы // Палеонтол. журн. 2016. № 6. С. 3–10. <https://doi.org/10.7868/S0031031X16060064>
- Марков А.В.* Новый подход к моделированию динамики разнообразия фанерозойской морской биоты // Журн. общ. биол. 2001. Т. 62. № 6. С. 460–471.
- Марков А.В., Коротаев А.В.* Динамика разнообразия фанерозойских морских животных соответствует модели гиперболического роста // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 1. С. 3–18.

- Марков А.В., Коротаев А.В.* Гиперболический рост в живой природе и обществе. М.: URSS, 2009. 198 с.
- Aberhan M., Nürnberg S., Kiessling W.* Vision and the diversification of Phanerozoic marine invertebrates // *Paleobiology*. 2012. V. 38. № 2. P. 187–204. <https://doi.org/10.5061/dryad.qt0c2>
- Alroy J.* Dynamics of origination and extinction in the marine fossil record // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2008. V. 105. Suppl. 1. P. 11536–11542. <https://doi.org/10.1073/pnas.0802597105>
- Alroy J.* Fair sampling of taxonomic richness and unbiased estimation of origination and extinction rates // *Quantitative methods in paleobiology. Short course / Eds Alroy J., Hunt G.* New Haven, CT: 2010. P. 55–80 (Pap. Paleontol. Soc. V. 16). <https://doi.org/10.1017/S1089332600001819>
- Bambach R.K., Knoll A.H., Wang S.C.* Origination, extinction, and mass depletions of marine diversity // *Paleobiology*. 2004. V. 30. № 4. P. 522–542. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2004\)030,0522:OEAMDO.2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2004)030,0522:OEAMDO.2.0.CO;2)
- Benton M.J.* Diversification and extinction in the history of life // *Science*. 1995. V. 268. № 5207. P. 52–58.
- Bottjer D.J., Ausich W.I.* Phanerozoic development of tiering in soft substrata suspension-feeding communities // *Paleobiology*. 1986. V. 12. № 4. P. 400–420.
- Courtillot V., Gaudemer Y.* Effects of mass extinction on biodiversity // *Nature*. 1996. V. 381. № 6578. P. 146–148. DOI.org/10.1038/381146a0
- Foote M.* Origination and extinction components of taxonomic diversity: general problems // *Paleobiology*. 2000. V. 26. Iss. S4: Deep Time: Paleobiology's Perspective. P. 74–102. <https://doi.org/10.1017/S0094837300026890>
- Foote M.* Origination and extinction through the Phanerozoic: a new approach // *J. Geol.* 2003. V. 111. № 2. P. 125–148. <https://doi.org/10.1086/345841>
- Foote M.* The geologic history of biodiversity // *Evolution Since Darwin: the First 150 Years / Eds Bell M.A., Futuyama D.J., Eanes W.F., Levinton J.S.* Sunderland, MA: Sinauer, 2010. P. 479–510.
- Gilinsky N.L.* Volatility and the phanerozoic decline of background extinction intensity // *Paleobiology*. 1994. V. 20. № 4. P. 445–458. <https://doi.org/10.1017/s0094837300012926>
- Gradstein F.M., Ogg J.G., Schmitz M.D., Ogg G.M.* (Eds). *Geologic Time Scale 2020*. Elsevier, 2020. V. 1, 2. 1357 p. <https://doi.org/10.1016/C2020-1-02369-3>
- Hawkins A.D., Kowalewski M., Xiao S.* Breaking down the lithification bias: the effect of preferential sampling of larger specimens on the estimate of species richness, evenness, and average specimen size // *Paleobiology*. 2018. V. 44. № 2. P. 326–345. <https://doi.org/10.1017/pab.2017.39>
- Jablonski D., Roy K., Valentine J. W. et al.* The impact of the Pull of the Recent on the history of marine diversity // *Science*. 2003. V. 300. № 5622. P. 1133–1135. <https://doi.org/10.1126/science.1083246>
- Landi P., Minoarivelo H.O., Brännström E. et al.* Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory // *Population Ecol.* 2018. V. 60. № 4. P. 319–345. <https://doi.org/10.1007/s10144-018-0628-3>
- Markov A.V.* Alpha diversity of Phanerozoic marine communities positively correlates with longevity of genera // *Paleobiology*. 2009. V. 35. № 2. P. 231–250. <https://doi.org/10.1666/070771>
- Markov A.V., Korotayev A.V.* Phanerozoic marine biodiversity follows a hyperbolic trend // *PalaeoWorld*. 2007. V. 16. № 4. P. 311–318. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2007.01.002>
- Marshall C.R.* Explaining the Cambrian “Explosion” of animals // *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* 2006. V. 34. P. 355–384. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.33.031504.103001>
- Martinez N.D.* Constant connectance in community food webs // *Amer. Natur.* 1992. V. 139. № 6. P. 1208–1218. <https://doi.org/10.1086/285382>
- Peters S.E.* Genus extinction, origination, and the durations of sedimentary hiatuses // *Paleobiology*. 2006. V. 32. № 3. P. 387–407. <https://doi.org/10.1666/050811>
- Rasmussen C.M.Ø., Kröger B., Nielsen M.L., Colmenar J.* Cascading trend of Early Paleozoic marine radiations paused by Late Ordovician extinctions // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2019. V. 116. № 15. P. 7207–7213. <https://doi.org/10.1073/pnas.1821123116>
- Raup D.M.* Species diversity in the Phanerozoic: an interpretation // *Paleobiology*. 1976. V. 2. № 4. P. 289–297. <https://doi.org/10.1017/S0094837300004929>
- Raup D.M.* Biases in the fossil record of species and genera // *Bull. Carnegie Mus. Natur. Hist.* 1979. № 13. P. 85–91.
- Raup D.M., Sepkoski J.J., Jr.* Mass extinctions in the marine fossil record // *Science*. 1982. V. 215. № 4539. P. 1501–1503. <https://doi.org/10.1126/science.215.4539.1501>
- Sepkoski J.J., Jr.* A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity II. Early Phanerozoic families and multiple equilibria // *Paleobiology*. 1979. V. 5. № 3. P. 222–251. <https://doi.org/10.1017/S0094837300006539>
- Sepkoski J.J., Jr.* Rates of speciation in the fossil record // *Phil. Trans. Roy. Soc. London B*. 1998. V. 353. № 1366. P. 315–326. <https://doi.org/10.1098/rstb.1998.0212>
- Sepkoski J.J., Jr.* A Compendium of Fossil Marine Animal Genera // *Bull. Amer. Paleontol.* 2002. № 363. 560 p.
- Tyrrell T.* *On Gaia a critical investigation of the relationship between life and Earth*. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press, 2013. 320 p. <https://doi.org/10.1515/9781400847914>
- Van Valen L.* A resetting of Phanerozoic community evolution // *Nature*. 1984. V. 307. № 5. P. 50–52. <https://doi.org/10.1038/307050a0>

The Rates of Origination and Extinction of Genera and the General Scheme of Diversification of Phanerozoic Marine Animals

V. Yu. Dmitriev

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

The main characteristics of the origination and extinction of marine animal genera during the Phanerozoic are considered. An explanation of the independence of the rates of origination and extinction from biodiversity is proposed. The main tipping points of changes in characteristic velocities are revealed and a piecewise linear model of Phanerozoic diversification of marine animals is briefly described. Conclusions are drawn about the existence of mechanisms of self-regulation of the rates of occurrence and extinction due to the evolutionary unity of biota.

Keywords: evolution of the taxonomic diversity, origination and extinction rates, evolutionary homeostasis

УДК 563.14:551.763.3

РЕВИЗИЯ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ВИДОВ ОТРЯДА NASSELLARIA (RADIOLARIA) ИЗ КОЛЛЕКЦИИ Р.Х. ЛИПМАН

© 2022 г. В. С. Вишневская*

Геологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

*e-mail: valentina.vishnaa@mail.ru

Поступила в редакцию 22.03.2022 г.

После доработки 31.03.2022 г.

Принята к публикации 31.03.2022 г.

Проведено детальное исследование голотипов позднемиловых видов родов *Dictyomitra* Zittel, 1876 и *Lithostrobos* Bütschli, 1882 (*Radiolaria*) из коллекции Р.Х. Липман. Показано, что не все они отвечают диагнозу этих родов. Установлена принадлежность *Dictyomitra gigantea* Lipman, 1952, *D. scalaris* Lipman, 1952 и *Lithostrobos turritella* Lipman, 1952 к роду *Xitus* Pessagno, 1977. Пересмотрен и дополнен диагноз трех видов: *Xitus giganteus* (Lipman, 1952), emend. nov., *X. scalaris* (Lipman, 1952), emend. nov. и *X. turritellus* (Lipman, 1952), emend. nov. Дополнено описание *Dictyomitra striata* Lipman, 1952 и *Lithostrobos rostovzevi* Lipman, 1960. Виды, опубликованные без сопровождения соответствующим описанием или диагнозом, рассматриваются как *Lithocampe tetracamerata* Lipman nom. nud. и *Theocampe sibirica* Lipman nom. nud.

Ключевые слова: радиолярии, сантон–кампан, Русская плита, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S0031031X22050130

ВВЕДЕНИЕ

В настоящей работе продолжена ревизия голотипов радиолярий из меловых коллекций Р.Х. Липман, хранящихся в Центральном научно-исследовательском геолого-разведочном музее им. Ф.Н. Чернышева (ЦНИГР музей) при Всероссийском научно-исследовательском геологическом ин-те им. А.П. Карпинского (ВСЕГЕИ), г. С.-Петербург.

Ревизируемые виды отряда *Nassellaria* часто использовались и продолжают применяться в палеонтологической практике (Petrushevskaya, Kozlova, 1972; Амон, 2000; Вишневская, 2001, 2019; Popova-Goll et al., 2005; Гужиков и др., 2017; Ovechkina et al., 2021). Несмотря на то, что все иллюстрации голотипов радиолярий были выполнены в виде рисунков с помощью рисовального аппарата Лейтца (Липман, 1952, 1962), понимание видов остается не всегда однозначным (Козлова, Горбовец, 1966; Petrushevskaya, Kozlova, 1972; Амон, 2000 и др.), что потребовало: (1) провести дополнительное исследование голотипов с применением фотографирования в оптическом микроскопе, (2) выполнить изучение нового материала в сканирующем электронном микроскопе, (3) осуществить ревизию и дополнить диагнозы видов.

Среди позднемиловых представителей отряда *Nassellaria* Липман описала три вида из рода *Dictyomitra* Zittel, 1876 и два вида из рода *Lithostrobos* Bütschli, 1882. Все виды были описаны из одного стратиграфического интервала, сантон–кампан, но из разных регионов. Виды *Dictyomitra gigantea* Lipman, 1952, *D. scalaris* Lipman, 1952, *D. striata* Lipman, 1952 и *Lithostrobos turritella* Lipman, 1952 происходят из верхнемиловых отложений Русской плиты (Пензенская обл.), а *L. rostovzevi* Lipman, 1960 – из Западной Сибири (Тюменская обл.). Кроме этого, в литературе встречаются еще два вида из отряда *Nassellaria*: *Theocampe sibirica* Lipman, 1962 (Основы..., 1959, рис. 172; Липман, 1962, табл. III, фиг. 5, 6; Амон в: Папулов и др., 1990, табл. II, фиг. 4; Амон, 2000, с. 64, табл. IX, фиг. 1, 2; табл. XI, фиг. 12) и *Lithocampe tetracamerata* Lipman, 1962 (Липман, 1962, табл. III, фиг. 15), которые отсутствуют в коллекции. Один из них, *L. tetracamerata*, позднее был переведен в род *Immersothorax*: *I. tetracamerata* (Lipman, 1962) (Амон, 2000, с. 64, табл. XLVII, фиг. 5, 9; табл. XLIII, фиг. 5, 13).

МАТЕРИАЛ

Голотипы видов, установленные Р.Х. Липман, залиты канадским бальзамом и хранятся на препаратных стеклах в ЦНИГР музей. Они принадлежат двум разным коллекциям:

– в коробке № 6999 (радиолярии из кампана района г. Кузнецка Пензенской обл.) хранятся голотипы: № 44/6999 (8/5) – *Lithostrobos turritella* Lipman, 1952, № 48/6999 (8/8) – *Dictyomitra striata* Lipman, 1952, № 46/6999 (16/4) – *D. scalaris* Lipman, 1952, № 47/6999 (16/45) – *D. gigantea* Lipman, 1952; коллекция Липман № 6999 охарактеризована как радиолярии верхних ярусов верхнего мела и частично туронские из скважин г. Кузнецка Пензенской обл. (Каталог..., 1979, с. 213–214);

– в коробке № 7767 (радиолярии из сантон–кампана, нижняя радиоляриевая толща; и эоцена, верхняя радиоляриевая толща Западной Сибири) хранится голотип № 24/7767 (252/3) – *Lithostrobos rostovzevi* Lipman, 1960 (Каталог..., 1985, с. 129).

В коллекциях ЦНИГР музея отсутствуют голотипы двух видов: *Lithocampe tetracamerala* Lipman, 1962 (Липман, 1962, табл. III, фиг. 15) и *Theosampe sibirica* Lipman, 1962 (Липман, 1962, табл. III, фиг. 5, 6). Эти голотипы самой Липман в ее работах не указаны, и сведения о них не содержатся в каталогах (Каталог..., 1979, 1985).

Исследованные автором радиолярии из верхнемеловых отложений Русской плиты и Западно-Сибирской низменности хранятся в Геологическом ин-те РАН (ГИН РАН), колл. №№ K22, 112, 2012-2, 2014-1, 2014-2 и 2019-3.

Все голотипы видов из коллекции Липман были впервые сфотографированы автором под оптическим микроскопом во ВСЕГЕИ. Объемные изображения дополнительных экземпляров из коллекции автора в результате фотографирования под сканирующим электронным микроскопом в Ин-те литосферы (ИЛ РАН, до 2004 г.) и в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН, г. Москва (ПИН) позволили придать наглядность, и в результате проведенных исследований достичь однозначности в понимании обсуждаемых видов.

РЕЗУЛЬТАТЫ РЕВИЗИИ

Виды *Dictyomitra striata* Lipman, 1952 и *Lithostrobos rostovzevi* Lipman, 1960 являются зональными в региональной схеме верхнемеловых отложений. Липман (1960, 1962) по материалам бурения на территории Западной Сибири для нижней радиоляритовой толщи славгородской свиты предложила выделять биоцону, или сантон–кампанский комплекс радиолярий с *Dictyomitra striata*. *Lithostrobos rostovzevi* является индекс-видом сантон–кампана для умеренной и бореальной областей Русской плиты (Вишневская, 2001). Слои с *Lithostrobos turritella*, соответствующие среднему кампану, установлены в разрезе Нижняя Банновка (Саратовская обл.) в пачках 1–7 (Гужиков

и др., 2017). В связи с неоднозначностью понимания этих очень важных для стратиграфии верхнего мела зональных видов назрела необходимость ревизии перечисленных таксонов.

Липман (1952, 1960), как и Г.Э. Козлова (Козлова, Горбовец, 1966), роды *Dictyomitra* Zittel, 1876 и *Lithostrobos* Bützchli, 1882 относили к семейству *Cyrtoidae* Haeckel, 1862 на основании поступательного нарастания камер и завершения открытым устьем. М.Г. Петрушевская (Petrushenskaya, Kozlova, 1972) и Э.О. Амон (2000) определили род *Dictyomitra* в семейство *Archaeodictyomitridae* Pessagno, 1976, согласно мультисегментной раковине с продольной ребристостью или тонкоструйчатостью, а род *Lithostrobos* поместили в семейство *Stichocapsidae* Haeckel, 1881, у которого 5–10 камерных колец и крупный цефалис с внутренним поперечником до 20 мкм. К семейству *Stichocapsidae* Haeckel, 1881 отнесен и вид *Dictyomitra scalaris* Lipman (Амон, 2000).

В связи с неоднозначностью понимания позднемеловых видов из отряда *Nassellaria*, описанных Липман (1952, 1962), а также с различной трактовкой их систематической принадлежности, автором была проведена ревизия вышеперечисленных видов.

ИСПРАВЛЕННЫЕ НАЗВАНИЯ (EMENDATIONS)

Детальное исследование голотипов трех позднемеловых видов, *Dictyomitra gigantea* Lipman, *D. scalaris* Lipman и *Lithostrobos turritella* Lipman, описанных Липман (1952, 1960, 1962), показало, что они имеют двухслойное узловатое строение стенки и отвечают диагнозу рода *Xitus* Pessagno, 1977 из семейства *Xitidae* Pessagno, 1977. В связи с этим пересмотрены диагнозы *X. giganteus* (Lipman, 1952), emend. nov., *X. scalaris* (Lipman, 1952), emend. nov., *X. turritellus* (Lipman, 1952), emend. nov. и переопределена их родовая принадлежность. Описание видов *Dictyomitra striata* Lipman, 1952 и *Lithostrobos rostovzevi* Lipman, 1960 расширено и дополнено, благодаря применению методов современной микроскопии.

НЕДЕЙСТВИТЕЛЬНЫЕ НАЗВАНИЯ

Впервые название вида “*Theosampe sibirica* Lipman” и его первое изображение как “*Theosampe sibirica* Lipman; ×180, сантон–кампан, Западно-Сибирская низменность, Тюмень (колл. Р.Х. Липман)” без словесного описания появились в “Основах палеонтологии” (1959, с. 457, рис. 172).

Второе опубликованное изображение *T. sibirica* Lipman, 1962, которое ранее фигурировало под названием *Theosampe* sp. (Глазунова и др., 1960, табл. XXXI, фиг. 7, 8) появилось только в 1962 г.

(Липман, 1962, табл. III, фиг. 5, 6). При этом один экземпляр *Theosampe* sp. (Глазунова и др., 1960, табл. XXXI, фиг. 7) происходит из Октябрьской скважины 1-Р, обр. 6/1 с интервала глубин 540.6–546.6 м, а другой экземпляр *Theosampe* sp. (Глазунова и др., 1960, табл. XXXI, фиг. 8) встречен в Тюменской опорной скважине 1-Р, обр. 253/6 в интервале глубин 566–567 м. Все экземпляры относятся к нижней радиоляриевой толще сантона–кампана. *T. sibirica* Lipman, 1962 в рукописной описи к коллекции значится как голотип 6/1 под № 32/7767.

Вид, проиллюстрированный как *Lithosampe tetracamerata* Lipman, 1962 из Октябрьской скважины 1-Р, обр. 6/2 с интервала глубин 540.6–546.6 (Липман, 1962, табл. III, фиг. 15), в более ранней работе приведен под названием *Lithosampe* sp. (Глазунова и др., 1960, табл. XXXI, фиг. 9).

Поскольку описание видов *Lithosampe tetracamerata* Lipman, 1962 и *Theosampe sibirica* Lipman, 1962 в публикациях отсутствует, то эти видовые названия следует рассматривать как *nomen nudum* (O'Dogherty et al., 2009).

В соответствии с требованиями МКЗН, эти видовые названия не соответствуют критериям пригодности. Согласно положениям глав 4 и 5 Международного кодекса зоологической номенклатуры (цитата), “Чтобы быть пригодным, каждое новое название, опубликованное после 1930 г., должно... *сопровождаться описанием или диагнозом со словесным указанием признаков, которые предназначены для того, чтобы дифференцировать данный таксон...*” (Международный..., 2004, с. 56).

* * *

В приведенных ниже палеонтологических описаниях использованы общепринятые термины. В данной работе использована классификация и систематика П. Девевера с соавт. (De Wever et al., 2001), Л. О’Догерти с соавт. (O’Dogherty et al., 2009) и Н. Сузуки с соавт. (Suzuki et al., 2021), с некоторыми изменениями.

Автор выражает благодарность А.С. Алексею (МГУ) за поддержку идеи ревизии коллекции радиолярий Р.Х. Липман и оказание содействия по работе с коллекциями в ЦНИГР музей, О.Л. Косовой и Т.Ю. Толмачевой (ВСЕГЕИ) за помощь в оборудовании рабочего места с целью фотографирования голотипов, Э.О. Амону и М.С. Афанасьевой (ПИН РАН) за критические замечания и ценные советы. Хочу выразить особую признательность сотруднице ЦНИГР музея Т.В. Куражевой за оказанное внимание и помощь в работе с коллекциями.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

К Л А С С RADIOLARIA

ПОДКЛАСС POLYCYSTINA

О Т Р Я Д NASSELLARIA

СЕМЕЙСТВО ARCHAEOICTYOMITRIDAE PESSAGNO, 1976

Род *Dictyomitra* Zittel, 1876, emend Pessagno, 1976

Типовой вид — *Dictyomitra multicostata* Zittel, 1876 (Zittel, 1876, с. 274, табл. XXXIII, фиг. 10; табл. LIV, фиг. 16); верхний мел Германии.

Д и а г н о з. Раковина многосегментная высоко коническая, с продольной тонкоструйчатостью в виде ребер и открытым устьем. Между ребрами по одной поре.

В и д о в о й с о с т а в. Более 30 видов, распространенных всесветно (O’Dogherty et al., 2009).

С р а в н е н и е. *Dictyomitra* Zittel отличается от других родов развитием струйчатости и наличием пережимов между сегментами.

Dictyomitra striata Lipman, 1952

Табл. I, фиг. 1–7 (см. вклейку)

Dictyomitra striata Lipman, 1952, с. 41, табл. III, фиг. 12–14; 1960, с. 134, табл. XXXII, фиг. 12, 13; 1962, с. 313, табл. 3, фиг. 13, 14; Козлова, Горбовец, 1966, с. 116, табл. 6, фиг. 2–5; Petrushevskaya, Kozlova, 1972, с. 550, табл. 8, фиг. 12, 13; Vishnevskaya, 1986, табл. 1, фиг. 6; Геология..., 1987, с. 59, табл. 10, фиг. 8; Басов, Вишневская, 1991, с. 164, табл. 12, фиг. 10; Атлас..., 1993, с. 75, табл. 1, фиг. 9, табл. 11, фиг. 6; Vishnevskaya, De Wever, 1998, с. 256, табл. 3, фиг. 21; Практическое..., 1999, табл. 52, фиг. 14; Амон, 2000, с. 71, табл. 9, фиг. 17–19; Вишневская, 2001, табл. 94, фиг. 7, табл. 116, фиг. 10; Казинцова, Вишневская, 2003, табл. 1, фиг. 21.

Dictyomitra andersoni (Campbell et Clark): Гужиков и др., 2017, табл. 4, фиг. 21.

Dictyomitra gigantea Lipman: Амон, 2000, с. 71, табл. 10, фиг. 1–3.

Г о л о т и п — ЦНИГР музей, № 48/6999(8/8), целый скелет; Пензенская обл., район г. Кузнецка; верхний мел, кампан (Липман, 1952, табл. III, фиг. 12).

О п и с а н и е (по Липман, 1952, с добавлениями). Многосегментный, башнеобразный высоко конический скелет, составлен семью–десятью сегментами, постепенно увеличивающимися в размерах от вершины к основанию, с широким круглым устьем на последнем нижнем сегменте. Цефалис очень маленький, округло-конический. Все сегменты округлые и отделены друг от друга отчетливыми поперечными перегородками и тонкими углубленными швами с двумя рядами мелких пор, в результате чего края скелета волнистые. Поры в междукламерных перегородках круглые, один ряд — сквозные, другой ряд — реликтовые. В апикальной части раковины иногда отмечаются три ряда пор. На сегментах поры отсутствуют или представлены редкими недоразвитыми реликтовыми формами. По всему скелету, от первых сегментов до последних, идут про-

дольные тончайшие ребра в виде полосок, выступающие на крае последнего нижнего сегмента тонкими зубчиками. Число ребер на нижних сегментах 12–14 на полуокружность; их количество зависит от размеров скелета. На крупных экземплярах число ребер максимальное.

Размеры (в мкм): высота скелета варьирует от 180 до 360, ширина от 85 до 135, диаметр устья 50–125. Диаметр пор 2–4.

Изменчивость. Изменчива форма скелета: от форм широких в основании до более узких. Изменчиво число сегментов и количество ребер на них. Постоянными признаками являются: постепенное увеличение размеров сегментов, тонкие углубленные поперечные швы, тонкие продольные ребра, тонкие стенки скелета. У туронских экземпляров высота последних сегментов равна высоте межкамерных швов, что составляет 1 : 1, у сантон–кампанских экземпляров это соотношение равно 3–5 : 1.

Сравнение. От *D. andersoni* (Campbell, Clark, 1944, с. 42, табл. 8, фиг. 25), *D. densicostata* (Pessagno, 1976, с. 51, табл. 14, фиг. 10–14, 16) и *D. multicostata* (Zittel, 1876, с. 81, табл. 2, фиг. 2–4), у которых поры расположены в три–пять вертикальных рядов, *D. striata* отличается отсутствием пор на сегментах. От *D. multicostata* s. s. (Pessagno, 1976, с. 52, табл. 14, фиг. 4, 5), у которого количество ребер на первых постабдоминальных сегментах равно 35 на окружность, *D. striata* отличается значительно меньшим числом ребер.

Замечания. Название вида “*Dictyomitra striata* Lipman” и его изображение приведено как “*Dictyomitra striata* Lipman; × 180, сантон–кампан, радиоляриевая толща, Кустанайская обл., Введенка (колл. Р.Х. Липман)” в издании, вышедшем в свет в 1959 г. (Основы..., 1959, с. 457, рис. 177). Голотип *D. striata* из верхнемеловых отложений Русской платформы имеет несколько большие размеры скелета, чем экземпляры *D. striata* из синхронных отложений Западной Сибири. Размеры скелетов *D. striata* из сантон–кампанских отложений южной и западной частей Западно-Сибирской низменности (в районе Введенка) больше, чем из одновозрастных отложений в северной и восточной частях низменности (в Березовском и Барабинском районах).

Распространение. Верхний мел, турон–маастрихт; Русская плита, Западная Сибирь, Тургайский прогиб, Сахалин, Коряжское нагорье, Атлантика.

Материал. 9 экз.

СЕМЕЙСТВО STICHOCAPSIDAE HAECKEL, 1881

Род *Lithostrobos* Bütschli, 1882

Типовой вид – *Lithostrobos picus* Bütschli, 1882; миоцен о. Барбадос.

Диагноз. Многосегментный, конический скелет, постепенно расширяющийся по направлению к широко открытому устью, составлен пятью–десятью сегментами, которые отделены друг от друга пережимами и внутренними валиками. Цефалис снабжен апикальным рогом. Наружные придатки выражены в виде гребней или шипов на втором и третьем сегментах или отсутствуют. Пory гексагональные, расположены в шахматном порядке.

Видовой состав. Более 30 видов, распространенных всеветно (O’Dogherty et al., 2009; Suzuki et al., 2021).

Lithostrobos rostovzevi Lipman, 1960, emend. nov.

Табл. I, фиг. 8–12

Lithostrobos rostovzevi: Липман, 1960, с. 133, табл. XXXII, фиг. 1–10; 1962, с. 311, табл. 3, фиг. 7–12; Козлова, Горбовец, 1966, с. 115, табл. 5, фиг. 7–9; Vishnevskaya, De Wever, 1998, с. 257, табл. 3, фиг. 16; Амон, 2000, с. 75, табл. 11, фиг. 1, 2, 13, 14; Вишневская, 2001, табл. 116, фиг. 2; Вишневская и др., 2005, табл. 26/1, фиг. 16, табл. 38, фиг. 12; Ророва–Goll et al., 2005, табл. 2, фиг. 11, табл. 7, фиг. 10; Вишневская, 2010, табл. 8, фиг. 7.

Lithostrobos turritella Lipman: Вишневская, 2010, табл. 8, фиг. 9.

Lithostrobos ex gr. rostovzevi Lipman: Vishnevskaya, Kozlova, 2012, фиг. 7G.

Голотип – ЦНИГР музей, № 24/7767 (252/3), скелет; Западная Сибирь, Тюмень, скв. 1–Р, гл. 565.2 м; сантон–кампан, нижняя радиоляриевая толща (Липман, 1960, табл. XXXII, фиг. 5).

Описание (по Липман, 1960, с добавлением). Многокамерный, конический, широкий скелет составлен из пяти–восьми сегментов, постепенно увеличивающихся по высоте к основанию, с широким округлым отверстием (устьем) на последнем сегменте. Цефалис округло-конический с большой, толстой в основании, иногда изогнутой иглой. Торакс несет три боковые латеральные иглы, расположенные на 120° друг от друга, которые, как правило, обломаны. На цефалотораксе наблюдается небольшое углубление в виде сутуральной поры. Последующие сегменты имеют форму усеченных конусов, отделены один от другого неглубокими поперечными пережимами. Все сегменты пронизаны порами с многоугольными рамками (на постабдоминальных камерах шестиугольной формы), расположенными в шахматном порядке поперечными рядами. На каждом сегменте в вертикальном ряду по три–пять пор и по 10–14 – на полуокружности в горизонтальном ряду.

Размеры (в мкм): высота скелета 150–270, ширина 90–150, высота иглы 60–75, диаметр пор 7–9.

Изменчивость. Наблюдаются незначительные колебания в размерах скелета. Меняется степень изогнутости иглы.

С р а в н е н и е. От высококонического *L. (Stichopilidium) bonus* (Kozlova, 1966) (Козлова, Горбовец, 1966, с. 113, табл. 5, фиг. 12), имеющего большую вершинную иглу и три длинных боковых шипа, *L. rostovzevi* отличается меньшим размером игл и более широким конусом. От *L. zhamoidai* (Kazinzova, 1979) (Казинцова, 1979, с. 99, табл. 1, фиг. 7), имеющего по два ряда крупных пор на сегмент, *L. rostovzevi* отличается большим числом пор на каждом сегменте в вертикальном ряду.

З а м е ч а н и я. Впервые видовое название “*Lithostrobos rostovzevi* Lipman” и изображение вида без словесного описания появились на год раньше, в издании, вышедшем в свет в 1959 г. (Основы..., 1959, с. 457, рис. 176) как “*Lithostrobos rostovzevi* Lipman; $\times 180$, сантон–кампан, нижняя радиолариевая толща, Западно-Сибирская низменность, Тюмень (колл. Липман)”. Согласно статье 21.7 “Международного кодекса ...” (2004), валидной датой вида признан 1960 г. Фотоизображение голотипа (табл. I, фиг. 9) демонстрирует присутствие одной обломанной латеральной иглы, наличие двух латеральных игл хорошо видно на других экземплярах (табл. I, фиг. 10, 11).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Сантон, кампан; умеренные и высокие широты России (Западная Сибирь, Тургайский прогиб, Приполярный Урал, Русская плита, Западная Камчатка).

М а т е р и а л. 8 экз.

СЕМЕЙСТВО XITIDAE PESSAGNO, 1977

Род *Xitus* Pessagno, 1977

Т и п о в о й в и д – *Xitus plenus* Pessagno, 1977, нижний мел, верхний альб, Калифорния.

Д и а г н о з. Многосегментный, веретеновидный двухслойный скелет, постепенно расширяющийся по направлению к середине раковины и сужающийся к открытому устью, составлен пятью–десятью сегментами, которые отделены друг от друга пережимами и внутренними валиками. Внутренний слой ячеистый, поры гексагональные, расположены в шахматном порядке. Внешний слой узловатый, состоит из бугорков, соединенных с внутренним слоем многочисленными перекладинами. Цефалис может быть снабжен короткой апикальной иглой.

В и д о в о й с о с т а в. Более 30 видов, распространенных всесветно (O’Dogherty et al., 2009; Suzuki et al., 2021).

Xitus giganteus (Lipman, 1952), emend. nov.

Табл. I, фиг. 21–23

Dictyomitra gigantea: Липман, 1952, с. 42, табл. III, фиг. 11.

Xitus asymbatos (Foreman): Vishnevskaya, De Wever, 1998, с. 257, табл. I, фиг. 11.

Г о л о т и п – ЦНИГР музей, № 46/6999(16/45); Пензенская область, район г. Кузнецк; верхний мел, сантон (Липман, 1952, табл. III, фиг. 11).

О п и с а н и е (по Липман, 1952, с добавлениями). Скелет крупный, конический, многокамерный, башнеобразный, с очень широким основанием, составлен семью сегментами. Цефалис округло-конический гладкий, без пор; торакс овально-округлый мелкопористый, без бугорков (туберкул по: Pessagno, 1977). Каждый последующий сегмент имеет двухслойное узловатое строение стенки, несколько шире предыдущего, так что получается ступенчатое строение скелета, осложненное крупными узловатыми бугорками-туберкулами, из-за чего скелет в препарате практически непрозрачен. Внутренний слой ячеистый, поры гексагональные, расположены в шахматном порядке. Внешний слой узловатый, состоит из бугорков, соединенных с внутренним слоем многочисленными перекладинами. В оптическом микроскопе на третьем сегменте различимы четыре бугорка на полуокружности. На каждом из последующих сегментов наблюдаются два ряда бугорков, расположенных в шахматном порядке по пять–семь в горизонтальном ряду на полуокружности. Последний нижний сегмент также несет два ряда бугорков, имеет широкое круглое устье, слабо зауженное в терминальной части. Сегменты покрыты мелкими, тесно расположенными, неясно различимыми порами. На тораксе видно восемь пор в горизонтальном ряду на полуокружности и пять пор в вертикальном ряду, на третьем сегменте соответственно 15 пор в горизонтальном ряду и семь пор в вертикальном.

Р а з м е р ы (в мкм): высота скелета голотипа 345, ширина 197. Диаметр пор 4–6.

И з м е н ч и в о с т ь. Наблюдаются значительные колебания в размерах скелета.

С р а в н е н и е. От других видов отличается наличием двух рядов бугорков на всех сегментах, кроме цефалоторакса.

З а м е ч а н и я. Узловатое строение стенки и мелкая пористость остаются постоянными. Плотность бугорков и перекладин внешнего слоя настолько высокая, что практически скрывает ячеистое строение внутреннего слоя. Еще Г.Э. Козлова при описании вида *Dictyomitra (?) nodosa* Kozlova (Козлова, Горбовец, 1966, с. 117–118, табл. 4, фиг. 8), название которого происходит от узловатого строения стенки, отмечала, что он близок по строению к *D. gigantea* Lipman и *D. scalaris* Lipman, а к роду *Dictyomitra* отнесен условно. Х. Форман (Foreman, 1968) также указывала на родство *D. gigantea* Lipman, *D. scalaris* Lipman и *D. (?) nodosa* Kozlova со *Stichomitra asymbatos* Foreman (Foreman, 1968, с. 73, табл. 8, фиг. 10 а–с), но не на идентичность.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Турон–сантон; Русская плита. В сантоне района г. Кузнецк обычно

встречается вместе с *Oxytoma tenuicostata* (Roemer).

Материал. 2 экз.

Xitus scalaris (Lipman, 1952), emend. nov.

Табл. I, фиг. 24–26

Dictyomitra scalaris: Липман, 1952, с. 42, табл. III, фиг. 10.
Dictyomitra (?) *nodosa* Kozlova: Козлова, Горбовец, 1966, с. 117, 118, табл. 4, фиг. 8.

Stichocapsa scalara (Lipman): Амон, 2000, с. 74, табл. 10, фиг. 15, 16.

Xitus asymbathos (Foreman): Первушов и др., 2015, рис. 12, фиг. 34.

Голотип — ЦНИГР музей, № 46/6999(16/4), скелет; Пензенская обл., район г. Кузнецк; верхний мел, сантон (Липман, 1952, табл. III, фиг. 10).

Описание (по Липман, 1952, с добавлениями). Скелет крупный, конический, многокамерный, башнеобразный, постепенно расширяющийся к основанию, составлен шестью—семью камерами округлой формы. Цефалис округло-конический, гладкий, без пор; торакс овально-округлый, гладкий, мелкопористый, каждый последующий сегмент шире предыдущего, имеет двухслойное узловатое строение стенки, несет бугорки по два-три в вертикальном ряду и пять—восемь на полуокружности в горизонтальном. В оптическом микроскопе бугорки отчетливо различимы, начиная с третьего сегмента на полуокружности скелета. На каждом из последующих сегментов наблюдаются по три ряда узлов, расположенных в шахматном порядке по пять—семь в горизонтальном ряду на полуокружности. Последний нижний сегмент несет два ряда узлов в вертикальном ряду, имеет слабо зауженное круглое отверстие. Сегменты внутреннего слоя покрыты мелкими, тесно расположенными порами. На тораксе видно восемь пор в горизонтальном ряду на полуокружности и пять пор в вертикальном ряду, на третьем сегменте, соответственно, 15 пор в горизонтальном ряду и семь в вертикальном. На некоторых экземплярах на четвертом сегменте видно до 30 пор в горизонтальном ряду и до 15 пор в вертикальном ряду, что хорошо наблюдается на изображениях, полученных в сканирующем электронном микроскопе.

Размеры (в мкм): высота скелета от 270 до 300, ширина от 150 до 160. Диаметр пор 3–4.

Сравнение. От других видов отличается числом и расположением бугорков на камерах и большим числом пор в вертикальном ряду.

Замечания. Еще при первом описании вида *Dictyomitra* (?) *nodosa* Kozlova (Козлова, Горбовец, 1966, с. 117, 118, табл. 4, фиг. 8), название которого происходит от латинского слова *nodosus* — узловатый, отмечалось, что по строению стенки он близок к *D. scalaris* Lipman и *D. gigantea* Lipman. Поскольку узловатость стенки не характерна роду *Dictyomitra*, то принадлежность данного таксона к роду *Dictyomitra* принята как условная.

Распространение. Сантон—кампан; Русская плита, Западная Сибирь, Южное Зауралье.

Материал. 4 экз.

Xitus turritellus (Lipman, 1952), emend. nov.

Табл. I, фиг. 13–20

Lithostrobos turritella: Липман, 1952, с. 41, табл. III, фиг. 8, 9.

Xitus sp. B: Gorka, 1989, с. 347, табл. 13, фиг. 4.

Lithostrobos turritellus Lipman: Амон, 2000, с. 74, табл. 10, фиг. 18.

Xitus asymbatus (Foreman): Казинцова, 2000, табл. 2, фиг. 13.

?*Xitus mirus* Steiger: Ohmert, 2011, табл. 9, фиг. 19–22.

?*Spongocapsula physaema* Ohmert: Ohmert, 2011, с. 85, табл. 8, фиг. 30.

?*Eucyrtis carnegiense* (Campbell et Clark): Вишневская и др., 2014, рис. 5, фиг. 15.

Xitus grandis (Campbell et Clark): Первушов и др., 2015, рис. 12, фиг. 29.

Xitus turitellus (Lipman): Первушов и др., 2015, рис. 12, фиг. 30.

Lithostrobos sp.: Гужиков и др., 2017, табл. 4, фиг. 25.

Голотип — ЦНИГР музей, № 44/6999(8/5), скелет; Пензенская обл., район г. Кузнецк; верхний мел, кампан.

Описание (по Липман, 1952, с добавлениями). Скелет крупный, многокамерный, составлен из пяти высоких округлых сегментов, башнеобразный, конический, широкий в основании, с открытым устьем на последнем нижнем сегменте. Цефалис маленький, округлой формы, несет острую вершинную иглу; торакс мелкопористый, несет по 10–12 пор в горизонтальном ряду и по 4–6 в вертикальном. Остальные три сегмента к основанию постепенно увеличиваются в ширине и высоте. Сегменты отделены отчетливыми поперечными перегородками. Все сегменты на внутреннем слое покрыты мелкими округлыми порами, расположенными в шахматном порядке. На последних двух сегментах по 24 поры в горизонтальном ряду и по 12 в вертикальном. Третий постабдоминальный сегмент, четвертый и пятый сегменты имеют двухслойное, узловатое строение, несут по четыре—шесть узлов в вертикальном ряду и по 9–11 в горизонтальном. На последнем, пятом, сегменте узлы менее выражены, устье слабо заужено.

Размеры (в мкм): высота скелета 270, ширина 135, диаметр пор 5.

Сравнение. От других видов отличается большим числом узлов на камерах.

Замечания. Форман (Foreman, 1968) при описании *Stichomitra asymbatos* (Foreman, 1968, с. 73, табл. 8, фиг. 10 а–с) в разделе Дискуссия указывала группу родственных видов, среди которых, кроме *Dictyomitra scalaris* Lipman, *D. gigantea* Lipman и *D. (?) nodosa* Kozlova, были *Eucyrtis* (*Eucyrtidium*) *carnegiense* positasense (Campbell et Clark) и *Xitus* (*Acanthocyrtis*) *grandis* (Campbell et Clark). В настоящее время к этой

группе можно отнести и *X. (Lithostrobos) turritelus* (Lipman, 1952), emend. nov.

Распространение. Верхний мел, сантон—маастрихт; Русская плита, Зауралье, Западная Европа.

Материал. 7 экз.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас руководящих групп меловой фауны Сахалина. СПб.: Недра, 1993. 326 с.
- Амон Э.О. Верхнемеловые радиоларии Урала. Матер. по стратиграфии и палеонтологии Урала. Екатеринбург: Ин-т геол. и геохимии УрО РАН, 2000. 209 с.
- Басов И.А., Вишневецкая В.С. Стратиграфия верхнего мезозоя Тихого океана. М.: Наука, 1991. 200 с.
- Вишневецкая В.С. Радиолариевая биостратиграфия юры и мела России. М.: GEOS, 2001. 376 с.
- Вишневецкая В.С. Верхнемеловые радиоларии Восточно-Европейской платформы и их биостратиграфическое значение // Стратигр. Геол. корреляция. 2010. Т. 18. № 6. С. 49–77.
- Вишневецкая В.С. Биостратиграфия верхнемеловых отложений Подмоскovie по радиолариям // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 2019. Т. 94. Вып. 4. С. 58–76.
- Вишневецкая В.С., Басов И.А., Палечек Т.Н., Курилов Д.В. Биостратиграфия юрско—меловых отложений Западной Камчатки по радиолариям и фораминиферам // Западная Камчатка: геологическое развитие в мезозое. М.: Научн. мир, 2005. С. 6–54.
- Вишневецкая В.С., Овечкина М.Н., Беньямовский В.Н. Радиоларии из опорных разрезов сантон—кампанских отложений Саратовского Поволжья и корреляция подразделений по известковому наннопланктону, фораминиферам и радиолариям // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 2014. Т. 89. Вып. 5. С. 43–54.
- Геология юга Корьякского нагорья. М.: Наука, 1987. 168 с.
- Глазунова А.Е., Балахматова В.Т., Липман Р.Х. и др. Стратиграфия и фауна меловых отложений Западно-Сибирской низменности. Л.: ВСЕГЕИ, 1960. 231 с. (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Вып. 28).
- Гужиков А.Ю., Барабошкин Е.Ю., Беньямовский В.Н. и др. Новые био- и магнитостратиграфические данные по кампанским—маастрихтским отложениям классического разреза Нижняя Банновка (юг Саратовского Правобережья) // Стратигр. Геол. корреляция. 2017. Т. 25. № 1. С. 24–61.
- Казинцова Л.И. Кампанские радиоларии Западно-Сахалинских гор // Ископаемые и современные радиоларии. Л.: Наука, 1979. С. 93–100.
- Казинцова Л.И. Радиоларии из верхнемеловых отложений Саратовского Поволжья // Недра Поволжья и Прикаспия. 2000. Вып. 23. С. 37–41.
- Казинцова Л.И., Вишневецкая В.С. Радиоларии позднего мела центральной части Русской платформы // Современные вопросы геологии. М.: Научн. мир, 2003. С. 331–340.
- Каталог голотипов видов фауны и флоры, хранящихся в ЦНИГР музея. Вып. 1 / Сост. Романовская Л.В. и др. Л.: Ленинградская картогр. фабрика объединения “Аэрогеология”, 1979. 293 с.
- Каталог голотипов видов фауны и флоры, хранящихся в ЦНИГР музея. Вып. 2. Часть II – Мезо-кайнозой / Сост. Мальчевская Т.М. Л.: Ленинградская картогр. фабрика ВСЕГЕИ, 1985. 255 с.
- Козлова Г.Э., Горбовец А.Н. Радиоларии верхнемеловых и верхнеэоценовых отложений Западно-Сибирской низменности. Л.: Недра, 1966. 158 с. (Тр. ВНИГРИ. Вып. 248).
- Липман Р.Х. Материалы к монографическому изучению радиоларий верхнемеловых отложений Русской платформы // Палеонтология и стратиграфия. М.: Наука, 1952. С. 24–51.
- Липман Р.Х. Радиоларии // Стратиграфия и фауна меловых отложений Западно-Сибирской низменности. Л., 1960. С. 124–134 (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 29).
- Липман Р.Х. Позднемеловые радиоларии Западно-Сибирской низменности и Тургайского прогиба // Материалы по стратиграфии мезо-кайнозоя Тургайского прогиба, Северного Приаралья и Западно-Сибирской низменности. Л.: ВСЕГЕИ, 1962. С. 271–323 (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 77).
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. 4 изд. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2004. 223 с. <https://www.iczn.org/the-code/the-code-online/>
- Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Общая часть. Простейшие / Ред. Д.М. Раузер-Черноусова, А.В. Фурсенко. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 482 с.
- Папулов Г.Н., Железко В.И., Левина А.П. Верхнемеловые отложения Южного Зауралья (район Верхнего Притоболья). Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 3–214.
- Первушов Е.М., Сельцер В.Б., Беньямовский В.Н. и др. Биостратиграфическое расчленение разреза Кокурино (Саратовская область) и аспекты стратиграфии кампана Среднего Поволжья // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 2015. Т. 90. № 2. С. 51–84.
- Практическое руководство по микрофауне. Радиоларии мезозоя. СПб.: Недра, 1999. 272 с.
- Campbell A.S., Clark B.L. Radiolaria from the Upper Cretaceous of middle California // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1944. № 57. P. 1–61.
- De Wever P., Dumitrica P., Caulet J.P. et al. Radiolarians in the Sedimentary Record. Amsterdam: Taylor & Francis, 2001. 533 p.
- Foreman H. Upper Maestrichtian Radiolaria of California // Paleontol. Assoc. Spec. Pap. 1968. № 3. P. 1–82.
- Gorka H. Les Radiolaires du Campanien inférieur de Cracovie (Pologne) // Acta Palaeontol. Pol. 1989. V. 34. № 4. P. 327–354.
- O’Doherty L., Carter E.S., Dumitrica P. et al. Catalogue of Mesozoic radiolarian genera. Pt 2. Jurassic–Cretaceous // Geodiversitas. 2009. V. 31. P. 271–356.
- Ohmert W. Radiolarien-Faunen und Stratigraphie der Paternau-Formation (Campanium bis Maestrichtium) im Helvetikum von Bad Tölz (Oberbayern) // Zitteliana. 2011. V. A 51. S. 37–99.
- Ovechkina M.N., Kopaevich L.F., Vishnevskaya V.S., Mostovski M.B. Upper Cretaceous calcareous nannofossil biostratigraphy of the East European Platform: A proposed regional zonal scheme and correlation with foraminifera and radiolarian zones // Calcareous nannofossil biostratigraphy / Ed. Montenari M. Elsevier, 2021. P. 293–437 (Stratigr. & Timescales. V. 6).

- Pessagno E.A.* Radiolarian zonation and biostratigraphy of the Upper Cretaceous portion of the Great Valley Sequence, California Coast Ranges // *Spec. Publ. Micropaleontol.* 1976. № 2. 96 p.
- Pessagno E.A.* Lower Cretaceous Radiolarian Biostratigraphy of the Great Valley Sequence and Franciscan Complex, California Coast Ranges // *Contrib. Cushman Found. Foram. Res.* 1977. *Spec. Publ.* № 15. P. 1–87.
- Petrushevskaya M.G., Kozlova G.E.* Radiolaria, Leg 14, Deep Sea Drilling Project // *Init. Rep. Deep Sea Drilling Project.* V. 14. Washington: U.S. Gov. Printing Office, 1972. P. 495–648.
- Popova-Goll I.M., Vishnevskaya V., Baumgartner P.* Upper Cretaceous (Santonian–Campanian) Radiolarians from the Voronezh Anticline, south-western Russia // *Micropaleontol.* 2005. № 51. P. 1–37.
- Suzuki N., O'Dogherty L., Caulet J.-P., Dumitrica P.* A new integrated morpho- and molecular systematic classification of Cenozoic radiolarians (Class Polycystinea) – suprageneric taxonomy // *Catalog of Cenozoic radiolarians* / Ed. L. O'Dogherty. *Geodiversitas.* 2021. V. 43. № 15. P. 405–573. doi.org/https://doi.org/10.5252/geodiversitas2021v43a15. http://geodiversitas.com/43/15)
- Vishnevskaya V.S.* Middle to Late Cretaceous radiolarian zonation of the Bering region, USSR // *Mar. Micropaleontol.* 1986. № 11. P. 139–149.
- Vishnevskaya V.S., De Wever P.* Upper Cretaceous Radiolaria from the Russian Platform (Moscow Basin) // *Rev. Micropaleontol.* 1998. V. 41. № 3. P. 235–265.
- Vishnevskaya V.S., Kozlova G.E.* Volgian and Santonian–Campanian radiolarian events from the Russian Arctic and Pacific Rim // *Acta Palaeontol. Pol.* 2012. V. 57. № 4. P. 773–790.
- Zittel K.* Ueber einige fossile Radiolarien aus der norddeutschen Oberen Kreiden // *Z. dtsh. geol. Ges.* 1876. Bd 28. S. 75–86.

Объяснение к таблице I

Ревизованные поздне меловые радиоларии из колл. Р.Х. Липман и дополнительные экземпляры автора (фиг. 4–7, 10–12, 18–20, 23, 26). Длина масштабной линейки 100 мкм.

Фиг. 1–7. *Dictyomitra striata* Lipman, 1952: 1, 2 – голотип ЦНИГР музей № 48/6999(8/8): 1 – рисунок из: Липман, 1952, табл. III, фиг. 12; 2 – фото в световом микроскопе; 3 – экз. ЦНИГР музей № 50/6999(8/4); Пензенская обл., район г. Кузнецк; кампан; 4 – экз. ГИН, № 2014-2-26, обр. 3011/13; Саратовская обл., Нижняя Банновка; кампан; 5 – экз. ГИН, № K22/101; Зап. Сибирь, Усть-Манья, Березовская скв. 22, гл. 110–114 м, обр. 57; кампан; 6 – экз. № 418X-18-10 из колл. В.А. Маринова; Зап. Сибирь, Омско-Тазовский р-н, скв. Харампурская 418, гл. 1056 м; верхний турон, зона *Pseudoclavulina hastata*; 7 – экз. ГИН, № K22/102; местонахождение и возраст как у фиг. 5.

Фиг. 8–12. *Lithostrobos gostovzevi* Lipman, 1960: 8, 9 – голотип ЦНИГР музей № 24/7767 (252/3): 8 – рисунок из: Липман, 1960, табл. XXXII, фиг. 5; 9 – фото в световом микроскопе; Зап. Сибирь, Тюмень, скв. 1-Р, гл. 565.2 м, нижняя радиолариевая толща; сантон–кампан; 10 – экз. ГИН, № K22-1a-57/1-039; 11 – экз. ГИН, № K22-033; Зап. Сибирь, Усть-Манья, Березовская скв. 22, гл. 110–114 м, обр. 57; кампан; 12 – экз. ГИН, № 2019-3-73; Зап. Сибирь, скв. Новосупринская 10602; кампан, березовская свита.

Фиг. 13–20. *Xitus turritellus* (Lipman, 1952), emend. nov.: 13–15 – голотип ЦНИГР музей № 44/6999(8/5): 13 – рисунок из: Липман, 1952, табл. III, фиг. 8; 14, 15 – фото в световом микроскопе: 14 – резкость на кситоидную структуру стенки, 15 – резкость на вершинную иглу и цефалис; 16, 17 – экз. ЦНИГР музей № 44/6999(8/15): 16 – рисунок из: Липман, 1952, табл. III, фиг. 9; 17 – фото в световом микроскопе; Пензенская обл., район г. Кузнецка; кампан; 18 – экз. ГИН, № 2014-1-69; 19 – экз. ГИН, № 2014-1-96, обр. 6; 20 – экз. ГИН, № 2014-1-111, обр. 3; Саратовская обл., Кокурино; кампан.

Фиг. 21–23. *Xitus giganteus* (Lipman, 1952), emend. nov.: 21, 22 – голотип ЦНИГР музей № 46/6999(16/45): 21 – рисунок из: Липман, 1952, табл. III, фиг. 11; 22 – фото в световом микроскопе; Пензенская обл., район г. Кузнецк; сантон; 23 – экз. ГИН, № 112-S5-6-3, изображение в СЭМ; Московская обл., Папертники; турон.

Фиг. 24–26. *Xitus scalaris* (Lipman, 1952), emend. nov.: 24, 25 – голотип ЦНИГР музей № 46/6999 (16/4): 24 – рисунок из: Липман, 1952, табл. III, фиг. 10; 25 – фото в световом микроскопе; Пензенская обл., район г. Кузнецк; сантон; 26 – экз. ГИН, № 2014-1-93, изображение в СЭМ из: Первушов и др., 2015, рис. 12, фиг. 34; Саратовская обл., Кокурино, обр. 6; кампан.

Revision of the Late Cretaceous Species of the Order Nassellaria (Radiolaria) from the R.Kh. Lipman Collection

V. S. Vishnevskaya

Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119017 Russia

A detailed analysis of the holotypes of Late Cretaceous species of the genera *Dictyomitra* Zittel, 1876 and *Lithostrobos* Bütschli, 1882 (Radiolaria) from the collection of R.Kh. Lipman was carried out. It is shown that not all of them belong to these. The belonging of *Dictyomitra gigantea* Lipman, *D. scalaris* Lipman, and *Lithostrobos turritella* Lipman to the genus *Xitus* Pessagno, 1977 was established. The diagnoses of three species, *X. giganteus* (Lipman, 1952), emend. nov., *X. scalaris* (Lipman, 1952), emend. nov., and *X. turritellus* (Lipman, 1952), emend. nov., are emended. Species published without appropriate descriptive material are considered *Lithocampe tetracamerala* Lipman nom. nud. and *Theocampe sibirica* Lipman nom. nud.

Keywords: Radiolarians, Santonian–Campanian, Russian Plate, Western Siberia

УДК 564.82.833.735.1

РАЗНООБРАЗИЕ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ БРАХИОПОД ОТРЯДА CHONETIDA В КАРБОНЕ

© 2022 г. Г. А. Афанасьева*

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

*e-mail: G.Afanasjeva@mail.ru

Поступила в редакцию 08.11.2021 г.

После доработки 09.03.2022 г.

Принята к публикации 09.03.2022 г.

На основании изучения коллекций каменноугольных хонетид из разных районов мира и литературных материалов составлен обзор родового разнообразия, стратиграфического и географического распространения этих брахиопод на фоне геологических событий в карбоне. Отчетливое обновление родового состава хонетид происходило в начале периода, на границе с девонем и на рубеже раннего и среднего карбона. Рассмотрены отличия в развитии ранне- и средне–позднекаменноугольных комплексов хонетид в зависимости от колебаний глубины морских бассейнов. В раннем карбоне отмечено обратное соотношение скорости изменения разнообразия хонетид с частотой колебаний уровня моря. В среднем и позднем карбоне эта скорость не зависит от частоты эвстатических флюктуаций, что, возможно, связано с усилением у хонетид сосудистой системы, свидетельствующим об интенсификации функций питания и дыхания. Среди каменноугольных хонетид отмечено явление гетерохронной гомеоморфии. Гигантизм, присущий только позднетурнейским и визейским родам раннего карбона, по-видимому, объясняется, по аналогии с гигантизмом современных морских беспозвоночных, увеличением глубины бассейнов в это время, для которого характерно наибольшее в карбоне развитие трансгрессий и погружений.

Ключевые слова: каменноугольные брахиоподы, Chonetida, родовый состав, стратиграфическое и географическое распространение, гигантизм, гомеоморфия

DOI: 10.31857/S0031031X22050026

Отряд Chonetida является одной из наиболее многочисленных и широко распространенных стратиграфически, географически и фациально групп брахиопод в карбоне мира. Они встречаются почти во всех фаунистически охарактеризованных отложениях карбона, накопление которых происходило на территориях от лагун и прибрежного мелководья до открытого моря, как в обстановках с нормальными гидрологическими показателями, так и в условиях с аномальной подвижностью воды – в области волнового поля и в затишных участках, а также аномального химизма – повышенной солености и примеси вулкано-генных продуктов. Хонетиды встречаются в различных типах органогенных известняков, в обломочных породах, в т.ч. в гравелитах и в вулкано-генно-обломочных породах (Иванова, 1949, 1958; Сарычева и др., 1962; Осипова и др., 1971; Афанасьева, 1988; Афанасьева, Невеская, 1994 и др.). Географическое распространение родов хонетид в основном широкое, а иногда и повсеместное, соответствующее слабой географической дифференциации морских бассейнов карбона. Комплексы хонетид обнаруживают отчетливые

хронологические изменения состава на протяжении периода, особенно в раннем карбоне. Такой тип распространения группы делает ее весьма ценной для разработки стратиграфии карбона на всех уровнях, включая зональный, и для понимания специфики развития брахиопод и морской биоты в целом в каменноугольном периоде.

Родовое разнообразие хонетид в карбоне восстанавливается после вымирания в позднем девоне. Хотя оно и не достигает раннедевонского максимума, но является весьма значительным – более 40 родов. Представлены оба крупных надсемейства хонетид – Chonetoidea и Anoplioidea.

Ниже приводится полный родовый состав каменноугольных хонетид.

Надсемейство Chonetoidea: Daviesiella Waagen, 1884; Plicochonetes Paeckelmann, 1930; Semenewia Paeckelmann, 1930; Lissochonetes Dunbar et Condra, 1932; Mesolobus Dunbar et Condra, 1932; Airtonia Cope, 1934; Rugosochonetes Sokolskaja, 1950; Megachonetes Sokolskaja, 1950; Chonetinella Ramsbottom, 1952; Eolissochonetes Hoare, 1960; Gibbichonetes Aisenverg, 1960; Delepineia Muir-Wood,

1960; *Neochonetes* Muir-Wood, 1962; *Retichonetes* Muir-Wood, 1962; *Tulcumbella* Campbell, 1963; *Sulcataria* Cooper et Grant, 1969; *Komiella* Barchatova, 1970; *Schistochonetes* Roberts, 1971; *Paramesolobus* Afanasjeva, 1975; *Trichochonetes* Roberts, 1976; *Leiochonetes* Roberts, 1976; *Jakutochonetes* Afanasjeva, 1976; *Sokolskaya* Aisenverg, 1980; *Prorugaria* Waterhouse, 1982; *Isochonetes* Aisenverg, 1985; *Capillomesolobus* Pecar, 1986; *Riosanetes* Martinez Chacon et Winkler Prins, 2000; *Thuringochonetes* Afanasjeva, 2002; *Robertsella* Chen et Shi, 2003; *Aitgounetes* Chen et Shi, 2003.

Надсемейство Anoplioida: *Tornquistia* Paeckelmann, 1930; *Anopliopsis* Girty, 1938; *Globosochonetes* Brunton, 1968; *Caenanoplia* Carter, 1968; *Subglobosochonetes* Afanasjeva, 1975; *Costachonetes* Waterhouse, 1975; *Yagonia* Roberts, 1976; *Saharonetes* Havlicek, 1984; *Chilenchonetes* Isaackson et Dutro, 1999; *Paleoanopliosis* Afanasjeva, 2002; *Gonzalezius* Taboada, 2004.

Обзор стратиграфического и географического распространения родов каменноугольных хонетид составлен на основании изучения коллекций из различных районов России (Русская платформа, Урал, Восточная Арктика, Северный Кавказ, Кузнецкий бассейн, Забайкалье, Северо-Восточные и Дальневосточные районы), Донбасса, Казахстана, Средней Азии, Памира, Англии, Бельгии, Монголии, США, Австралии. Привлечены также литературные данные по распространению родов хонетид по всему миру.

Были использованы основные публикации следующих авторов: Айзенберг, 1971, 1980, 1985; Афанасьева, 1975а, б, 1976, 1988, 2002, 2015, 2022; Бархатова, 1970; Безносова и др., 1962; Бубличенко, 1956; Григорьева и др., 1984; Наливкин, 1937, 1979; Сарычева и др., 1963; Симорин, 1956; Сокольская, 1950, 1960; Чернышев, 1902; Archbold, 1982; Bahrammanesh et al., 2011; Brand, 1970; Brunton, 1968; Campbell, Engel, 1963; Carter, 1988; Chao, 1928; Chen, Shi, 2002, 2003; Davidson, 1862; Dunbar, Condra, 1932; Girty, 1938; Hoare, 1960; Isaackson, Dutro, 1999; Koninck, 1847; Martinez Chacon, Winkler Prins, 2005; Mottequin et al., 2015; Muir-Wood, 1962, 1965; Paeckelmann, 1930; Qiao, Shen, 2012; Racheboeuf, 2000, 2006; Ramsbottom, 1952; Roberts, 1971, 1976; Shen et al., 2005, 2017; Shi et al., 2005; Taboada, 2004; Taboada, Shi, 2009; Waagen, 1884; Waterhouse, 1982; Weller, 1914; Winkler Prins, 1968 и др.

В ряде случаев при изучении ранее описанных коллекций и литературного материала проводилась ревизия родового состава, в результате которой менялись родовые названия.

С самого начала каменноугольного периода, уже в раннем турне, состав хонетид почти полностью обновляется по сравнению с фаменским веком позднего девона. Из родов, распространенных

в девоне, в карбон переходят только *Retichonetes* и *Plicochonetes*, которые продолжают существовать на Русской платформе (лихвинский надгоризонт). Кроме того, *Retichonetes* распространен в Центральном Казахстане (симоринские слои), на северо-востоке России в бассейне р. Омолон (элэргетхынская свита) и в штате Айова в США; *Plicochonetes* — на Рудном Алтае (тарханская свита), в Рейнской области в Германии (зона *Gattendorphia*) и в штате Миссури в США (*Louisiana Limestone*).

Впервые появляются роды: *Rugosochonetes* — на Русской платформе (малевский и упинский горизонты) и в штате Айова в США (*Kinderhook Group*), *Subglobosochonetes* — на Русской платформе (малевский горизонт), *Thuringochonetes*, *Paleoanopliopsis* — в Тюрингских и Рейнских Сланцевых горах Германии (зона *Gattendorphia*), *Chilenchonetes* — на севере Чили.

В позднем турне продолжает существовать род *Rugosochonetes*, ареал которого значительно расширяется. Он встречен на Русской платформе (черепетский горизонт), на Урале (кыновский, кизеловский, лихвенский горизонты и ишимские слои), в Казахстане (кассинские, русаковские, ишимские слои), в Кузнецком бассейне (тайдонский и нижнетерсинский горизонты), в Средней Азии, в Рудном Алтае (бухтарминская свита), в Кантабрийских горах на севере Испании (*Vegamian Formation*), широко на севере Западной Европы, в Юго-Западном Китае (*Yudong Formation*), в Восточной Австралии (зоны *Tulcumbella tenuistriata*, *Schellwienella* cf. *burlingtonensis*), в Северо-Западной Австралии (*Burt Range Formation*), в Северной Америке (*Burlington Limestone*, *Keokuk Limestone*).

Впервые появляются роды *Megachonetes*, *Delepineia*, *Semenewia*, *Tulcumbella*, *Gibbochonetes*, *Caenanoplia*.

Род *Megachonetes* распространен на Русской платформе, на Урале (кизеловский горизонт), в Мугоджарах, в Киргизии (акчешашская свита), в Кузнецком бассейне (нижнетерсинский горизонт) и широко в Западной Европе; род *Delepineia* — на Урале (березовская свита, кизеловский горизонт), в Западной Европе и в Новом Южном Уэльсе в Австралии (*Burindi Group*); род *Semenewia* — на территории Англии, Франции, Бельгии, Германии; род *Tulcumbella* — в Новом Южном Уэльсе в Австралии (*Tulcumba Sandstone*); род *Gibbochonetes* — на Урале (алатаусская свита); род *Caenanoplia* — в штате Миссури в США (низы *Burlington Limestone*), в Северном Иране (*Mobarak Formation*).

Существование родов *Tulcumbella*, *Subglobosochonetes*, *Caenanoplia*, *Gibbochonetes* ограничено только турнейским веком. Роды *Rugosochone-*

tes, Plicochonetes, Delepinea, Megachonetes, Semenewia переходят в последующий визейский век.

В визейском веке, наряду с ранее существовавшими родами, впервые появляются роды *Daviesiella*, *Airtonia*, *Tornquistia*, *Schistochonetes*, *Globosochonetes*, *Leiochonetes*, *Trichochonetes*, *Yagonia*, *Robertsella*, *Aitegounetes*.

Род *Rugosochonetes* распространен на Русской платформе (тульский и алексинский горизонты), в Волго-Уральской области (елоховский горизонт), в Казахстане, на Рудном Алтае (ульбинская свита), в Западной Европе, в Свентокшиских горах в Польше (зона *Goniatites granosus*), на северо-западе Ирландии (Meenymore Formation), в горах Китаками в Японии, в Ливии, в Северо-Западном Китае, в Восточной (зоны *Rhipidomella fortimuscula*, *Schellwienella cf. burlingtonensis*) и Северо-Западной Австралии (Utting Calcarenite); род *Megachonetes* — на Русской платформе (тульский, алексинский, михайловский, веневский горизонты), на Урале (косьвинский, тульский, алексинский, михайловский, веневский горизонты), на Донбассе, на Новой Земле, в Ферганской долине, в Каратау, в Мугоджарах, на Северном Хараулахе, в Сетте-Дабане (курахская свита), в Польше, в Кантабрийских горах на севере Испании (*Genicera* Formation, *Gete* Member), широко в Западной Европе, в Северной Америке, на Кунь-Луэ на северо-западе Китая, в Восточной (зоны *Schellwienella cf. burlingtonensis*, *Orthotetes australis*) и Северо-Западной Австралии (Burville Beds); род *Delepinea* — на Русской платформе (тульский, алексинский, михайловский горизонты), на Урале (косьвинский, тульский, алексинский, михайловский, веневский горизонты), на Новой Земле, на Донбассе (горизонты C1va, C1vf), в Северной Киргизии (каракиинская свита), в Западной Европе, в Марокко, в Центральном Китае, в Японии (*Akioishi Limestone Group*, *Delepinea sinuata* Zone), в Северо-Западной Австралии и Новом Южном Уэльсе; род *Semenewia* — на территории Бельгии, Великобритании, Франции, Германии; род *Tornquistia* — на Русской платформе (тульский, михайловский горизонты), в Донецком бассейне (горизонты C1va, C1vf, C1vg1), в Свентокшиских горах Польши (зона *Goniatites granosus*), в Испании, Англии, Шотландии, Ирландии и в Германии; род *Daviesiella* — в Великобритании (подзоны C2, S1, S2, D1); род *Airtonia* — в Англии (подзона C2), в Северной Ирландии, в Северо-Западной Австралии (Burville Beds); род *Schistochonetes* — в Северо-Западной Австралии (Utting Calcarenites); род *Leiochonetes* — в Восточной Австралии (от подзоны *Gigantoproductus tenuirugosus* зоны *Delepinea aspinosa* до зоны *Rhipidomella fortimuscula*); род *Trichochonetes* — в Восточной Австралии (от подзоны *Inflatia elegans* зоны *Delepinea aspinosa* до зоны *Delepinea fortimuscula*); род *Yagonia* — в Западной Аргентине (*Maliman* Formation), в За-

падной Австралии (*Booti Sandstone*, *Yagon Siltstone*, *Berrico Cruk Formation*, *Buskets Gap Formation*); род *Robertsella* — в Новом Южном Уэльсе Австралии и в Северо-Западном Китае; род *Aitegounetes* — в Северо-Западной Австралии и Северо-Западном Китае (средняя часть *Heshilafu* Formation), род *Globosochonetes* — в Германии, на северо-западе Ирландии (*Meenymore* Formation), в Северо-Западной Австралии (*Burville Beds*).

В серпуховском веке родовой состав хонетид резко сокращается. Продолжают существовать ранее появившиеся роды *Rugosochonetes*, *Tornquistia* и *Yagonia*. Впервые появляются роды *Anopliopsis* и *Gonzalezius*, распространение которых ограничено этим веком.

Род *Rugosochonetes* известен с Русской платформы (стешевский и протвинский горизонты), в Англии, Шотландии, Ирландии, Чехии (нижний намюр, намюр А, подзона E1), в Испании (*Mere* Beds) и Северо-Западном Китае (*Zhanpo* Formation); род *Tornquistia* — из Шотландии и Испании (*Mere* Beds); род *Yagonia* — из Западной Аргентины (*Malinan* Formation) и Западной Австралии; род *Anopliopsis* — из штатов Техас, Теннесси, Оклахома США (*Chester* Series); род *Gonzalezius* — из Аргентины.

На рубеже раннего и среднего карбона происходит обновление родového состава и одновременное сокращение числа родов хонетид. Все роды башкирского века, а именно — *Neochonetes*, *Chonetinella*, *Lissochonetes*, *Eolissochonetes*, *Jakutochonetes*, *Sokolskaya*, *Neotornquistia* — появляются впервые. Существование *Jakutochonetes* и *Sokolskaya* ограничено только башкирским веком, а остальные роды переходят в последующий московский век.

Род *Neochonetes* распространен на Русской платформе (подмартьяновская свита, частично), на Донбассе (известняки E), в Северо-Восточном Казахстане (керегетасская свита), в Верхонье (тиксинская свита), в Кантабрийских горах Испании (*San Emiliano* Formation), в Северном Таиланде, в штатах Техас (*Bends* Series), Нью-Мексико (*Morrow* Group, *Atoka* Group) и Огайо (*Portsville* Group) США; род *Chonetinella* — на Таймыре (макаровский горизонт), в Северо-Восточном Казахстане (керегетасская свита), в Кантабрийских горах Испании (*San Emiliano* Formation), в Северном Таиланде, в штате Небраска США (*Atoka* Group); род *Lissochonetes* — в Северо-Восточном Казахстане (керегетасская свита), в Колымо-Омолонском массиве (магарский горизонт), в штате Оклахома США (*Morrow* Group), в Новом Южном Уэльсе Австралии (*Baskets Gap* Formation, *Branch Creek* Formation); род *Eolissochonetes* — в Колымо-Омолонском массиве (агиджинская и ольчинская свиты), в штатах Кентукки (*Portsville* Group) и Оклахома (*Morrow* Group)

США; род *Jakutochonetes* – в Северном Верхоянье (юпэнчинская свита); род *Sokolskaya* – на Русской платформе, на Урале, в Донецком бассейне (известняк E), в Кантабрийских горах Испании (*San Emiliano Formation*); род *Neotornquistia* – на Русской платформе (черемшанский горизонт), в Колымо-Омолонском массиве (магарская свита), в Кантабрийских горах Испании (*San Emiliano Formation*), в штате Техас в США.

В московском веке преобладают роды, перешедшие из башкирского века: *Neochonetes*, *Chonetinella*, *Lissochonetes*, *Eolissochonetes* и *Neotornquistia*. Впервые появляются роды *Mesolobus* и *Paramesolobus*, которые продолжают существовать в позднем карбоне, и род *Riosanetes*, в своем распространении ограниченный только московским веком.

Род *Neochonetes* распространен на Русской платформе (верейский, каширский, подольский и мячковский горизонты), в Приуралье (подмартьяновская свита, частично мартьяновская и надмартьяновская свиты), на Донбассе, в Северо-Восточном Казахстане (слои с чакельмесским комплексом частично, керегетасская свита частично), в Кантабрийских горах Испании, в штатах Нью-Мексико, Небраска (*Charokeo Group*), Оклахома (*Des Moines Series*, *Wowoka Formation*), Техас (*Mineral Wells Formation*) США, в Северо-Западном Китае (*Xiaohaizi Formation*); род *Chonetinella* – в Северо-Восточном Казахстане (керегетасская свита частично), в Западной Европе (вестфальский ярус), в Фергане, США в штатах Огайо, Нью-Мексико (*Des Moines Series*), Айова, Миссури (*Des Moines Series*, *Cherokee Shale*), Небраска (*Des Moines Series*, *Marmaton Group*), Техас (*Mineral Wells Formation*, *Millsap Lake Formation*) США; род *Lissochonetes* – на Русской платформе (подольский горизонт), в Северо-Восточном Казахстане (керегетасская свита частично, слои с коксуйским комплексом частично), в Бельгии (вестфальский ярус), в Кантабрийских горах Испании (*Fusulinella B2 subzone*), в штате Айова США (*Des Moines Series*), в Перу, Бразилии, в Новом Южном Уэльсе Австралии (*Duckets Gap Formation* частично); род *Eolissochonetes* – в штатах Огайо, Айова, Миссури (*Des Moines Series*) и Кентукки (*Kendrick Shale*, *Fottsville Series*) США; род *Mesolobus* – в штатах Миссури, Нью-Мексико (*Des Moines Series*) и Небраска (*Marmatone Group*, *Cherokee Group*) США; род *Paramesolobus* – в Кантабрийских горах Испании (*Branosera Formation* частично), в штатах Миссури и Нью-Мексико (*Des Moines Series*, *Atoka Group*) США; род *Neotornquistia* – на Русской платформе (верейский горизонт), в Западной Европе, в штатах Небраска и Техас США; род *Riosanetes* – в Кантабрийских горах Испании.

В позднем карбоне продолжают существовать роды, появившиеся в среднем карбоне – *Neochonetes*, *Chonetinella*, *Lissochonetes*, *Eolissochonetes*, *Mesolobus*, *Paramesolobus* и *Neotornquistia*. Впервые появляются роды *Quadrochonetes*, *Sulcataria*, *Prorugaria* и *Costachonetes*. Родовые комплексы хонетид касимовского и гжельского веков позднего карбона почти не различаются, и поэтому рассматриваются как единый этап.

Род *Neochonetes* распространен на Русской платформе (хамовнический, кревьякинский горизонты касимовского яруса и русавкинский горизонт гжельского яруса), в Приуралье, на Урале, на Новой Земле, на Западном Шпицбергене, в Донецком бассейне (араукаритовая свита), в Северо-Восточном Казахстане (слои с чакельмесским комплексом частично), на Памире, в Ферганской долине, в Северо-Западной Испании (*Burguelo Formation*), на северо-западе Китая (касимовский ярус), в Японии (*Miaokou Formation*), в Северном Таиланде и Малайзии (*Aring Formation*), в штатах Техас (*Virgil Series*, *Canyon Series*, *Grandford Formation*, *Brad Formation*), Айова (*Missouri Series*, *Deep Creek Formation*), Колорадо (*Hermosa Formation*), Канзас (*Missouri Series*, *Stanton Formation*), *Virgil Series*, *Silver Lake Shale*, *Scranton Shale Formation*), Небраска (*Douglas Group*, *Wabansee Group*) США; род *Chonetinella* – на Русской платформе (кревьякинский, дорогомилловский горизонты касимовского яруса и русавкинский, псевдофузулиновый горизонты гжельского яруса), в Приуралье, на Урале (зилимские слои, коровый и швагерининовый горизонты), в Донецком бассейне (авиловская свита, зоны С3а, С3р, известняк O5), на Таймыре (турузовский горизонт), на Новой Земле, на Западном Шпицбергене, в Средней Азии, в Венгрии, в Северном Таиланде, в штатах Айова, Оклахома, Канзас, Миссури (*Missouri Series*, *Kansas City Group*, *Douglas Group*, *Lansing Group*), Колорадо (*Hermosa Formation*) и Небраска (*Missouri Series*, *Lansing Group*) США; род *Lissochonetes* – на Русской платформе (касимовский ярус, русавкинский горизонт), на Урале (коровый горизонт), на Шпицбергене (*Nordenskioldbreen Formation*), на Новой Земле, на Западном Таймыре (эвенкская свита), в Северо-Восточном Казахстане (слои с кокпектинским комплексом, слои с коксуйским комплексом частично), на Соляном кряже, в штате Квинсленд Австралии, в штатах Техас (*Canyon Group*, *Caddo Creek Formation*), Канзас и Небраска (*Virgil Series*, *McKissick Grove Shale*, *Douglas Group*, *Plattsmouth Limestone*, *Wabansee Group*) США; род *Eolissochonetes* – на Новой Земле, Колымо-Омолонском массиве (магивеевская свита), в Колумбии (верхи пенсильвания); род *Mesolobus* – в штате Колорадо США (*Hermosa Formation*); род *Paramesolobus* – на Русской платформе, в Донецком бассейне (гжельский ярус, зона С3с, O4, 1 – P1 и кровля извест-

няка O5), на Урале (швагеринский горизонт), в Западной Европе; род *Sulcataria* — в штате Техас США (Missouri Series); род *Quadrochonetes* — в штатах Миссури, Небраска, Айова, Канзас США (Missouri Series, Kansas City Group, Lansing Group); род *Costachonetes* — на Русской платформе (кревьякинский, дорогомилловский и псевдофузулиновый горизонты), в Донецком бассейне (авиловская свита, известняки O1, O3, O4, араукариновая свита и известняк P1), в Китае (Penchi Group, Taiyuan Group); род *Proguaria* — в Таиланде (касимовский—гжельский ярусы); *Neotornquistia* — на Русской платформе, на Новой Земле, на Колымо-Омолонском массиве (пареньский надгоризонт, магивеевская свита), в Испании и Бразилии.

Таким образом, разнообразие хонетид в карбоне по сравнению с поздним девонem существенно возрастает. Происходит резкое обновление родового состава. Роды раннего карбона составляют единый комплекс. На рубеже раннего и среднего карбона также происходит обновление состава хонетид, но число родов по сравнению с ранним карбоном заметно уменьшается. В основном единый родовой состав характеризует средний и поздний карбон, а также начало ранней перми.

На этих двух этапах каменноугольной системы наблюдается различный характер развития группы.

В раннем карбоне географическое распространение родов хонетид в основном широкое, а иногда и повсеместное (роды *Rugosochonetes*, *Neochonetes*), соответствующее слабой биогеографической дифференциации морских бассейнов того времени.

Ранний карбон — эпоха погружений и трансгрессий. Уже в раннем турне позднефаменское поднятие позднего девона сменилось опусканием, которое было началом большой волны трансгрессий, достигших наибольшего развития во второй половине турнейского века и в визейском веке, приведших к углублению морских бассейнов. Это время характеризуется наиболее слабо выраженным провинциализмом морской фауны. Большинство родов хонетид существовали и в Североамериканской, и в Евразийской биогеографических областях. Только роды *Caenaporia* и *Aporliopsis*, возможно, являются эндемиками Североамериканской области.

В раннем карбоне отмечается обратное соотношение скорости изменения разнообразия хонетид и частоты эвстатических колебаний уровня моря, в частности, наблюдаемое на Русской платформе (рис. 1) (Афанасьева, 2006). На фоне относительно медленных колебаний уровня моря хонетиды, как правило, быстро эволюционировали. Так, подавляющее большинство видов (10 из 15) раннекаменноугольных хонетид Русской плат-

формы в своем распространении ограничены каким-либо одним горизонтом. В среднем и позднем карбоне роды хонетид распространены хронологически более широко и независимо от эвстатических флюктуаций и различия их видового состава отмечены в основном на уровне ярусов. Это, по-видимому, можно объяснить появлением у них дополнительных адаптаций, способствующих интенсификации функций дыхания и питания. Так, развитие более высокой срединной септы спинной створки привело к разделению мантийной полости и лопасти лофофора и усилению фильтрации. Большая выраженность отпечатков сосудов мантии свидетельствует об усилении респираторной функции. Эти же особенности отличают гетерохронные гомеоморфы раннего и среднего—позднего карбона. Так, гомеоморфные роды *Rugosochonetes* и *Neochonetes* различаются по наличию у *Neochonetes* парных васкулярных валиков по обеим сторонам от срединной септы на внутренней поверхности брюшной створки, а на внутренней поверхности спинной створки развиты брахиальные валики, отсутствующие у *Rugosochonetes* (рис. 2, 3) (Афанасьева, 1988, 2015). Изменения сосудистой системы на данном рубеже отмечены и у родов отрядов *Orthida* и *Spiriferida* (Lazarev, Poletaev, 1982), что может свидетельствовать об изменении газового режима морских вод в это время.

Только у раннекаменноугольных представителей хонетид присутствует гигантизм. Это явление хорошо наблюдается у позднетурнейских—визейских родов *Delepinea*, *Daviesiella* и *Megachonetes*. Одновременно гигантизм проявлялся и в других отрядах брахиопод, таких как *Productida* и *Spiriferida*. По-видимому, это явление имеет общее экологическое объяснение. Гигантизм современных морских организмов биологи связывают, в частности, с увеличением глубины бассейна и понижением температуры придонных вод, что приводит к нехватке пищевых ресурсов, к поздней половой зрелости и, соответственно, к увеличению в размере (Пантелеев, 1994; Винарский, 2013 и др.). Возможно, что гигантизм раннекаменноугольных хонетид и других брахиопод также связан с увеличением глубины морских бассейнов в позднем турне — визе, когда трансгрессии и погружения, в целом характерные для раннего карбона, были наибольшими (Афанасьева, 2022).

В среднем карбоне, несмотря на частичные регрессии, вследствие существовавшего сообщения между отдельными акваториями, провинциализм практически не наблюдается, и распространение родов хонетид остается, в основном, широким. Почти все роды найдены во всех трех биогеографических областях среднего карбона: Западноевроазиатской, Североевразийской и Центральноамериканской. Только единичные роды характеризуют какую-либо одну область: *Sokolskaya* —

Ярусы	Региональные ярусы Русской платформы	Кривая уровня моря Московской синеклизы	Распространение хонетид в карбоне Московской синеклизы	
Жельский	Ногинский		Lissochonetes geinitzianus N. dalmanoides Chonetinella uralica	
	Павловопосадский			
	Русавкинский			
Касимовский	Дорогомилловский		Lissochonetes rarus	Ch. pigmaea
	Хамовнический			
	Кревякинский			
Московский	Мячковский		Tornquistia aljutovica	N. donetzianus
	Подольский			
	Каширский			
	Верейский			
Башкирский	Мелекесский			
	Черемшанский			
	Прикамский			
	Северокельтменский			
	Краснополянский			
	Вознесенский			
Серпуховский	Запалтубинский		R. serpuhovensis	R. praecarboniferus R. vashanensis R. waldschmidt
	Протвинский			
	Стешевский			
	Тарусский			
Визейский	Веневский		M. zimmermanni	Megachonetes siblyi
	Михайловский			
	Алексинский			
	Тулский			
	Бобриковский			
	Радаевский			
	Косьвинский			
Турнейский	Кизеловский		R. distinctus R. znamenkensis Plicochonetes elegans	
	Черепетский			
	Каракубский			
	Упинский			
	Малевский			
		Rugosochonetes upensis	Subglobosochonetes malevkensis	

Рис. 1. Схема сопоставления изменения уровня моря (по: Alekseev et al., 1996) и состава хонетид в карбоне Русской платформы. Подчеркнуты виды, встреченные в каком-либо одном горизонте; вертикальной чертой показано стратиграфическое распространение видов (по: Афанасьева, 2006).

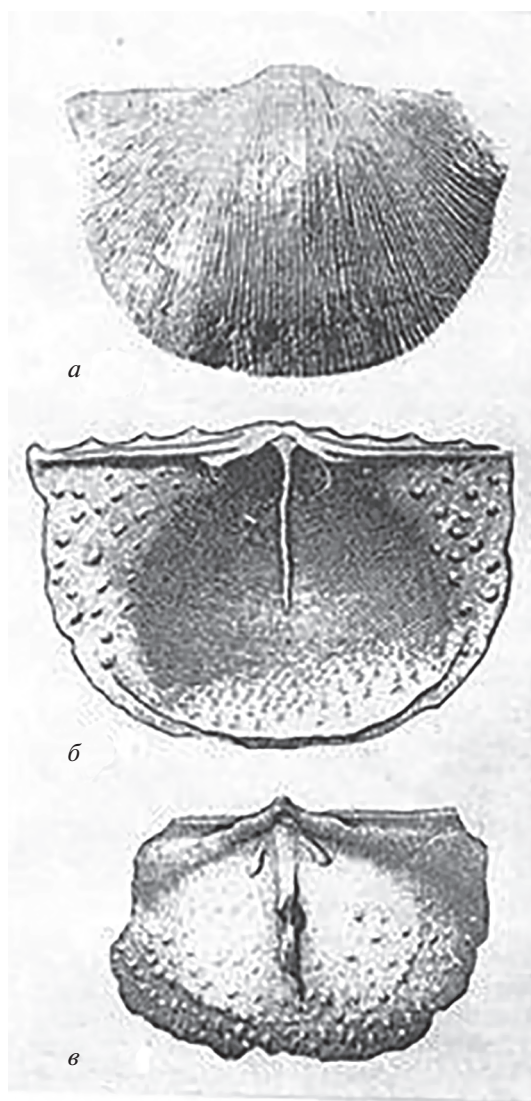


Рис. 2. Род *Rugosochonetes* Sokolskaja: *a* – наружное строение брюшной створки, *б* – внутреннее строение брюшной створки, *в* – внутреннее строение спинной створки (по: Афанасьева, 1988).

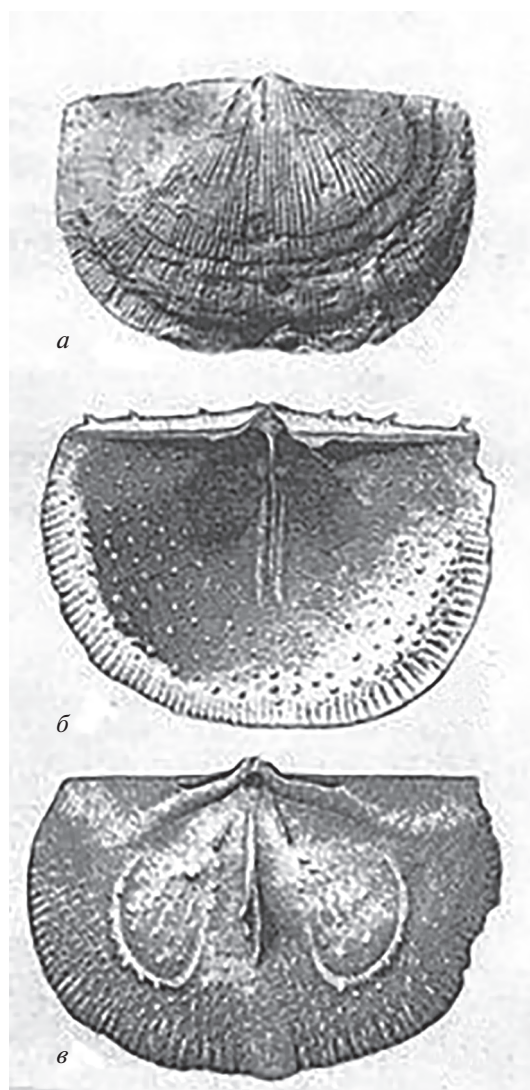


Рис. 3. Род *Neochonetes* Muir-Wood: *a* – наружное строение брюшной створки, *б* – внутреннее строение брюшной створки, *в* – внутреннее строение спинной створки (по: Афанасьева, 1988).

Западноевроазиатскую, *Jakutochonetes* – Северо-евроазиатскую, *Mesolobus* – Центральноамериканскую.

В позднем карбоне, в эпоху новой трансгрессии, распространение родов хонетид, в основном, то же, что и в среднем карбоне. Все три биогеографические области охарактеризованы одним и тем же набором родов, и лишь распространение отдельных родов ограничено какой-либо одной областью. Так, *Mesolobus*, *Sulcataria* и *Quadrochonetes* существовали только на территории Центральноамериканской области. Эти роды переходят и в раннюю пермь, и их появление в позднем карбоне можно расценивать как начало формирова-

ния в дальнейшем фауны брахиопод Тропической области перми.

Таким образом, в карбоне продолжается расцвет хонетид, начавшийся в раннем девоне. По родовому составу выделяются два отчетливых комплекса – раннекаменноугольный, характерный только для данного диапазона, и единый средне–позднекаменноугольный, продолжающийся в раннюю пермь (Афанасьева, 2022). Отличительными чертами хонетид раннего карбона, кроме того, является обратное соотношение скорости развития их разнообразия и частоты эвстатических флюктуаций, а также появление гигантских форм, связанное, по-видимому, с этапом максимального углубления морских бассейнов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айзенберг Д.Е.* Chonetidae (Brachiopoda) // Атлас фауны турнейских отложений Донецкого бассейна. Киев: Наук. думка, 1971. С. 66–91.
- Айзенберг Д.Е.* Новые раннебашкирские хонетиды Донецкого бассейна // Палеонтол. журн. 1980. № 3. С. 5–57.
- Айзенберг Д.Е.* Новые хонетиды из карбона Донбасса // Палеонтол. журн. 1985. № 4. С. 35–42.
- Афанасьева Г.А.* Каменноугольный этап развития надсемейства Chonetacea (Brachiopoda) // Палеонтол. журн. 1975а. № 1. С. 3–9.
- Афанасьева Г.А.* Chonetacea (Brachiopoda) среднего и позднего карбона Русской платформы // Палеонтол. журн. 1975б. № 2. С. 96–113.
- Афанасьева Г.А.* Chonetacea (Brachiopoda) раннего карбона Русской платформы // Палеонтол. журн. 1976. № 3. С. 58–70.
- Афанасьева Г.А.* Брахиоподы отряда Chonetida (историческое развитие, функциональная морфология, филогенез и система). М.: Наука, 1988. 123 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 228).
- Афанасьева Г.А.* Брахиоподы отряда Chonetida из бассейновых фаций пограничных отложений девона и карбона Тюрингских и Рейнских Сланцевых гор (Германия) // Палеонтол. журн. 2002. № 6. С. 57–62.
- Афанасьева Г.А.* Изменения разнообразия брахиопод отряда Chonetida и колебания уровня моря в карбоне Московской синеклизы // Эволюция биосферы и биоразнообразия. 4. Палеоэкология и эволюция сообществ. Сб. к 70-летию А.Ю. Розанова. М.: ПИН РАН, 2006. С. 307–315.
- Афанасьева Г.А.* Проблема сходства в морфологической эволюции брахиопод // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: устойчивость и вариабельность. М.: ПИН РАН, 2015. С. 134–145.
- Афанасьева Г.А.* О гигантизме у раннекаменноугольных брахиопод отряда Chonetida // Палеонтол. журн. 2022. № 3. С. 16–18.
- Афанасьева Г.А., Невеская Л.А.* Анализ причин различных последствий кризисных ситуаций на примере замковых брахиопод и бивальвий // Экосистемные перестройки в эволюции биосферы. Вып. 1. М.: Недра, 1994. С. 101–108.
- Бархатова В.П.* Биостратиграфия карбона и нижней перми Северного Тимана. Л.: Недра, 1970. 228 с. (Тр. ВНИГРИ. Вып. 283).
- Безносова Г.А., Бенедиктова Р.А., Сарычева Т.Г. и др.* Некоторые новые представители брахиопод девона и карбона Рудного Алтая и Сары-Арка // Изв. АН КазССР. Сер. геол. 1956. Вып. 23. С. 94–104.
- Винарский М.В.* О применимости Правила Бергмана к экотермным организмам: современное состояние проблемы // Журн. общ. биол. 2013. Т. 74. № 5. С. 327–339.
- Иванова Е.А.* Условия существования, образ жизни и история развития некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины. М.: Наука, 1949. 144 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 21).
- Иванова Е.А.* Развитие фауны средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы в связи с его историей. Кн. 3. Развитие фауны в связи с условиями существования. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 303 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 69).
- Григорьева А.В., Афанасьева Г.А., Лазарев С.С., Эрлангер О.А.* Брахиоподы верхнего карбона // Верхний карбон СССР. М.: Наука, 1984. С. 91–95 (Тр. Межвед. стратиграф. ком-та. Т. 13).
- Наливкин Д.В.* Брахиоподы верхнего и среднего девона и нижнего карбона Северо-Восточного Казахстана. М.-Л.: ОНТИ НКТП СССР, 1937. 200 с. (Тр. ЦНИГРИ. Т. 99).
- Наливкин Д.В.* Брахиоподы турнейского яруса Урала. Л.: Наука, 1979. 247 с.
- Осипова А.И., Геккер Р.Ф., Бельская Т.Н.* Закономерности распространения и смены фауны в позднепалеозойских эпиконтинентальных морях Русской платформы // Современные проблемы палеонтологии. М.: Наука, 1971. С. 279–293 (Тр. ПИН АН СССР. Т. 130).
- Пантелеев П.А.* Правило Бергмана – концептуальный и эмпирический аспекты // Успехи совр. биол. 1994. Т. 114. № 1. С. 42–51.
- Сарычева Т.Г., Сокольская А.Н., Безносова Г.А., Максимова С.В.* Брахиоподы и палеогеография карбона Кузнецкой котловины. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 547 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 95).
- Сарычева Т.Г., Сокольская А.Н., Максимова С.В., Безносова Г.А.* Фациальная зональность брахиопод в каменноугольных морях Кузнецкой котловины // Палеонтол. журн. 1962. № 4. С. 58–69.
- Симорин А.М.* Стратиграфия и брахиоподы Карагандинского бассейна. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1956. 296 с.
- Сокольская А.Н.* Chonetidae Русской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 108 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 27).
- Сокольская А.Н.* Надсемейство Chonetacea // Основы палеонтологии: Мшанки, брахиоподы. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 221–223.
- Чернышев Ф.Н.* Верхнекаменноугольные брахиоподы Урала и Тимана. СПб., 1902. 749 с. (Тр. Геол. ком-та. Т. 16. № 2).
- Afanasjeva G.A.* The brachiopod order Chonetida in the Permian // Paleontol. J. 2022. V. 56. № 7. <https://doi.org/10.1134/S0031030122070024>
- Alekseev A.S., Kononova L.I., Nikishin A.M.* The Devonian and Carboniferous of the Moscow Syncline (Russian Platform): Stratigraphy and sea-level changes // Tectonophysics. 1996. V. 268. P. 149–168.
- Archbold N.W.* Classification and evolution of the brachiopod family Rugosochonetidae Muir-Wood, 1962 // Proc. Roy. Soc. Victoria. 1982. V. 94. № 1. P. 1–9.
- Bahrammanesh M., Angiolini L., Antonelli A.A. et al.* Tournaisian (Mississippian) brachiopods from Mobarak Formation, North Iran // GeoArabia. 2011. V. 16. № 3. P. 129–192.

- Brand P.J.* Scottish Carboniferous chonetoids // *Bull. Geol. Soc. Gr. Brit.* 1970. V. 31. P. 89–137.
- Brunton C.H.C.* Silicified brachiopods from the Visean of County Fermanagh // *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Geol.* 1968. V. 16. № 1. P. 1–70.
- Campbell K.S.W., Engel B.A.* The faunas of the Tournaisian Tulcumba Sandstone and its members in the Werrie and Belene Synclines, New South Wales // *J. Geol. Soc. Australia.* 1963. V. 10. Pt 1. P. 55–122.
- Carter J.L.* Mississippian brachiopods from the Glen Park Formation of Illinois and Missouri // *Bull. Carnegie Mus. Natur. Hist.* 1988. V. 27. P. 1–82.
- Chao I.T.* Productidae of China. Pt II. Chonetinae, Productinae and Richthofeniinae // *Palaeontol. Sin. B* 5. 1928. 103 p.
- Chen Z.Q., Shi G.R.* Late Carboniferous to Early Permian brachiopod fauna from the Bachu and Kalpin areas, Tarim basin, NW China // *Alcheringa.* 2002. V. 25. № 3. P. 293–326.
- Chen Z.Q., Shi G.R.* Early Carboniferous brachiopod faunas and their biogeographical affinities from the western Kunlun Mountains, North-West China // *Palaeontogr. Abt. A.* 2003. Bd 268. P. 103–187.
- Dunbar C.O., Condra G.E.* Brachiopoda of the Pennsylvanian system in Nebraska // *Bull. Nebr. Geol. Surv. Ser. 2.* 1932. V. 5. 377 p.
- Davidson T.* On British Carboniferous Brachiopoda // *Geologist.* 1862. V. 4. P. 41–59.
- Girty G.H.* Description of a new genus and new species of Carboniferous brachiopods // *J. Wash. Acad. Sci.* 1938. V. 28. P. 278–284.
- Hoare R.D.* New Pennsylvanian Brachiopoda from Southern Missouri // *J. Paleontol.* 1960. V. 34. P. 217–232.
- Isaackson P.E., Dutro J.T.* Lower Carboniferous brachiopods from Sierra de Almeida, Northern Chile // *J. Paleontol.* 1999. V. 73. № 4. P. 625–633.
- Koninck L.G.* Monographie des genres Productus et Chonetes // *Mém. Soc. Sci. Liege.* 1847. V. 4. 278 p.
- Lazarev S.S., Poletaev V.I.* The development of the brachiopod mantle system at the Early – Middle Carboniferous boundary // *Biostratigraphic data for a Mid-Carboniferous boundary.* Leeds: Subcom. Carbonifer. Stratigr., 1982. P. 89–94.
- Martinez Chacon M.L., Winkler Prins C.F.* Rugosochonetidae (Brachiopoda, Chonetidina) from the Carboniferous of the Cantabrian Mountains (N Spain) // *Geobios.* 2005. V. 38. P. 637–651.
- Mottequin B., Sevastopulo G., Simon E.* Micromorph brachiopods from the Late Asbian (Mississippian, Visean) from northwest Ireland (Gleniff, County Sligo) // *Bull. Geosci.* 2015. V. 90. № 2. P. 307–330.
- Muir-Wood H.M.* The Morphology and Classification of the Brachiopod Suborder Chonetoidea. L.: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1962. 132 p.
- Muir-Wood H.M.* Suborder Chonetidina // *Treatise on Invertebrate Paleontology.* Pt. H. Brachiopoda. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1965. V. 2. P. 412–439.
- Paeckelmann W.* Die Brachiopoden des deutschen Unterkarbon. 1. Die Orthiden, Strophomeniden und Chonetiden des mittleren und oberen Unterkarbons // *Abh. Preuss. Geol. Landesanst. N. F.* 1930. Bd 122. S. 143–326.
- Qiao L., Shen S.Z.* Late Mississippian (Early Carboniferous) brachiopods from the Western Daba Mountains, Central China // *Alcheringa.* 2012. V. 36. № 3. P. 1–23.
- Racheboeuf P.R.* Chonetidina // *Treatise on Invertebrate Paleontology.* Pt H. Brachiopoda (revised). V. 2. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 2000. P. 362–423.
- Racheboeuf P.R.* Chonetidina // *Treatise on Invertebrate Paleontology.* Pt H. Brachiopoda (revised). V. 6. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 2006. P. 2628–2638.
- Ramsbottom W.H.C.* The fauna of the Cefn Coed Marine band of the coal measures at Aberbaiden, near Tondy, Glamorgan // *Bull. Geol. Surv. U. K.* 1952. V. 4. P. 8–32.
- Roberts J.* Devonian and Carboniferous brachiopods from the Bonaparte Gulf basin north-western Australia // *Bull. Austral. Geol. Geophys.* 1971. № 122. 319 p.
- Roberts J.* Carboniferous Chonetacean and Productacean brachiopods from eastern Australia // *Palaeontology.* 1976. V. 19. P. 17–77.
- Shen S.Z., Qiao L., Zhang Y. et al.* Carboniferous brachiopod genera on type species of China. Beijing: Sci. Press, 2017. P. 559–649.
- Shen S.Z., Tazawa J., Shi G.R.* Carboniferous and Permian Rugosochonetidae (Brachiopoda) from West Spitsbergen // *Alcheringa.* 2005. V. 29. P. 241–256.
- Shi G.R., Chen Z.Q., Zhan L.P.* Early Carboniferous brachiopod fauna from the Baoshan block, West Yunnan, southwest China // *Alcheringa.* 2005. V. 29. P. 31–85.
- Taboada A.C.* Braquiopodos y biostratigrafía del Carbonífero del Cordon del Naranjo (subcuenca Calingasta – Uspallata), Argentina // *Ameghiniana.* 2004. V. 41. № 3. P. 405–432.
- Taboada A.C., Shi G.R.* Yagonia Roberts (Brachiopoda, Chonetidina) from the Malinan Formation, Lower Carboniferous of western Argentina: paleobiogeographical implications // *Alcheringa.* 2009. V. 33. № 3. P. 223–235.
- Waagen W.* Salt range fossils: Productus Limestone fossils // *Palaeontol. Ind. Ser. 13.* 1884. V. 1. Fasc. 4. Pt 4. P. 611–728.
- Waterhouse J.B.* New Carboniferous brachiopod genera from Huai Bun Nak, North-East Thailand // *Paläontol. Z.* 1982. Bd 56. H. 1/2. P. 39–52.
- Weller S.* The Mississippian Brachiopoda of the Mississippi Valley Basin // *Illinois Geol. Surv. Monogr.* 1914. 508 p.
- Winkler Prins C.F.* Carboniferous Productidina and Chonetidina of the Cantabrian Mountains (NW Spain): systematics, stratigraphy and palaeoecology // *Leidsche Geol. Meded.* 1968. № 43. P. 41–126.

Diversity and Distribution of the Carboniferous Brachiopods of the Order Chonetida

G. A. Afanasjeva

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

Basing on the study collections of the Carboniferous brachiopods of the order Chonetida from different regions of the world data of their stratigraphic and geographical distributions are composed. Renovation of the generic composition of chonetids took place at the Devonian–Carboniferous boundary and at that of the Early–Middle Carboniferous. At the Early Carboniferous it is observed inverse relationship between the rate of chonetid diversification and sea-level changes. Heterochronic homeomorphy of Early and Middle–Late Carboniferous chonetid genera takes place. Existence of gigantic genera at Late Tournaisian–Visean connects with maximum of the Lower Carboniferous transgression at that time.

Keywords: Carboniferous brachiopods, Chonetida, generic composition, stratigraphic and geographical distribution, relationship with sea-level changes, gigantism, homeomorphy

УДК 564.53:551.736.1(470.5)

ПЕРВАЯ НАХОДКА ВАКТРИТОИДЕА (СЕРНАЛОПОДА) В АССЕЛЬСКО-САКМАРСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ РИФА ШАХТАУ (БАШКОРТОСТАН)

© 2022 г. А. Ю. Щедухин*

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия***e-mail: d_alsch2017@mail.ru*

Поступила в редакцию 09.03.2022 г.

После доработки 21.03.2022 г.

Принята к публикации 25.03.2022 г.

В статье кратко обсуждается эволюция взглядов на таксономическое положение бактриитоидей внутри класса цефалопод. Рассмотрена история установления рода *Stenobactrites* и входящих в него видов. Изученный бактриит отнесен к виду *S. costatus* Shimansky, 1951 и является первой находкой бактриитоидей в ассельско-сакмарском интервале карьера Шахтау. Кроме того, эта раковина превосходит по своим размерам всех известных представителей этого подкласса.

Ключевые слова: Vactritoidea, Vactritida, Stenobactrites, нижняя пермь, ассельский ярус, сакмарский ярус, Южный Урал, Шахтау

DOI: 10.31857/S0031031X22050117

ВВЕДЕНИЕ

Бактриитоидеи — подкласс головоногих моллюсков, существовавших с силура до позднего триаса (Mackenzie, 1966). Их характерными особенностями является небольшая прямая или согнутая раковина с узким краевым сифоном и обособленным протоконхом (Шиманский, 1962). Согласно современным представлениям, именно от бактриитоидей в раннем девоне произошли *Ammonoidea*, а в раннем карбоне — *Coleoidea* (Kröger et al., 2011). Расцвет этой группы, по-видимому, пришелся на каменноугольный период. Находки бактриитов известны на разных континентах — в Европе (Kröger et al., 2005), Азии (Шиманский, 1954; Niko et al., 1997), Африке (Pohle, Klug, 2018), Северной и Южной Америке (Mackenzie, 1966; Mapes, 1979; Cichowolski, Rustan, 2017), Австралии (Becker, 2000). Их положение в системе цефалопод до сих пор обсуждается. В разное время бактрииты рассматривались в рангах отряда, надотряда и подкласса (Шиманский, 1951; Erben, 1964; Шевырев, 2005). Принадлежность этой группы к одному из высших таксонов головоногих моллюсков также вызывает дискуссии. Бактриитов включали в состав наутилоидей, аммоноидей и колеоидей в ранге отряда, а иногда и семейства (Друщиц, Шиманский, 1982). Мы поддерживаем точку зрения отечественных исследователей (Barskov, Shimansky, 1994; Шевырев, 2005), которыми было обосновано выделе-

ние бактриитоидей в ранге подкласса, равноценного аммоноидеям и колеоидеям.

Мировая история изучения пермских бактриитов довольно скудна на события. Первые находки представителей этой группы в Европе, по-видимому, принадлежат Г. Джеммелляро (Gemmellaro, 1889). Он описал из пермских отложений Сицилии два экземпляра с прямой раковиной и поперечно-ребристой скульптурой под названием *Orthoceras oblique-sulcatum*. Другие три экземпляра с узким краевым сифоном и скульптурой из продольных ребер были описаны как другой новый вид — *O. paternoii*. В монографии (Gemmellaro, 1889) приводятся данные измерений длины сохранившейся части раковин, их поперечного сечения и апикального угла. Рисунки к работе выполнены достаточно хорошо, но, поскольку не дано соотношений основных параметров, только по изображениям трудно судить о пропорциях раковин.

В Северной Америке первый достоверный представитель бактриитоидей был описан А. Миллером и У. Янгквистом (Miller, Youngquist, 1949) из средней и верхней перми Мексики. В конце 70-х гг. XX в. была опубликована большая специальная работа по каменноугольным и пермским бактриитам Северной Америки (Mapes, 1979). Эта монография значительно расширила наши знания о позднепалеозойских бактриитах. В ней было описано множество как известных ранее, так и

новых видов, но только два из них (*Bactrites elcapitanensis* Mapes, 1979 и *B. mexicanus* Miller et Youngquist, 1949) – из нижнепермских отложений (США, Мексика). Р. Мэйпс подробно рассмотрел ранние стадии онтогенеза и предложил выделить новый отряд *Annulobactritida* в составе подкласса бактритоидей. При установлении этого отряда Мэйпс основывался на реконструкциях поврежденных апикальных частей раковин некоторых бактритов. Основным отличием аннулобактритид от бактритид он считал форму протоконха: у первых он конический, обособленный небольшим пережимом, а у вторых – сферический (Mapes, 1979).

Самый значительный вклад в исследования пермских бактритоидей с территории СССР внес В.Н. Шиманский. В нескольких работах (Шиманский, 1948, 1951, 1954, 1990, 1993) им было описано не менее 17 новых видов. На основании изучения сборов разных лет Шиманский (1951) первым предложил обособить бактритов от других крупных групп цефалопод и возвести их в ранг отряда. Позднее он изучил и описал строение начальных частей раковин различных палеозойских бактритов, выделив несколько типов протоконхов: сферический, яйцевидный и колпачковидный (Шиманский, 1958). Им было отмечено большое значение этого признака для построения системы бактритоидей, но не было выделено новых групп на данном основании. Новый взгляд на классификацию неаммоноидных цефалопод в целом и бактритов в частности был предложен в “Основах палеонтологии” (Шиманский, 1962). В этой сводке бактриты рассматривались в качестве надотряда с единственным отрядом *Bactritida*. Из пермских отложений было указано девять родов, большинство из которых были описаны с Южного Урала (Шиманский, 1954). Более поздние исследования пермских бактритов были посвящены описанию новых видов, но существенно подход к их изучению не изменился (Шиманский, 1990). Только в XXI в. было предпринято изучение микроструктуры раковин бактритоидей (Догужаева и др., 2016). Основой для этих исследований послужили коллекции Шиманского из нижней перми Южного Урала. В этой работе авторами на основе различий в строении протоконха подтверждается необходимость обособления бактритов от других крупных групп головоногих моллюсков. Больше специальных исследований пермских бактритоидей до настоящего момента не проводилось. Это может объясняться их редкой встречаемостью, а также малым числом исследователей, занимающихся данной тематикой. Поэтому любая новая информация по этой группе является очень полезной для понимания особенностей эволюции бактритоидей, индивидуального развития и уточнения связей с другими таксонами головоногих моллюсков.

Работа поддержана грантом РФФИ № 22-24-00099 “Эволюция сообществ моллюсков раннепермского рифа Шахтау”.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученный в настоящей статье экземпляр происходит из пограничных ассельско-сакмарских отложений раннепермского рифа Шахтау. Шахтау ранее представлял собой одну из четырех отдельно стоящих гор, шиханов, расположенных в Стерлитамакском р-не республики Башкортостан, в 5 км на восток от г. Стерлитамак (рис. 1). В настоящее время это местонахождение превращено в карьер по добыче известняка для нужд содовой промышленности. В раннепермское время цепочка рифов, включающая в себя Шахтау, маркировала границу эпиконтинентального моря и более глубоководной части Уральского пролива.

В 2021 г. экспедицией Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка (ПИИ) РАН под руководством А.В. Мазаева проводились полевые работы в карьере Шахтау. Уникальный образец был найден участником экспедиции А.Г. Боевым (Ин-т океанологии им. П.П. Ширшова РАН) и передан нам для изучения. Место находки расположено в восточной части карьера, в основании первого уступа, с абсолютными отметками 127–140 м (рис. 1). Согласно геологическим профилям (Мазаев, 2019), это место соответствует пограничным ассельско-сакмарским отложениям.

Измерения раковины произведены по общепринятым стандартам, применявшимся отечественными исследователями (Шиманский, 1954, 1968). Реконструкция длины недостающей части раковины выполнена по методике, описанной для ордовикских прямораковинных эндоцератоидей (Балашов, 1968). В статье при описании раковины приняты следующие сокращения:

Дс – срединный (сифонный) диаметр раковины; расстояние между дорсальной и вентральной сторонами. Дс – большой срединный диаметр, измеряется ближе к устью; дс – малый срединный диаметр, измеряется ближе к апикальному концу.

Дб – боковой диаметр. Измеряется между латеральными сторонами. Измерения Дб (большой) и дб (малый).

Дл – длина раковины между точками измерений диаметров.

К – число камер, приходящихся на диаметр (срединный диаметр).

Угол А – апикальный угол раковины. Срединный апикальный угол (с) измеряется между дорсальной и вентральной сторонами, боковой (б) – между латеральными сторонами.

Материал хранится в лаб. моллюсков ПИИ РАН; экз. ПИИ, №№ 5668/7-1, 5668/7-2 (отпечаток).

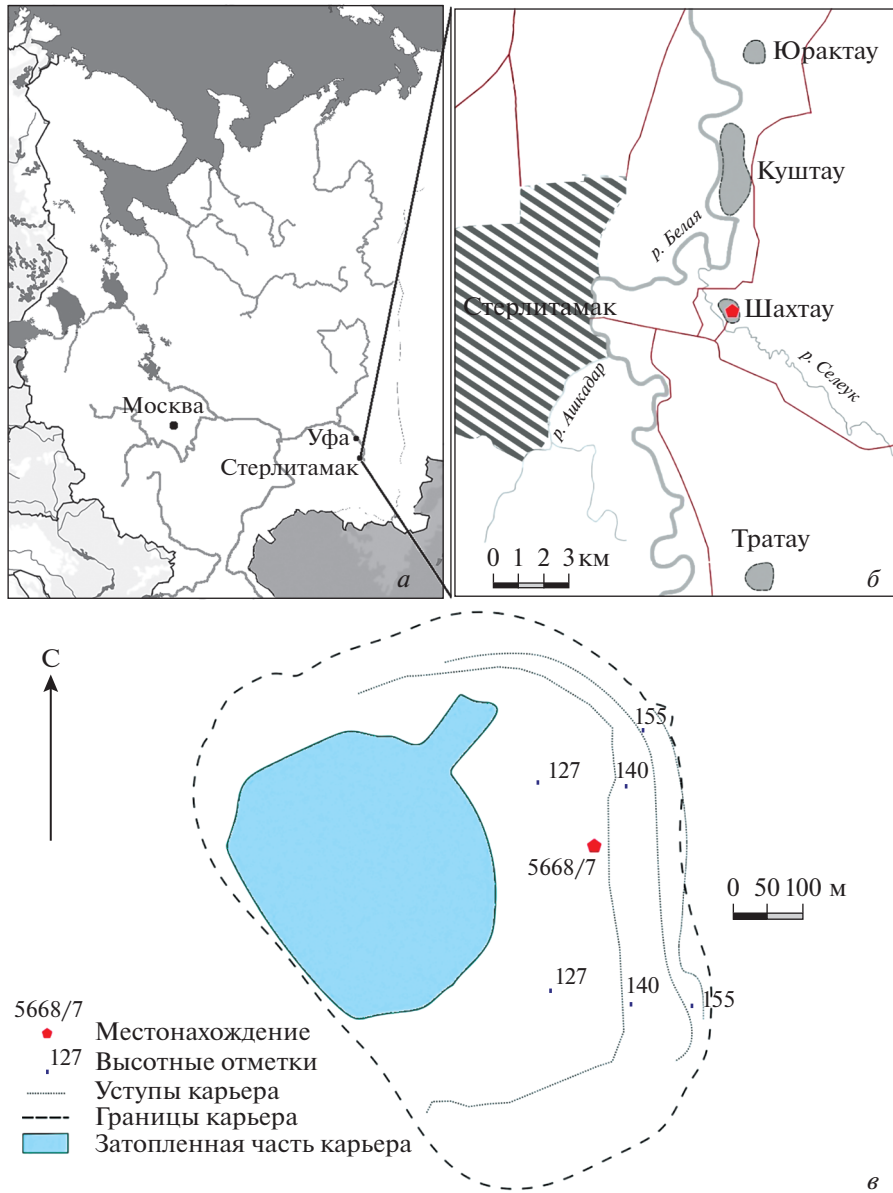


Рис. 1. Схема расположения местонахождения (отмечено пятиугольником): *а* – Уфа и Стерлитамак на карте европейской части России; *б* – положение карьера Шахтау рядом с г. Стерлитамак; *в* – схема карьера Шахтау по состоянию на 2021 г.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ

Изучение строения раковины позволило установить ее принадлежность к виду *Stenobactrites costatus* Shimansky, описанному из верхнесакмарских и артинских отложений Южного Урала (Шиманский, 1951). Раковина *S. costatus* прямая, очень крупная, умеренно расширяющаяся в латеральном и немного сильнее в дорсо-вентральном направлении (рис. 2, *а–г*). В поперечном сечении раковина овальная, сжата латерально (Дб/Дс = 0.9). Боковой апикальный угол составляет 10°, срединный – 8°. Перегородки вогнуты почти на половину высоты камеры. Камеры высокие. На

величину, равную дорсо-вентральному диаметру, приходится 2.5–3 камеры. Поверхность раковины покрыта очень тонкими изогнутыми ребрышками (ширина около 0.1 мм), которые разделены широкими промежутками (до 2 мм). На вентральной стороне ребрышки образуют слабый выступ в сторону устья, переходящий в широкий синус на латеральных сторонах. Ребрышки на дорсальной стороне направлены вперед, в вершине образуют узкий, но неглубокий синус, осложненный отчетливо выраженным килем (рис. 2, *д*). Ребрышки сходятся на киле под тупым углом. На одну камеру приходится 11 ребер. Перегородочная линия



Рис. 2. Раковина *Stenobacrites costatus* Shimansky ($\times 1$): *a–e* – экз. ПИН, № 5668/7-1: *a* – вид со стороны перегородки, вентральная сторона сверху; *b* – дорсальная сторона; *c* – вентральная сторона; *d* – латеральная сторона, вентральная сторона справа; *e* – экз. ПИН, № 5668/7-2, отпечаток скульптуры, устье расположено с левой стороны, стрелкой отмечен дорсальный гребень; Башкортостан, Стерлитамакский р-н, карьер Шахтау; верхнеассельские-нижнесакмарские известняки.

Таблица 1. Размеры в мм и соотношения *Stenobactrites costatus* Shimansky

Экз. ПИН, № 5668/7-1	Дс	Дб	дс	дб	Дб/Дс	дб/дс	Дл	К	Угол А, град
	51.8	46.9	45.4	40.9	0.9	0.9	37.1	2.5	10 (с) 8 (б)

прямая, перпендикулярная к продольной оси раковины. Сифон краевой, узкий, плотно прилегает к вентральной стенке раковины. На вентральной стороне в месте контакта сифона со стенкой раковины расположена узкая, практически прямоугольная лопасть.

В настоящее время известно 10 видов, относимых разными авторами к роду *Stenobactrites*. От большинства из них *S. costatus* отличается тонкими изогнутыми ребрышками на поверхности раковины, которые значительно уже разделяющих их промежутков. От *S. shindensis* с Памира отличается узкими ребрышками и наличием кия на дорсальной стороне. Провести сравнение между нашим экземпляром и сицилийским *S. oblique-sulcatus* не представляется возможным из-за отсутствия необходимых измерений у последнего. Можно только отметить, что у сицилийского вида, судя по изображению и описанию, отсутствует киль на дорсальной стенке раковины. От голотипа *S. obliquesulcatus* наш экземпляр отличается большим углом расширения и немного большей высотой камер. Эти отличия мы связываем с различными стадиями онтогенеза, поскольку голотип в поперечнике имеет 26.3 мм, в то время как наш экземпляр достигает 51.8 мм.

Из четырех сохранившихся камер предпоследняя ниже предыдущей, а последняя, более высокая, по-видимому, являлась жилой камерой. Уменьшение размеров камер фрагмокона непосредственно перед жилой камерой является признаком завершения роста моллюска. На этом основании можно сделать предположение, что раковина принадлежала взрослой особи.

Примерная длина недостающей части раковины была восстановлена по методике З.Г. Балашова (1968). Согласно расчетам, для дорсо-вентральной проекции примерная длина раковины могла составлять 322 мм, а для латеральной — 367 мм. Такая длина раковины была характерна для девонских—каменноугольных ортоцератидей или некоторых ордовикских эндоцератидей (Балашов, 1968). Следует отметить, что эта методика позволяет установить только длину утраченной апикальной части раковины. Длину недостающей части жилой камеры без каких-либо отпечатков или ее фрагментов установить невозможно. Предположительно, целиком раковина могла достигать около 400 мм в длину. Если это действительно так, то *S. costatus* принадлежал к наиболее крупным из известных прямораковин-

ных цефалопод пермского периода (см. табл. 1, 2). В настоящее время вид *S. costatus* известен из ранней перми — ассельских, сакмарских и нижнеартинских отложений Южного Урала (Шиманский, 1954).

ОБСУЖДЕНИЕ

Род *Stenobactrites* впервые был установлен Шиманским (1951). В этой работе был кратко охарактеризован вид *S. costatus* из стерлитамакского горизонта сакмарского яруса Казахстана и помещен в новое семейство *Stenobactritidae*, с указанием скульптуры из поперечных ребер как основной критерий для его выделения. Через несколько лет, в монографии по прямораковинным цефалоподам Южного Урала, Шиманский (1954) более подробно описал *S. costatus* и установил новый вид *S. mirus*. Отдельно были упомянуты находки бактритов из пермских отложений Сицилии. *Orthoceras oblique-sulcatum* Gemmellaro был перенесен в род *Stenobactrites* под названием *S. obliquesulcatus*. Другой сицилийский вид, *Orthoceras paternoii*, Шиманский (1954) предложил отнести к новому роду *Sicilioceras*, который он также включил в семейство *Stenobactritidae*. Однако в более поздних работах Шиманского (1962, 1968) в составе семейства этот род не упоминается. В конце 50-х гг. прошлого века зарубежными исследователями была признана самостоятельность рода *Stenobactrites*, но не семейства *Stenobactritidae*. Свою точку зрения по этому вопросу высказывал Х. Эрбен (Erben, 1960). По его мнению, выделение этого семейства на основании одной лишь скульптуры недостаточно обосновано. В качестве примеров он привел роды, входящие в состав *Vactritidae* и обладающие сходной продольной или поперечной скульптурой. Таким образом, два рода, входившие в это семейство, были перенесены Эрбеном в семейство *Vactritidae*. Эту точку зрения приняли и последующие авторы. С этим мнением согласился и Шиманский (1993). В 1958 г. он описал несколько протоконхов бактритоидей. Среди них был описан фрагмент раковины из каменноугольных (башкирских—серпуховских) отложений Южного Урала, который автор отнес к *Stenobactrites* sp. Эта раковина характеризовалась отсутствием сферической первой камеры, была достаточно крупной и имела коническую форму нескольких первых камер (Шиманский, 1958). В сводке “*Treatise ...*” по неаммоидным головоногим

Таблица 2. Таблица измерений диаметров наиболее крупных позднепалеозойских бактритов

Роды	Виды	Распространение	Диаметры в мм
Stenobactrites	<i>C. costatus</i> Shimansky, 1951	Нижняя пермь. Россия, Башкортостан	51.8
	<i>C. isogramma</i> (Meek, 1871)	Пенсильваний. Северная Америка	43
	<i>C. sp.</i> (Niko et al., 1997)	Нижний карбон. Китай	~43
	<i>C. sp.</i> (Mapes, 1979)	Пенсильваний. США, Техас	40
	<i>C. inhonorus</i> Shimansky, 1968	Нижний карбон. Казахстан	40
	<i>C. shindensis</i> Shimansky, 1993	Нижняя пермь. Таджикистан, Памир	~40
	<i>C. sp.</i> (Niko et al., 1991)	Средний карбон. Япония, о. Хонсю	34
	<i>C. obliquesulcatus</i> (Gemmellaro, 1889)	Нижняя (?) пермь. Сицилия	34
	<i>C. lesliensis</i> Mapes, 1979	Миссисипий. Северная Америка	28
	<i>C. mirus</i> Shimansky, 1954	Нижняя пермь. Казахстан	18.5
Bactrites	<i>B. peytonensis</i> Mapes, 1979	Миссисипий. США, Арканзас	50
	<i>B. cherokeensis</i> Miller et Owen, 1934	Пенсильваний. США, Миссури	42
	<i>B. gaitherensis</i> Gordon, 1965	Пенсильваний. США, Оклахома	40
	<i>B. elcapitanensis</i> Mapes, 1979	Нижняя пермь. США, Техас	34
	<i>B. finisensis</i> Mapes, 1979	Пенсильваний. США, Техас	33

моллюскам Эрбен (Erben, 1964) предположил, что если найденная Шиманским эмбриональная камера действительно принадлежит роду *Stenobactrites*, то она нарушает диагноз всей группы, и ктенобактриты должны быть исключены из бактритоидей. По мнению Мэйпса (Mapes, 1979), эта эмбриональная часть раковины *Stenobactrites sp.*, наряду с другими описанными им фрагментами раковин, относится к новому отряду *Annulobactritida*. Позднее Шиманский (1990) высказывал сомнения о принадлежности этой раковины к роду *Stenobactrites*, полагая, что дальнейшие находки помогут разобраться в этом вопросе. Еще один вид *Stenobactrites*, *C. inhonorus* Shimansky, был описан из Домбарских холмов (визе) Казахстана (Шиманский, 1968). Мэйпс (Mapes, 1979) описал три новых вида, принадлежащих *Stenobactrites*. Два из них – *C. lesliensis* и *C. collinsi*. Третий вид описан в открытой номенклатуре из-за плохой его сохранности. *C. collinsi* был описан Мэйпсом по материалам А. Миллера и А. Анклсбея (Miller, Unklesbay, 1947), в их работе он первоначально был отнесен к роду *Bactrites*. В 1982 г. группой исследователей (Sturgeon et al., 1982) была произведена ревизия некоторых таксонов цефалопод из Северной Америки. Сравнение *C. collinsi* (Miller et Unklesbay) с материалом Ф. Мика (Meek, 1871; цит. по: Mapes, 1979) позволило свести этот вид в синонимию вида *C. isogramma* (Meek), ранее отнесенного к роду *Orthoceras*. Последние работы по роду *Stenobactrites* вышли в 90-е годы XX в. Из артинских отложений Таджикистана был описан новый вид *C. shindensis* (Шиманский, 1993). Кроме этого, находки из каменноугольных отложе-

ний, не определенные до вида, но относимые к ктенобактритидам (*Stenobactrites sp.*), были описаны японскими исследователями (Niko et al., 1991, 1997). Более поздних работ, в которых фигурировал бы род *Stenobactrites*, обнаружить не удалось.

Полевые работы в Шахтау проводятся с 2015 г. Изучение коллекций из этого карьера позволило установить в ассельско–сакмарском интервале лишь несколько видов прямораковинных *Pseudorthoceratida* (Leonova, Shchedukhin, 2020), но бактриты в этих сборах отсутствовали. Мы связывали это с их небольшими размерами – известные виды из других шиханов в поперечнике не превышали 7 мм. Для большинства пермских южно-уральских бактритов поперечное сечение в среднем составляет примерно 17 мм (Шиманский, 1954). Поэтому недавнее обнаружение раковины со средним диаметром в 51.8 мм стало полной неожиданностью. В табл. 2 приводится сравнение размеров самых крупных представителей родов *Stenobactrites* и *Bactrites* из позднего палеозоя. Как можно видеть, большие размеры (более 30 мм в диаметре) были известны преимущественно для каменноугольных бактритид. До настоящего момента самым крупным бактритом являлся *Bactrites peytonensis* Mapes, 1979 из миссисипия США.

Изучение бактритоидей следует продолжать. Уже сейчас становится ясным, что наши знания о бактритоидеях верхнего палеозоя едва ли можно считать полными. Представители рода *Stenobactrites* были широко распространены как в каменноугольное, так и раннепермское время. Новая

находка в Шахтау позволила уточнить диагноз вида, изучить более поздние стадии онтогенеза *S. costatus* и расширить интервал его существования до позднеассельского—раннесакмарского времени.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балашов З.Г. Эндоцератоидеи ордовика СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1968. 278 с.

Догужаева Л.А., Богословская М.Ф., Журавлева Ф.А. Взгляды В.Н. Шиманского на филогенетическое значение бактритов и их дальнейшее развитие на материалах верхнего карбона и нижней перми Южного Урала в работах учеников и соратников // Золотой век российской малакологии. Сб. трудов Всеросс. научной конф., посвященной 100-летию со дня рождения проф. Виктора Николаевича Шиманского / Ред. Барсков И.С. и др. Москва—Саратов: ПИН РАН — СГТУ, 2016. С. 127—133.

Друщиц В.В., Шиманский В.Н. Основные вопросы систематики наружнораковинных головоногих // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1982. Т. 57. № 6. С. 94—107.

Шевырев А.А. Макросистема цефалопод: Исторический обзор, современное состояние и нерешенные проблемы. 1. Основные особенности и общая классификация головоногих моллюсков // Палеонтол. журн. 2005. № 6. С. 33—42.

Шиманский В.Н. Некоторые новые ортоцераконны из артинских отложений Южного Урала // Докл. АН СССР. 1948. Т. 60. № 1. С. 153—163.

Шиманский В.Н. К вопросу об эволюции верхнепалеозойских прямых головоногих // Докл. АН СССР. 1951. Т. 79. № 5. С. 867—870.

Шиманский В.Н. Прямые наутилоидеи и бактритоидеи сакмарского и артинского ярусов Южного Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 156 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 44).

Шиманский В.Н. О протоконхе бактритоидей // Докл. АН СССР. 1958. Т. 122. № 4. С. 702—705.

Шиманский В.Н. Надотряд Bactritoidea // Основы палеонтологии. Моллюски. Головоногие I / Ред. Руженцев В.Е. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 229—238.

Шиманский В.Н. Каменноугольные Orthoceratida, Oncosceratida, Actinoceratida и Bactritida. М.: Наука, 1968. 151 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 117).

Шиманский В.Н. Новые находки ископаемых раковин бактритоидей в пермских отложениях Южного Урала // Ископаемые цефалоподы. М.: Наука, 1990. С. 66—70 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 243).

Шиманский В.Н. Пермские бактритоидеи Памира // Палеонтол. журн. 1993. № 3. С. 120—124.

Barskov I.S., Shimansky V.N. The morphological diversity and systematics of the Bactritoids (Cephalopoda) // Paleontol. J. 1994. V. 28. № 1A. P. 134—142.

Becker R.T. Paleobiogeographic relationships and diversity of Upper Devonian ammonoids from Western Australia // Rec. W. Australian Mus. 2000. Suppl. № 58. P. 358—401.

Cichowolski M., Rustán J.J. First report of Devonian bactritids (Cephalopoda) from South America. Paleobiogeographic and biostratigraphic implications // J. Paleontol.

2017. V. 91. № 3. P. 417—433.
<https://doi.org/10.1017/jpa.2017.17>

Erben H.K. Primitive Ammonoidea aus dem Unterdevon Frankreichs und Deutschlands // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 1960. Bd 110. № 1. S. 1—128.

Erben H.K. Bactritoidea // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt K. Mollusca 3. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1964. P. 491—505.

Gemmellaro G.G. La fauna dei calcari con Fusulina della valle del fiume Sosio nella province di Palermo // Giorn. Sci. Natur. Econ. Palermo. 1889. № 19. P. 97—182.

Kröger B., Jakob V., Fuchs D. Cephalopod origin and evolution: A congruent picture emerging from fossils, development and molecules // BioEssays. 2011. V. 33. № 8. P. 602—613.
<https://doi.org/10.1002/bies.201100001>

Kröger B., Klug C., Mapes R.H. Soft-tissue attachments in orthocerid and bactritid cephalopods from the Early and Middle Devonian of Germany and Morocco // Acta Palaeontol. Polon. 2005. V. 50. № 2. P. 329—342.

Leonova T.B., Shchedukhin A.Yu. Asselian-Sakmarian nautiloids of the Shakh-Tau Reef (Bashkortostan) // Paleontol. J. 2020. V. 54. № 10. P. 1113—1134.

Mackenzie G. An Upper Triassic bactritoid cephalopod from California // J. Paleontol. 1966. V. 40. № 5. P. 1220—1222.

Mapes R. Carboniferous and Permian Bactritoidea (Cephalopoda) in North America // Univ. Kansas Paleontol. Contrib. 1979. Art. 64. 75 p.

Mazaev A.V. Lower Permian gastropods of Shakhtau (Asselian-Sakmarian boundary beds, Southern Cisuralia) // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 12. P. 1237—1345.
<https://doi.org/10.1134/S0031030119120025>

Miller A.K., Unklesbay A.G. The cephalopod fauna of the Conemaugh series in western Pennsylvania // Ann. Carnegie Mus. 1947. V. 30. P. 319—330.

Miller A.K., Youngquist W. American Permian nautiloids // Mem. Geol. Soc. Amer. 1949. № 41. P. 33—34.

Niko S., Nishida T., Kyuma Y. Middle Carboniferous Bactritoidea (Mollusca, Cephalopoda) from the Akiyoshi limestone group, Yamaguchi prefecture (Molluscan paleontology of the Akiyoshi limestone group-x) // Trans. Proc. Soc. Japan, N.S. 1991. № 161. P. 714—719.

Niko S., Nishida T., Kyuma Y. Moscovian (Carboniferous) orthoconic cephalopods from Guizhou and Guangxi, South China // Paleontol. Res. 1997. V. 1. № 2. P. 100—109.

Pohle A., Klug C. Early and middle Devonian cephalopods from Hamar Laghdad (Tafilalt, Morocco) and remarks on epicoles and cameral deposits // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2018. V. 290. № 1—3. P. 203—240.
<https://doi.org/10.1127/njgpa/2018/0776>

Sturgeon M.T., Windle D.L., Mapes R.H., Hoare R.D. New and revised taxa of Pennsylvanian cephalopods in Ohio and West Virginia // J. Paleontol. 1982. V. 56. № 6. P. 1453—1479.

The First Find of the Bactritoidea (Cephalopoda) in the Asselian-Sakmarian Beds of the Shakhtau Reef (Bashkortostan)

A. Yu. Shchedukhin

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

The article briefly discusses the evolution of views on the taxonomic position of Bactritoidea within the class of Cephalopods. The history of establishment of the genus *Ctenobactrites* and its member species is reviewed. The studied bactritoid is attributed to the species *C. costatus* Shimansky and is the first find of bactritoids in the Asselian–Sakmarian interval of the Shakhtau quarry. In addition, this shell is superior in size to all known representatives of this subclass.

Keywords: Bactritoidea, Bactritida, *Ctenobactrites*, Lower Permian, Asselian, Sakmarian, South Urals, Shakhtau

УДК 564.53:551.762.22(470.631)

РОД LISSOCERAS (AMMONOIDEA: LISSOCERATIDAE) В ВЕРХНЕМ БАЙОСЕ (СРЕДНЯЯ ЮРА) СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

© 2022 г. В. В. Митта^{a, b}^aПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия^bЧереповецкий государственный университет, Череповец, 162600 Россия

*e-mail: mitta@paleo.ru

Поступила в редакцию 24.02.2022 г.

После доработки 04.03.2022 г.

Принята к публикации 04.03.2022 г.

Обсуждаются аммониты рода *Lissoceras* из верхнего байоса Карачаево-Черкесии. Новый материал, представленный исключительно макроконхами разных возрастных стадий, позволяет уточнить таксономический состав этого рода в бассейне р. Кубань. Из низов зоны Niortense описывается *L. kubanense* sp. nov., из средней части этой зоны – *L. raviai* sp. nov. Найдены единичные экземпляры *L. meletense* (Parona) (верхи зоны Niortense), *L. ovale* Pavia et Fernández-López (низы зоны Garantiana), *L. haugi* Sturani (нижняя часть зоны Parkinsoni). Приведены описания и изображения аммонитов.

Ключевые слова: Ammonoidea, Lissoceratidae, Lissoceras, средняя юра, верхний байос, Северный Кавказ

DOI: 10.31857/S0031031X22050099

ВВЕДЕНИЕ

Представители рода *Lissoceras* Bayle, 1879 имеют широкое распространение в средней и верхней юре тетических и отчасти бореальных районов (Pavia, Fernández-López, 2019). Появившись в верхах нижнего байоса (хронозона *Stephanoceras humpriesianum*), этот род характеризует на Северном Кавказе весь верхний байос и низы батского яруса.

Первое упоминание об аммонитах этого рода на Северном Кавказе восходит к работе М. Неймайра и В. Улига (Neumayr, Uhlig, 1892, с. 46) в связи с находкой в районе Ходского перевала (ныне Северная Осетия) экспедициями Г.В. фон Абиха двух экземпляров “*Naploceras psilodiscus* Schloenb. (?)” плохой сохранности, которые не были изображены.

Следующее указание на находку этого же таксона (“*Naploceras psilodiscus* Schloenbach”) приведено в работе А.Я. Затворницкого (1914, с. 532, 543, табл. 17, фиг. 23), нашедшего один экземпляр на левом берегу Кубани близ с. Важное (Карачаево-Черкесия). Этот экземпляр, согласно описанию Затворницкого, неудовлетворительной сохранности и без следов скульптуры, остался не изображенным; была опубликована лишь зарисовка лопастной линии.

В дальнейшем из кумухской и цудахарской свит Дагестана были описаны *Lissoceras psilodis-*

cus (Schloenbach), *L. oolithicum* (d’Orbigny), *L. haugi* Sturani (Безносов, Митта, 1993, 1998).

Различные виды лиссоцерасов описывались из средней юры смежных регионов Южного Кавказа – Грузии (Djanelidze, 1932), Армении (Азарян, 1982), Азербайджана (Ростовцев и др., 1985), а также Туркменистана (Безносов, Митта, 1993, 1996, 2000) и Ирана (Seyed-Emami et al., 2018, 2020 и др.).

В настоящей статье обсуждаются новые находки аммонитов рода *Lissoceras* в верхнем байосе междуречья Кубани и Урупа (Карачаево-Черкесия). Недавняя ревизия байосских и отчасти раннебатских представителей *Lissoceratidae* северо-западной части океана Тетис, выполненная Дж. Павиа и С. Фернандес-Лопесом (Pavia, Fernández-López, 2019), значительно облегчила подготовку этой работы.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ И МАТЕРИАЛ

Большинство обсуждаемых в статье аммонитов собрано автором в ходе полевых работ 2014–2019 гг. в естественных обнажениях в бассейне р. Кубань в Карачаево-Черкесии (рис. 1).

Богатый по таксономическому разнообразию и количеству материал, представленный аммонитами разных возрастных стадий, большей частью сохранившимися раковину, происходит из низов зоны *Strenoceras niortense* (подзоны *Orthogaranti-*

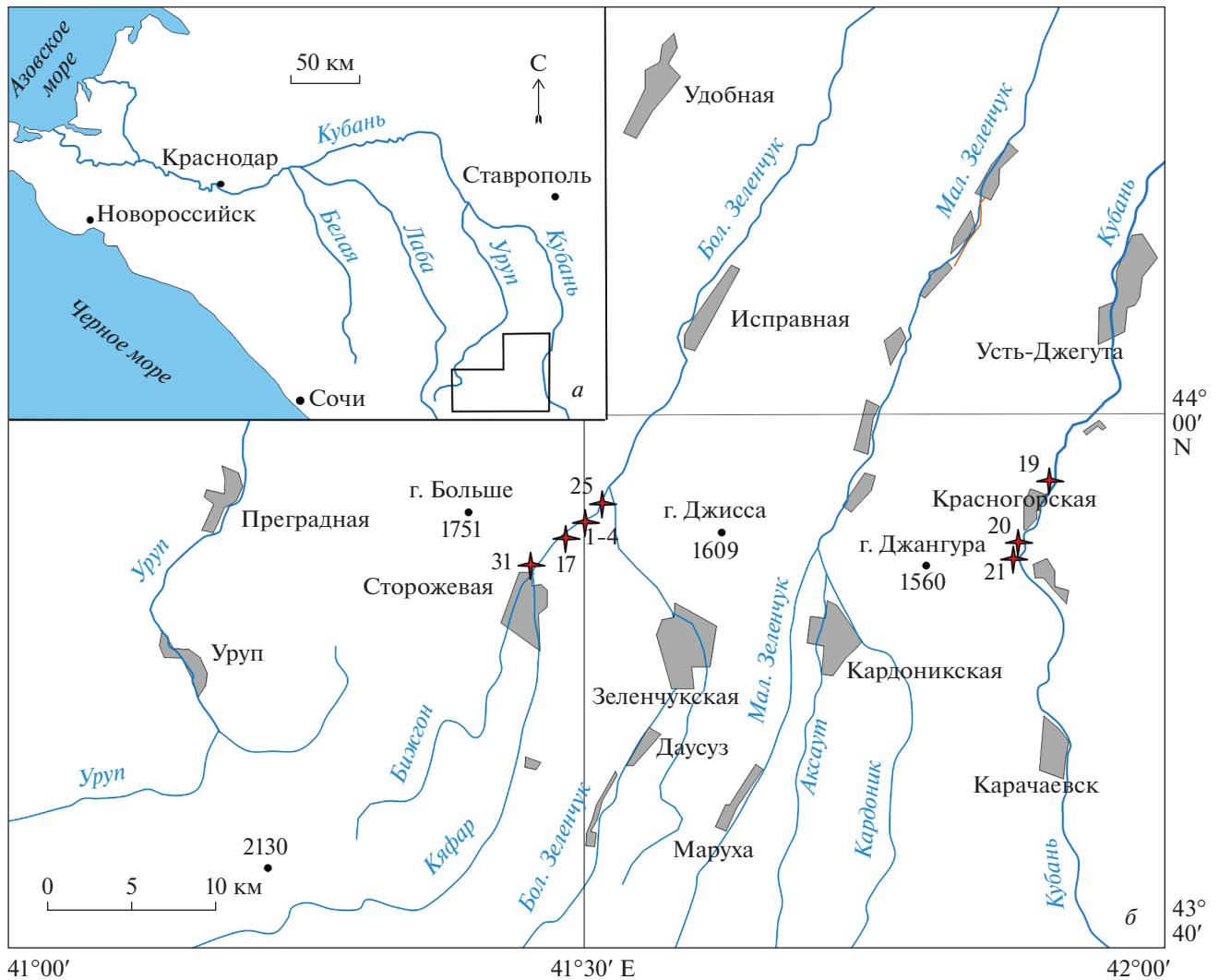


Рис. 1. Расположение местонахождений с *Lissoceras*: *a* – общая схема, рамкой показан контур детальной карты; *б* – детальная карта.

ризонта) издавна известного в геологической литературе обнажения на левом берегу р. Кубань выше станицы Красногорская (Затворницкий, 1914; Кахадзе, Зесашвили, 1956; Безносов, 1967; Безносов, Митта, 1998). Из нижней части верхней подбиты джангурской свиты указанного разреза (местонахождения 20, 21) были недавно ревизованы некоторые представители подсем. *Gargantianinae* (сем. *Stephanoceratidae*) и *Leptosphinctinae* (сем. *Perisphinctidae*) (Митта, 2020, 2021, 2022). В нижнем прослое алевролитов здесь, совместно с *Orthogarantiana*, *Strenoceras*, *Leptosphinctes* и др., были найдены раковины *Lissoceras*, описываемые ниже как *L. kubanense* sp. nov. (рис. 2).

Еще один новый вид, *L. ravaii* sp. nov. (рис. 3), установлен по двум находкам в овраге, открывающемся по левому берегу р. Кыфар непосредственно ниже устья р. Бижгон (местонахождение 31).

Паратип был найден непосредственно в фаунистическом горизонте *Orthogarantiana rostovtsevi* одноименной подзоны зоны *Niortense*; голотип найден в осыпи и может происходить как из этого интервала, так и залегающего непосредственно выше фаунистического горизонта *Vaculatoceras praegarantianum*, базального для подзоны *Vaculatoceras baculatum* зоны *Niortense* (Митта, 2017б, Митта, 2021).

В обнажении 17 на правом берегу р. Кыфар в одной из конкреций алевролита с многочисленными раковинами гетероморфных *Spigoceras* и других, уже мономорфных аммонитов, а также челюстями цефалопод (Mitta, Schweigert, 2016; Митта, 2017а; Мироненко, Митта, 2020), найдена раковина диаметром около 20 мм (рис. 4, а, б). По вздутым оборотам (ширина оборота превосходит его высоту) и умеренно узкому пупку, этот экзем-

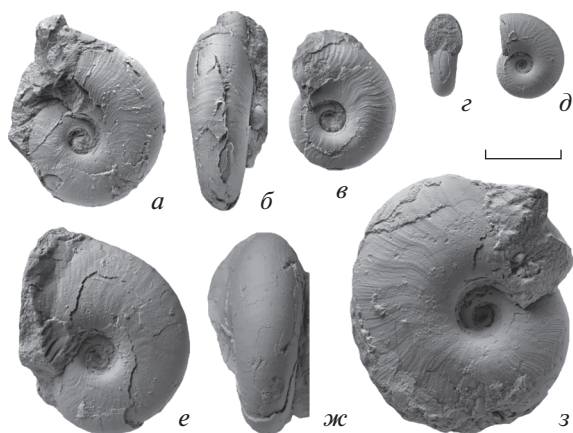


Рис. 2. *Lissoceras kubanense* sp. nov., разновозрастные раковины с жилой камерой: *a, б* – экз. ПИН, № 5546/320: *a* – сбоку, *б* – с вентральной стороны; *в* – экз. ПИН, № 5546/319, сбоку; *г, д* – экз. ПИН, № 5546/317: *г* – с устья, *д* – сбоку; *е, ж* – экз. ПИН, № 5546/310: *е* – сбоку, *ж* – с вентральной стороны; *з* – голотип ПИН, № 5546/307, сбоку; Карачаево-Черкесия, Усть-Джегутинский р-н, левый берег р. Кубань выше ст. Красногорская, местонахождение № 21; верхняя подсвита джангурской свиты, зона *Strenoceras niortense*, подзона *Orthogarantiana humilis*, фаунистический горизонт *humilis*; сб. автора, 2014 г. Длина масштабной линейки 10 мм.



Рис. 3. *Lissoceras pavai* sp. nov., разновозрастные раковины с жилой камерой: *a, б* – голотип ПИН, № 5546/214: *a* – сбоку, *б* – с вентральной стороны; *в* – экз. ПИН, № 5546/204, сбоку; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, овраг по левому берегу р. Кяфар ниже устья р. Бижгон, местонахождение № 31; верхняя подсвита джангурской свиты; зона *Strenoceras niortense*, подзона *Orthogarantiana rostovtsevi*, фаунистический горизонт *rostovtsevi*; сб. автора, 2015 и 2017 гг. Длина масштабной линейки 10 мм.

пляр, несомненно, относится к *Lissoceras meletense* (Parona) (лектотип – Parona, 1896, табл. 1, фиг. 3). Уровень находки относится к фаунистическому горизонту *Spiroceras bispinatum* подзоны *Vaculatum* зоны *Niortense* (Mitta, 2021).

Выше по разрезу, в низах зоны *Garantiana garantiana* (слои с *Djanaliparkinsonia alanica*: Митта, 2018; Mitta, 2019), в местонахождении 19 на левом берегу Кубани ниже ст. Красногорская найден неполный фрагмент, достигавший около 50 мм в диаметре (рис. 4, *в, г*). Этот экземпляр характеризуется оборотами средней толщины с наибольшей шириной в припупковой части, узким пупком и полностью лишен скульптуры даже на участках с сохранившейся раковиной. Указанные признаки присущи виду *Lissoceras ovale* Pavia et Fernández-López; наш экземпляр особенно близок к одному из паратипов (Pavia, Fernández-López, 2019, табл. 3, фиг. 8), представленному фрагментом сходного размера.

Из подзоны *Rarecostites subarietis* зоны *Parkinsonia parkinsoni* происходит найденный М.П. Шерстюковым экземпляр *Lissoceras haugi* Sturani, представленный почти полной раковиной (рис. 5), уже изображавшийся ранее (Митта, Шерстюков, 2014, табл. III, фиг. 3), но до окончательного препарирования. Вздутые обороты высоко-овального сечения с умеренно узким пупком и тонкая струйчатая скульптура, характерные для указанного вида, являются обоснованием



Рис. 4. *Lissoceras*: *a, б* – *L. meletense* (Parona), экз. ПИН, № 5546/340: *a* – сбоку, *б* – с устья; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, правый берег р. Кяфар ниже ст. Сторожевая, местонахождение 17; верхняя подсвита джангурской свиты, зона *Strenoceras niortense*, подзона *Vaculoceras baculatum*, фаунистический горизонт *bispinatum*; *в, г* – *L. ovale* Pavia et Fernández-López, экз. ПИН, № 5546/339: *в* – сбоку, *г* – с устья; Карачаево-Черкесия, Усть-Джегутинский р-н, левый берег р. Кубань ниже ст. Красногорская, местонахождение № 19; верхняя подсвита джангурской свиты, зона *Garantiana garantiana*, слои с *Djanaliparkinsonia alanica*; сб. автора, 2015 и 2019 гг. Длина масштабной линейки 10 мм.

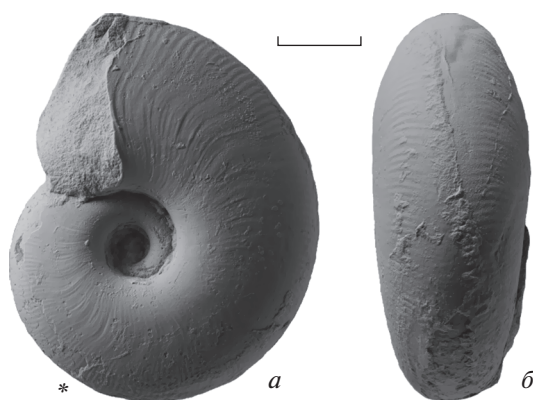


Рис. 5. *Lissoceras haugi* Sturani, экз. ПИН, № 5546/21: *a* – сбоку, *б* – с вентральной стороны; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, правый берег р. Кыфар ниже ст. Сторожевая, местонахождения №№ 1–4; верхняя подсвита джангурской свиты, зона *Parkinsonia parkinsoni*, подзона *Rarecostites subarictis*; сб. М.П. Шерстюкова. Длина масштабной линейки 10 мм.

правильности нашего определения. Точный уровень этой находки неизвестен, но она сделана на участке правобережья р. Кыфар, состоящего из нескольких последовательных местонахождений (1–4) подзоны *Subarictis*. Соответственно, обсуждаемый экземпляр происходит из фаунистического горизонта *Rarecostites sherstyukovi* или из фаунистического горизонта *Rarecostites subarictis*, составляющих здесь подзону *Subarictis* (Митта, 2017в; Митта и др., 2018).

Фрагмент жилой камеры с частично уцелевшими внутренними оборотами найден в местонахождении 25 на левом берегу р. Кыфар ниже по течению, в *слоях с Parkinsonia djanelidzei* зоны *Parkinsoni* (Митта и др., 2017; Митта, 2022). Эта находка (экз. ПИН, № 5546/336), оставшаяся не изображенной, несмотря на свою неполноту, по форме раковины и скульптуре, несомненно, относится к виду *L. haugi*.

Стратиграфическое распространение представителей рода *Lissoceras* в байосе бассейна Кубани показано на рис. 6. Ниже приводится описание новых видов.

ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ

НАД СЕМЕЙСТВО НАРЛОЦЕРАТОИДЕА von ZITTEL, 1884

СЕМЕЙСТВО LISSOCERATIDAE DOUVILLÉ, 1885

ПОДСЕМЕЙСТВО LISSOCERATINAE DOUVILLÉ, 1885

Род *Lissoceras* Bayle, 1879

Lissoceras kubanense Mitta, sp. nov.

Вид назван по р. Кубань.

Голотип – ПИН, № 5546/307; Карачаево-Черкесия, Усть-Джегутинский р-н, левый берег

р. Кубань выше ст. Красногорская, местонахождение № 21; верхняя подсвита джангурской свиты, зона *Strenoceras niortense*, подзона *Orthogantiana humilis*, фаунистический горизонт *humilis*; сборы автора, 2014 г.

Описание (рис. 2). Раковины до 35 мм в диаметре, с оборотами средней толщины или слабо вздутыми, субовального сечения с наибольшей шириной в припупковой области. Пупок умеренно узкий, глубокий; пупковая стенка крутая, перегиб закругленный. Жилая камера молодых раковин занимает полный оборот, взрослых экземпляров – около 3/4 оборота.

Скульптура очень тонкая, струйчатая, слабо выраженная как на ядре, так и на раковине. Сигмоидальный изгиб ребер приурочен к середине боковых сторон.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
5546/307, голотип	32	16	13.7	6.2	0.5	0.43	0.19
5546/310	24	11.5	8.5	5	0.48	0.35	0.21
5546/320	23	11	8.5	4.9	0.48	0.37	0.21
5546/319	15	7.2	6.2	3.4	0.48	0.41	0.23
5546/317	10.8	5.8	4.8	2.5	0.54	0.44	0.23

Изменчивость. Боковые стороны взрослых раковин могут быть более или менее выпуклыми, а наибольшая ширина может сдвигаться к середине боков. Кроме того, отдельные ребра могут быть выражены заметно рельефнее остальных, расположенных рядом, т.е., иногда на фоне преимущественно струйчатых наблюдаются редкие нитевидные ребра.

Сравнение. От наиболее близкого *L. haugi* Sturani (голотип: Sturani, 1967, табл. 3, фиг. 16) описываемый вид отличается заметно более уплощенными оборотами, более узким пупком ($Ду/Д = 0.19$ при $Д = 32$ у нашего вида против $Ду/Д = 0.24$ при $Д = 35.5$ у вида К. Стурани, экземпляра, изображенного на рис. 5).

Материал. 11 экз. различных возрастных стадий (Д от 8.5 до 35 мм); Карачаево-Черкесия, Усть-Джегутинский р-н, левый берег р. Кубань выше станицы Красногорская, местонахождения №№ 20 и 21; верхняя подсвита джангурской свиты; зона *Strenoceras niortense*, подзона *Orthogantiana humilis*, фаунистический горизонт *humilis*; сборы автора, 2014 г.

Lissoceras pavai Mitta, sp. nov.

Вид назван в честь исследователя аммонитов и биостратиграфии юры Дж. Павиа (Prof. Giulio Pavia, Italy), принимавшего участие в весенней полевой поездке 2015 г. в басс. Кубани.

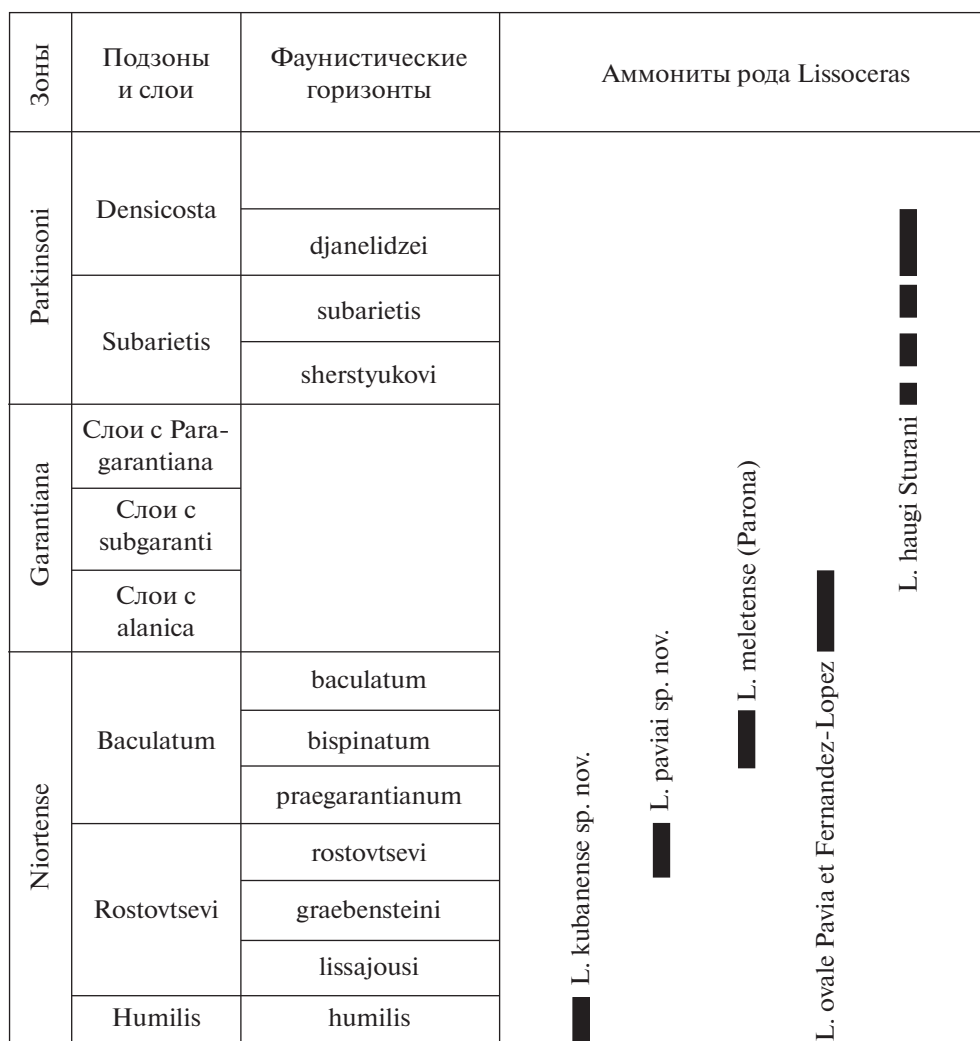


Рис. 6. Схема стратиграфического распространения видов рода *Lissoceras* в верхнем байосе междуречья Кубани и Урупа.

Голотип – ПИН, № 5546/214; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, овраг по левому берегу р. Кяфар ниже устья р. Бижгон, местонахождение № 31; верхняя подсвета джангурской свиты, зона *Strenoceras niortense*, верхи подзоны *Rostovtsevi* – низы подзоны *Baculatum*, не *in situ*.

О п и с а н и е (рис. 3). Раковина до 60 мм в диаметре. Обороты уплощенные субовального сечения; наибольшая ширина фрагмокона в припупковой области, к концу жилой камеры перемещается к середине боковых сторон. Пупок умеренно широкий, мелкий; пупковая стенка крутая, перегиб закругленный. Взрослая жилая камера занимает 0.65 оборота.

Скульптура представлена слабо выраженными в припупковой части струйчатыми ребрами, на середине боковых сторон сигмоидально изгибающимися и трансформирующимися большей частью в нитевидные ребра, густо расположенные на фрагмоконе и реже на жилой камере. Вен-

тральную сторону жилой камеры часть ребер пересекает с легким изгибом назад.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
5546/214, голотип	56	22.6	16.3	16.4	0.40	0.29	0.29
	~26	12	8	~7	0.46	0.31	0.27
5546/204	27	12.5	7.3	6.5	0.46	0.27	0.24

С р а в н е н и е. Формой раковины новый вид напоминает *L. maizetense* Pavia et Fernández-López (голотип: Pavia, Fernández-López, 2019, табл. 2, фиг. 8). От этого и остальных представителей рода *L. paviai* sp. nov. хорошо отличается особенностями скульптуры – трансформацией струйчатых ребер в нитевидные.

З а м е ч а н и я. По форме и скульптуре молодые раковины описываемого вида сходны с некоторыми представителями рода *Semilissoceras*, а именно, с *S. costellatum* Pavia et Fernández-López (голотип: Pavia, Fernández-López, 2019, табл. 5,

фиг. 9). Однако взрослая раковина нашего вида имеет более широкий пупок и, главное, хорошо выраженную даже на ядре скульптуру, отличную от таковой *Semilissoceras*.

Материал. Помимо голотипа, экз. ПИН, № 5546/204 из типового местонахождения, зона *Strenoceras niortense*, подзона *Orthogartiana gostovtsevi*, фаунистический горизонт *gostovtsevi*; сборы автора, 2014 г.

* * *

В полевых работах в Карачаево-Черкесии в течение многих лет участвовали многие мои отечественные и зарубежные друзья и коллеги. Фотографии выполнены С.В. Багировым (ПИН РАН). Автор искренне благодарен всем, кто способствовал подготовке этой работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Азарян Н.Р.* Юрские аммониты Армянской ССР. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1982. 172 с.
- Безносков Н.В.* Байосские и батские отложения Северного Кавказа. М.: Недра, 1967. 179 с. (Тр. ВНИИГаз. Вып. 28/36).
- Безносков Н.В., Митта В.В.* Позднебайосские и батские аммонитиды Северного Кавказа и Средней Азии. М.: Недра, 1993. 347 с.
- Безносков Н.В., Митта В.В.* “Карликовые” аммониты зоны *calloviense* Большого Балхана, обстановки захоронения и обитания (келловей, Западный Туркменистан) // Палеонтол. журн. 1996. № 3. С. 28–33.
- Безносков Н.В., Митта В.В.* Каталог аммонитид и ключевые разрезы верхнего байоса – нижнего бата Северного Кавказа // Бюлл. колл. фонда ВНИГНИ. 1998. № 1. С. 1–70.
- Безносков Н.В., Митта В.В.* Геология и аммониты юрских отложений Большого Балхана (Западный Туркменистан) // Бюлл. колл. фонда ВНИГНИ. 2000. № 5. 115 с.
- Затворницкий А.Я.* Среднеюрские глины по р. Кубани // Изв. Геол. Ком. 1914. Т. 33. Вып. 250. С. 525–558.
- Кахадзе И.Р., Зесашили В.И.* Байосская фауна долины р. Кубани и некоторых ее притоков // Тр. Геол. ин-та АН Груз. ССР. Сер. геол. 1956. Т. 9(14). Вып. 2. 55 с.
- Мироненко А.А., Митта В.В.* О новых находках челюстей цефалопод в верхнем байосе (средняя юра) Северного Кавказа (Карачаево-Черкесия) // Палеонтол. журн. 2020. № 5. С. 38–48.
- Митта В.В.* Род *Spiroceras* (Spiroceraidae, Ammonoidea) в верхнем байосе Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2017а. № 2. С. 26–34.
- Митта В.В.* Род *Kerpleritiana* gen. nov. (Stephanoceratidae, Ammonoidea) из верхнего байоса Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2017б. № 3. С. 26–35.
- Митта В.В.* О некоторых *Rarecostites* (Parkinsoniidae, Ammonoidea) зоны *Parkinsoni* верхнего байоса Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2017в. № 5. С. 13–26.
- Митта В.В.* О первых находках *Djanaliparkinsonia* (Stephanoceratidae, Ammonoidea) в верхнем байосе Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2018. № 4. С. 29–37.
- Mumma V.B.* О диморфной паре *Strenoceras acre* / *Orthogartiana humilis* (Ammonoidea: Stephanoceratidae) из верхнего байоса Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2020. № 4. С. 21–27.
- Mumma V.B.* О древнейших *Leptosphinctes* (Ammonoidea: Perisphinctidae) зоны *Niortense* верхнего байоса (средняя юра) Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2021. № 1. С. 39–47.
- Mumma V.B.* О древнейших *Parkinsonia* (Ammonoidea: Parkinsoniidae) верхнего байоса (средняя юра) Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2022. № 2. С. 51–56.
- Mumma V.B., Савельева Ю.Н., Федорова А.А., Шурекова О.В.* Биостратиграфия пограничных отложений байоса и бата бассейна р. Большой Зеленчук (Северный Кавказ) // Стратигр. Геол. корреляция. 2017. Т. 25. № 6. С. 30–49.
- Mumma V.B., Савельева Ю.Н., Федорова А.А., Шурекова О.В.* Аммониты, микрофауна и палиноморфы нижней части зоны *Parkinsoni* верхнего байоса бассейна р. Большой Зеленчук, Северный Кавказ // Стратигр. Геол. корреляция. 2018. Т. 26. № 5. С. 49–67.
- Mumma V.B., Шерстюков М.П.* О байосе и бате бассейна р. Большой Зеленчук (Северный Кавказ) // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Саратов: СГТУ, 2014. С. 74–81.
- Ростовцев К.О., Прозоровская Е.Л., Вукс В.Я., Беленкова В.С.* Юрские отложения южной части Закавказья. Л.: Наука, 1985. 188 с.
- Djanelidze A.* Les ammonites Jurassiques de Tsessi // Bull. Inst. Geol. George. 1932. V. 1. Fasc. 1. P. 1–34.
- Mitta V.V.* Ammonites and stratigraphy of the Upper Bajocian *Garantiana garantiana* zone in the interfluvium between the Kuban and Urup rivers (Northern Caucasus) // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 11. P. 1118–1202.
- Mitta V.V.* Ammonites and stratigraphy of the Upper Bajocian *Strenoceras niortense* zone in the interfluvium between the Kuban and Urup rivers (Northern Caucasus) // Paleontol. J. 2021. V. 55. № 12. P. 1458–1475.
- Mitta V.V., Schweigert G.* A new morphotype of lower jaw associated with *Calliphylloceras* (Cephalopoda: Ammonoidea) from the Middle Jurassic of the Northern Caucasus // Paläontol. Z. 2016. V. 90. P. 293–297.
- Neumayr M., Uhlig V.* Über die von H. Abich im Kaukasus gesammelten Jurafossilien // Denkschr. math.-naturwiss. Kl. Kais. Akad. Wiss. Wien. 1892. Bd 59. S. 1–122.
- Parona C.E.* Nuove osservazioni sopra la fauna e l'età degli strati con *Posidonia alpina* nei Sette Comuni // Palaeontogr. Ital. 1896. V. 1. P. 1–42.
- Pavia G., Fernández-López S.R.* Bajocian Lissoceratinae (Haploceratoidea, Ammonitida) from the Mediterranean–Caucasian subrealm // Riv. Ital. Paleontol. Stratigr. 2019. V. 125. № 1. P. 29–75.
- Seyed-Emami K., Raoufian A., Zand-Moghadam H.* Late Bajocian and Bathonian (Middle Jurassic) ammonites from the Dalichai Formation north of Damghan (Alborz, North Iran) // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2018. V. 288. № 2. P. 183–203.
- Seyed-Emami K., Wilmsen M., Fürsich F.T. et al.* A summary of the Jurassic System in North and East-Central Iran // Zitteliana. 2020. V. 94. P. 99–156.
- Sturani C.* Ammonites and stratigraphy of the Bathonian in the Digne-Barre area (South-Eastern France, dept. Basses-Alpes) // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 1966 (1967). V. 5. № 1. P. 3–57.

**The Genus *Lissoceras* (Ammonoidea: Lissoceratidae)
in the Upper Bajocian (Middle Jurassic) of the Northern Caucasus, Russia**

V. V. Mitta^{1, 2}

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

²*Cherepovets State University, Cherepovets, 162600 Russia*

Ammonites of the genus *Lissoceras* from the Upper Bajocian of Karachay-Cherkessia are discussed. The new material, represented exclusively by macroconchs of different age stages, makes it possible to clarify the taxonomic composition of this genus in the basin of the Kuban River. The new taxa *L. kubanense* sp. nov. from the lowermost horizons of the Niortense Zone, and *L. paviai* sp. nov. from the middle part of this zone, are established. Single specimens of *L. meletense* (Parona) (upper part of the Niortense Zone), *L. ovale* Pavia et Fernández-López (lower part of the Garantiana Zone), and *L. haugi* Sturani (lower part of the Parkinsoni Zone) were found. The description and images of the ammonites are given.

Keywords: Ammonoidea, Lissoceratidae, *Lissoceras*, Middle Jurassic, Upper Bajocian, Northern Caucasus

УДК 565.33:551.733.13(470.23)

ОСТРАКОДЫ ГРЯЗНОВСКОЙ СВИТЫ (ВЕРХНИЙ ОРДОВИК, САНДБИЙ, ИДАВЕРЕ) ЗАПАДА ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2022 г. Л. М. Мельникова^{а, *}, Г. В. Миранцев^{а, **}, С. С. Терентьев^{б, ***}, Г. А. Анекеева^{а, ****}^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия^бВсероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского, Санкт-Петербург, 199106 Россия*e-mail: lmelnik@paleo.ru**e-mail: gmirantsev@gmail.com***e-mail: serge_terentiev@yahoo.com****e-mail: anekeeva@paleo.ru

Поступила в редакцию 11.02.2022 г.

После доработки 15.03.2022 г.

Принята к публикации 15.03.2022 г.

Дается краткое описание двух разрезов грязновской свиты (верхний ордовик, сандбийский ярус, идаввереский горизонт) в типовой местности на западе Ленинградской обл. (Клясино и Жабино) с исследованием таксономического состава остракод (48 видов). Приводится описание одного нового рода *Klyasinella* с типовым видом *K. bella* и двух новых видов остракод: *Deefgella? pulchra* и *Longiscula? destorta*. Анализ стратиграфического распространения остракод грязновского комплекса показывает общность многих его видов с видами из разновозрастных позднеордовикских отложений других территорий Прибалтийского региона. Кроме того, единичные виды этого комплекса известны в отложениях полOMETского горизонта Московской синеклизы.

Ключевые слова: остракоды, верхний ордовик, сандбийский ярус, идаввереский горизонт, грязновская свита, Ленинградская область

DOI: 10.31857/S0031031X22050087

ВВЕДЕНИЕ

В Ленинградской области отложения ордовика распространены в виде полосы широтного направления, шириной от 3–5 до 50 км (максимальной на Ижорской возвышенности и по левобережью р. Волхов) (Дронов и др., 2012). Последний вариант стратиграфической региональной схемы ордовика северо-западной части Восточно-Европейской платформы (ВЕП) был принят на пленуме МСК по ордовику и силуру ВЕП (г. Таллин, март 1984 г.) и опубликован в 1987 г. (Решение..., 1987). Согласно принятой схеме, ордовикская система Восточной Балтики представлена всеми тремя отделами (Bergström et al., 2009) и подразделяется на 18 или 19 региональных этапов (Field Meeting..., 1990). На территории Ленинградской обл. наиболее трудно определимым уровнем является идаввереский горизонт, который известен в основном по скважинам. Его породы на поверхность выходят только в нескольких местах, а его границы наблюдаются только в единственном карьере у дер. Клясино (Cambrian..., 2005).

В статье представлены результаты изучения остракод из отложений грязновской свиты ниж-

ней части идаввереского горизонта двух местонахождений — Клясино и Жабино (рис. 1). Важность всестороннего изучения этих разрезов заключается в том, что отложения верхнего ордовика, обнажающиеся на западе Ленинградской обл., до сих пор остаются еще слабо изученными. Во многом данная ситуация связана с плохой обнаженностью пород выше кукурузского горизонта и отсутствием единого непрерывного разреза или нескольких таких разрезов, позволяющих провести детальную корреляцию. Поэтому любые обнажения и карьеры, в т.ч. новые, особенно, содержащие микро- и макрофаунистические остатки хорошей сохранности, вызывают большой интерес. Одним из таковых является разрез в карьере у дер. Клясино (рис. 2), вскрывающий верхнюю часть кукурузского горизонта и породы идаввереского горизонта (грязновская свита) (Zuikov, Terentiev, 1997; Zuikov et al., 2008; Долгов, Мейдла, 2011; Дронов и др., 2012). Граница между этими горизонтами определяется по хорошо выраженной поверхности твердого дна в виде сдвоенной пиритизированной поверхности перерыва. Стратиграфическое положение гряз-

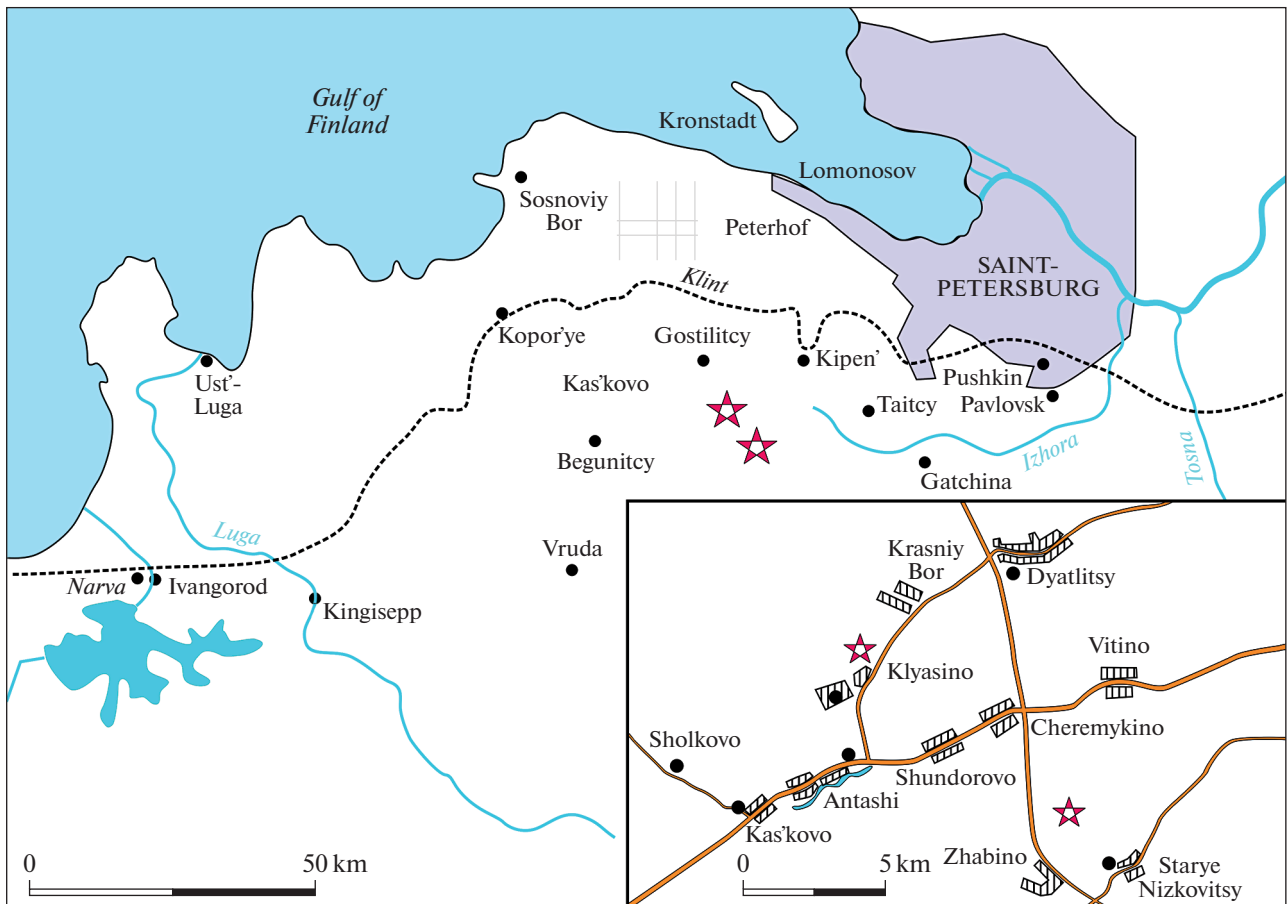


Рис. 1. Карта Ленинградской области с указанием изученных местонахождений (отмечены красной звездочкой).

новской свиты в разрезе Клясинского карьера было установлено после открытия стратиграфически информативных хитинозой *Eisenackitina ghenana* и *Lagenochitina dalbyensis* (Zuikov, Hints, 2001). Карьер расположен на северо-западной оконечности дер. Клясино; кроме того, породы вскрыты в нескольких местах в самой деревне. Грязновская свита сложена глинистыми известняками, биогенно-обломочными известняками и мергелями с прослоями карбонатных глин. Породы пестрой окраски, с преобладанием голубоватых, красноватых и фиолетовых оттенков, в той или иной степени доломитизированы. Мощность грязновской свиты в Клясино достигает 5 м (Долгов, Мейдла, 2011). Основным источником ископаемой фауны является слой известковой глины в средней части свиты (рис. 2, сл. 17). Здесь собрано наибольшее количество фаунистических остатков (Zuikov, Hints, 2002; Zuikov et al., 2008), а именно — губки, черви, мшанки, беззамковые и замковые брахиоподы, моноплакофоры, гастроподы, двусторчатые моллюски, цефалоподы, трилобиты, остракоды, иглокожие, конодонты, сколекодонты, хитинозои, фораминиферы, акритархи.

Другой изученный в работе разрез находится в 8 км к юго-востоку от дер. Клясино и расположен в карьере, в 4 км к северо-востоку от дер. Жабино (рис. 3). В этом разрезе, так же как в Клясино, вскрывается верхняя часть кукурзеского и идавверского горизонтов, но большей мощности. Породы горизонта кукурзуе представлены серовато-желтым очень плотным, умеренно глинистым известняком, в котором заметно присутствие кукурзитовой примеси. С вышележащим горизонтом идаввере граница в виде сдвоенной пиритизированной поверхности перерыва, такой же, как в разрезе Клясино. Горизонт идаввере представлен чередованием тонко- и среднеслоистых глинистых, мергелистых, доломитизированных известняков с мощным прослоем карбонатных глин, мергелями глинистыми. Максимально наблюдаемая мощность этих отложений около 20 м. Верхняя граница идавверского горизонта в карьере отсутствует. В разрезе на разных уровнях обнаружена многочисленная фауна, которая, так же как в Клясино, приурочена к глинистой части разреза.

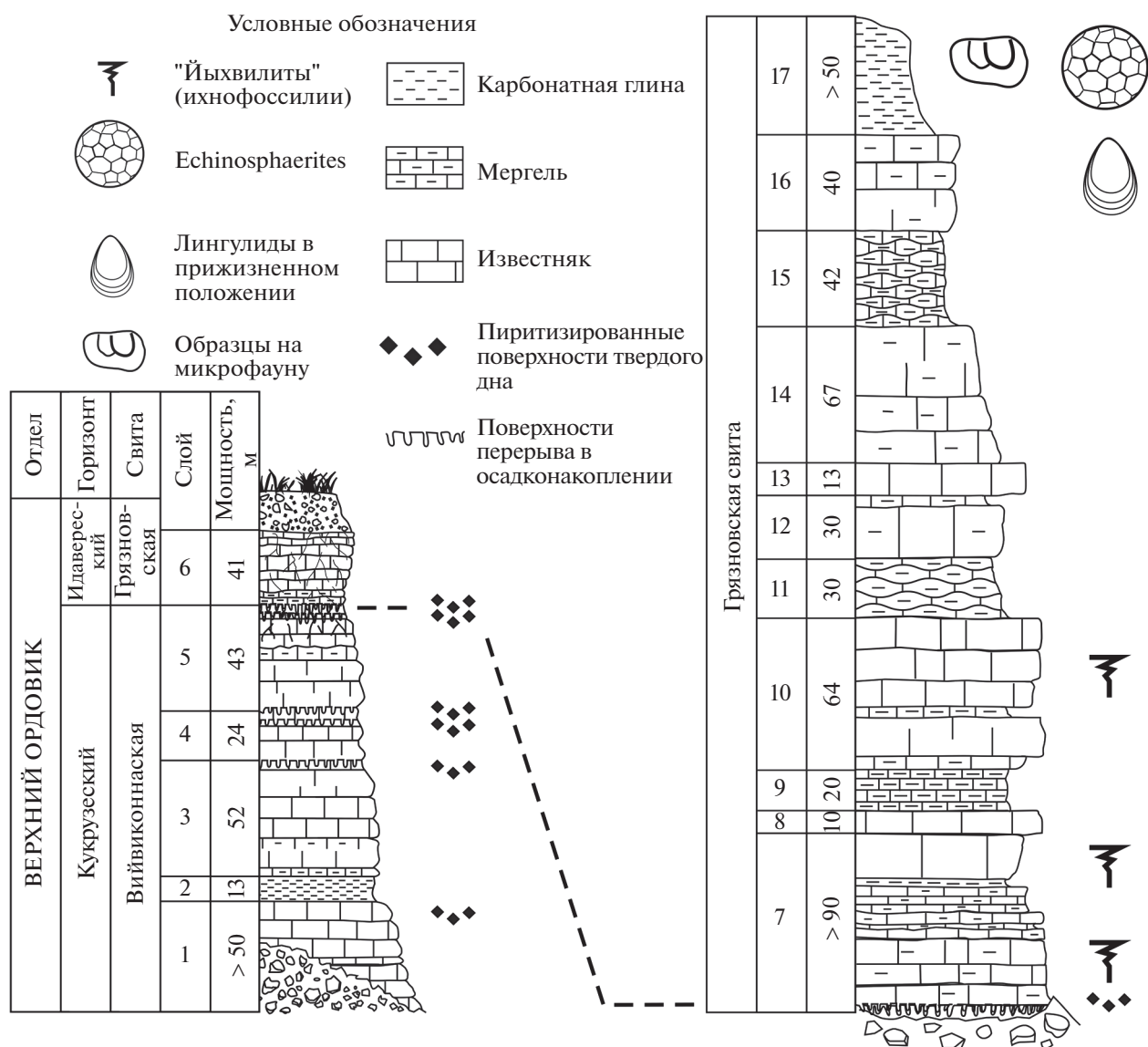


Рис. 2. Разрез карьера Клясино (две части карьера).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор палеофаунистических остатков осуществлялся при помощи поверхностного осмотра, а также путем промывок преимущественно глинистых пород и дальнейшей сортировки при помощи набора почвенных сит под слабым напором воды. Дезинтеграция пород с целью извлечения остатков остракод из известняков происходила с помощью хорошо известного метода неоднократного сплавления породы с гипосульфитом натрия (Методика..., 1973; Алексеев, 1995). Дополнительная очистка поверхности раковин остракод осуществлялась вручную энтомологическими булавками, а также перекисью водорода. Съёмка изученного материала проводилась на СЭМ-микроскопах в кабинете приборной анали-

тики в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН (CamScan-4 и TESCAN VEGA-II XMU).

В разрезе Жабино пробы на остракоды отбирались по всему разрезу, начиная с верхов горизонта кукурзе (рис. 3), а из разреза Клясино — только из самых верхов разреза (рис. 2, слой 17).

Изученная коллекция остракод хранится в ПИН РАН, № 4474.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР ОСТРАКОД

Остракоды являются наиболее распространенными ископаемыми членистоногими, насчитывающими многие тысячи описанных видов. В ордовикских отложениях ВЕП остракоды встре-

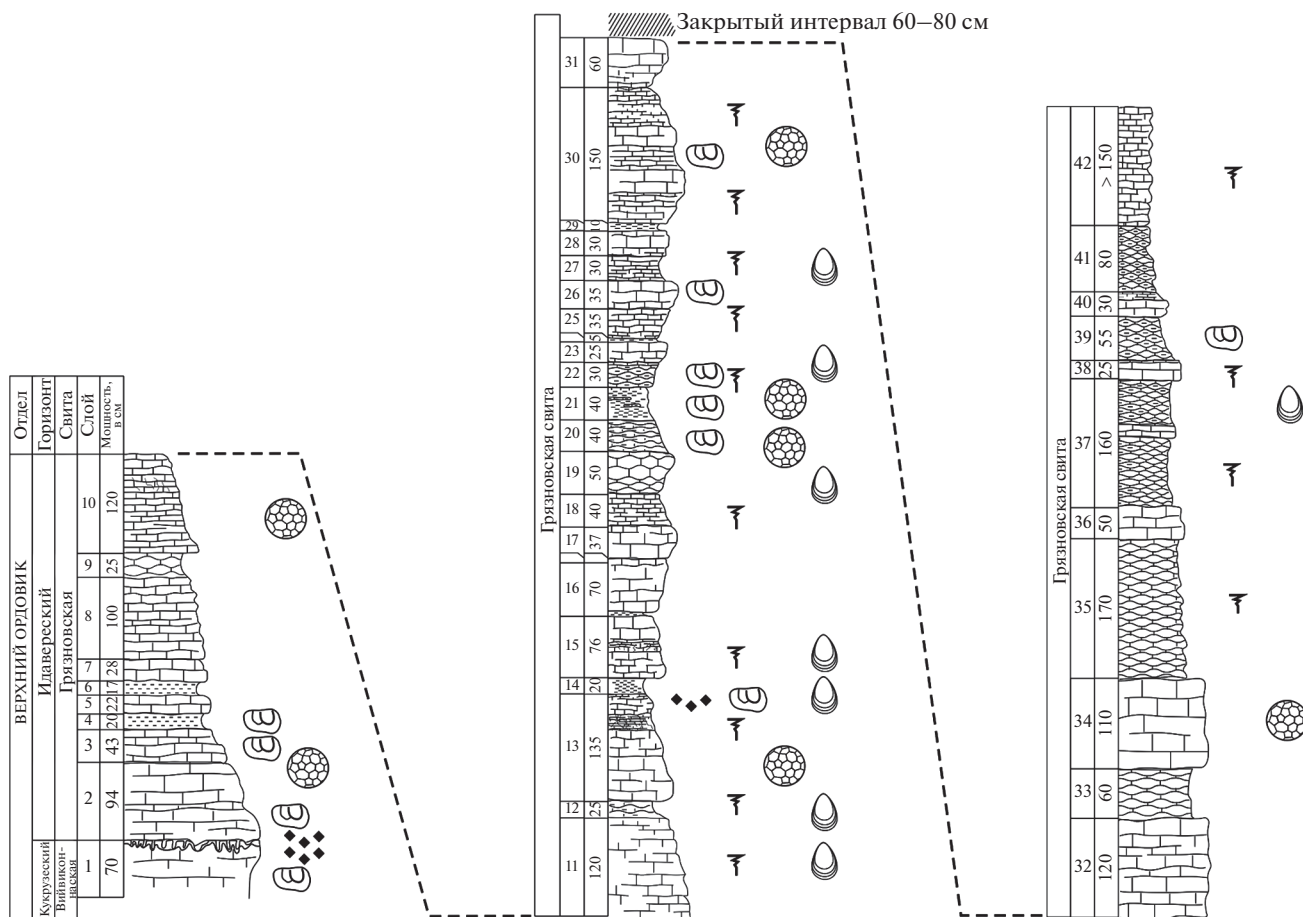


Рис. 3. Сводный разрез карьера Жабино. Условные обозначения см. на рис. 2.

чаются во всех подразделениях. Изучение этой группы всегда было тесно связано с исследовательской деятельностью, в первую очередь, в Эстонии, где таксономический состав и распределение ордовикских остракод хорошо изучены (Meidla, Sarv, 1990; Sarv, Meidla, 1997).

В путеводителе к полевой экскурсии по кембрию и ордовика С.-Петербургского региона (Meidla, Tinn, 2005) была изложена история изучения ордовикских остракод Ленинградской обл. В этом обзоре авторы остановились на работах, в которых были рассмотрены, в основном, более древние остракоды из биллингенского–волховского–кундаского горизонтов (Sarv, 1963; Нецкая, 1966, 1973; Иванцов, Мельникова, 1998; Мельникова, 1999; Tinn, Meidla, 2002; Tolmacheva et al., 2003). К этому списку можно добавить работу о более молодых находках ордовикских остракод (Иванцов, Мельникова, 2003), в которой, наряду с данными изучения литологии и трилобитов, были приведены также данные по остракодам из разрезов азериского, ласнямягиского и ухакусского горизонтов из нескольких разрезов Ленинградской обл. (Бабино, в черте г. Волхов возле плоти-

ны, Званка, у дер. Пороги и дер. Валим, у дер. Копорье). В этих разрезах были обнаружены немногочисленные в количественном, но довольно разнообразные в таксономическом отношении остатки остракод, видовой состав которых достигал 20 видов.

Важно заметить, что в монографии, посвященной остракодам ордовика и силура СССР, А.И. Нецкая (1973, с. 65) отмечала: “В некоторых из исследованных районов (Клясино, Сиверская, Нурме, Выхма) в этих отложениях (идавэреский горизонт — уточнение Л.М.М.) остракоды совсем отсутствовали или были найдены только в виде редких обломков”. Скорее всего, это замечание касалось только находок остракод из карбонатных пород, в той или иной степени доломитизированных. После проведенной нами работы оказалось, что комплекс остракод из глинистой части разреза Клясино (сл. 17) содержит 48 видов. В разрезе Жабино, также из глинистой части (сл. 21), количественно видов по сравнению с клясинской коллекцией обнаружено меньше, но по систематическому составу они не отличаются от остракод из разреза Клясино. Кроме того, обнаруженные на

других уровнях в Жабино виды остракод представлены существенно меньшим числом экземпляров неудовлетворительной сохранности, что связано, скорее всего, с их находками в доломитизированных известняках, из которых микрофауна извлекается с большими потерями.

Изученная фауна остракод представлена в основном уже известными видами, главным образом, из Прибалтийского региона, изображения которых приводятся на табл. II, III (см. вклейку) и на рис. 4, 5. Информация о стратиграфическом распространении видов остракод опирается на многочисленные ранее опубликованные источники. Анализ распространения остракод, с учетом новой информации, показал, что для некоторых видов стратиграфический диапазон расширился. Так, например, *Piretella margaritata* ранее была известна только из отложений ухаку—кукрузе (C_{1c}—C_{1п}); *Scrobisylthis reticulatus* — йыхви—оанду (D₁—D_{III}); *Rakverella spinosa* — кейла—раквере (D_{II}—E); *Tetrada* (T.) *variabilis* Meidla, 1986 — раквере и набала (E—F_{1b}); *Homeokiesowia pernodosa*—ухаку (C_{1c}); *Polyceratella spinosa* — кейла (D_{II}); *Seviculina reticulata* — раквере—набала (E—F_{1a}) и т.д.

***Piretella margaritata* Öpik, 1937** (табл. II, фиг. 12, 13). Распространение — горизонты ухаку—кукрузе, Эстония (Öpik, 1937; Сарв, 1959; Иванова, 1979). Материал. Клясино — 15 экз., Жабино — 7 экз.

***Hesperidella esthonica* (Bonnema, 1909)** (табл. II, фиг. 8). Распространение — кукрузский—кейлаский горизонты, Эстония, Латвия, Литва, Северо-Западная Беларусь, Швеция; бакштейновый известняк в валунах севера Германии (Schallreuter, 1983; Meidla, 1996). Следует отметить, что обнаруженная единственная раковина по очертанию, наличию очень крупного бугра перед срединной бороздой и развитию ребра вдоль переднего конца, которое дугообразно заходит на спинной край, безусловно, сходна с *H. esthonica*, но отличается слабо развитой кристой, окаймляющей S2 (скорее всего, из-за неудовлетворительной со-

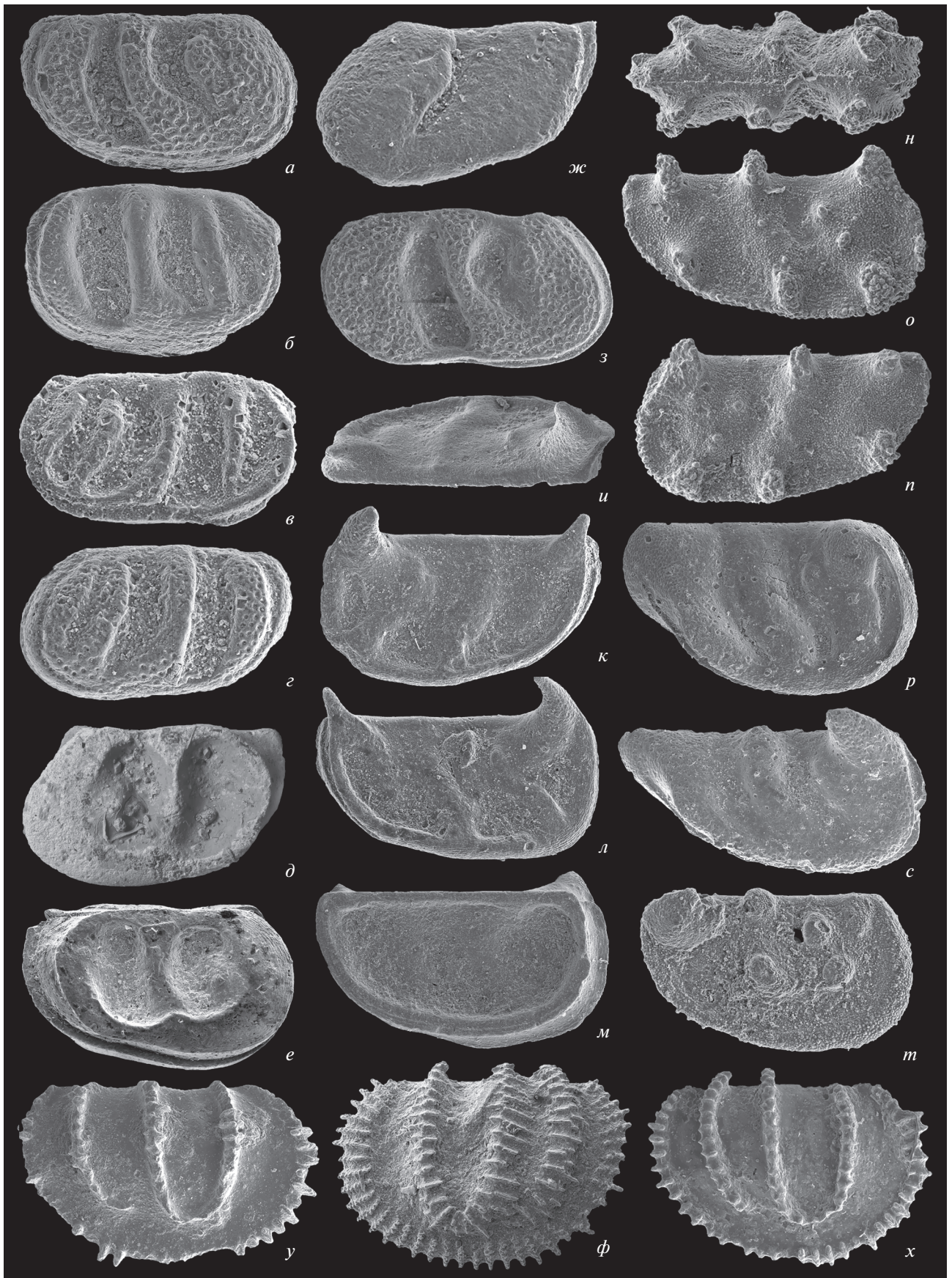
хранности) и струйчатым кольцевым орнаментом на поверхности срединного бугра. Материал. Клясино — один экз. и несколько фрагментов.

***Uhakiella* sp.** (табл. II, фиг. 20). Распространение рода известно из отложений ордовика стран Прибалтийского региона, Швеции, Норвегии, Англии, северо-западной части России и бакштейнового известняка в валунах севера Германии. Обнаруженные немногочисленные формы по очертанию раковины большого размера, наличию удлинённой мелкой аддукторной ямки, более или менее развитому спинному ребру, мелкобугорчатой боковой поверхности и развитию маргинальных шипиков по свободному краю относятся к роду *Uhakiella*. Однако на нашем материале плохо виден срединный бугорок, а также нам не удалось наблюдать околорюшные структуры. Эти причины не позволяют установить видовую принадлежность находок. Материал. Клясино — 3 экз.

***Scrobisylthis reticulatus* (Sarv, 1959)** (рис. 5, а, б). Распространение — горизонты йыхви — оанду, Эстония; бакштейновый известняк в валунах севера Германии (Сарв, 1959; Schallreuter, 1998b; Pégrier et al., 2012). По основным признакам обнаруженные формы, безусловно, относятся к данному виду, но отличительной особенностью клясинских экземпляров является густая поверхность раковины, за исключением гладкой узкой полосы вдоль спинного края. Материал. Клясино — 7 экз., Жабино — 2 экз.

***Rakverella spinosa* Öpik, 1937** (табл. II, фиг. 11). Распространение — горизонты кейла—раквере Прибалтийского региона (Öpik, 1937; Сарв, 1959; Meidla, 1996). Несмотря на то, что обнаруженные формы представлены немногочисленными фрагментарными остатками, нет сомнения в их идентификации, так как основные признаки этого вида четко проявлены (передний конец раковины высокий, широко округленный; задний конец сильно скошен в брюшной части; ближе к переднему концу развиты соединяющиеся в нижней своей части два тонких, но высоких ребра, в верх-

Рис. 4. Остракоды грязновской свиты из разрезов Клясино и Жабино: а — *Tetrada* (*Neotsitrella*) *perplana* (Neckaja, 1953), экз. ПИН, № 4474/516, раковина со стороны RV, l — 0.71 мм, h — 0.40 мм; б — *T.* (*Tetrada*) *variabilis* Meidla, 1986, экз. ПИН, № 4474/501, RV сбоку, l — 0.85 мм, h — 0.56 мм; в — *T.* (*Tallinnopsis*) *vievensis* Sidaravičiene, 1992, экз. ПИН, № 4474/531, LV сбоку, l — 0.83 мм, h — 0.46 мм; г — *T.* (*Tetrada*) *krausei* (Steusloff, 1895), экз. ПИН, № 4474/511, LV сбоку, l — 0.66 мм, h — 0.37 мм; д, е — *Sidaravičienea nida* (Sidaravičiene, 1992): д — экз. ПИН, № 4474/536, LV сбоку, l — 1.35 мм, h — 0.8 мм; е — экз. ПИН, № 4474/537, раковина со стороны RV, l — 1.4 мм, h — 0.82 мм; ж — *Collibolbina* sp., экз. ПИН, № 4474/555, LV сбоку, l — 0.89 мм, h — 0.51 мм; з — *Tetrada* (*Neotsitrella*) *bisulcata* Sarv, 1963, экз. ПИН, № 4474/526, RV сбоку, l — 1.15 мм, h — 0.61 мм; и—м — *Polyceratella spinosa* Sarv, 1959: и — экз. ПИН, № 4474/565, раковина со спинной стороны, l — 1.06 мм; к — экз. ПИН, № 4474/566, RV сбоку, l — 1.19 мм, h — 0.64 мм.; л — экз. ПИН, № 4474/567, LV сбоку, l — 1.22 мм, h — 0.61 мм; м — экз. ПИН, № 4474/568, LV внутри, l — 1.15 мм, h — 0.62 мм; н—п — *Quadritia aluversensis* (Sarv, 1959): н — экз. ПИН, № 4474/546 со спинной стороны, l — 0.95 мм; о — экз. ПИН, № 4474/547, RV сбоку, l — 0.92 мм, h — 0.44 мм; п — экз. ПИН, № 4474/548, LV сбоку, l — 0.92 мм, h — 0.46 мм; р — *Sigmoopsis rostrata* (Krause, 1892), экз. ПИН, № 4474/575, RV сбоку, l — 1.42 мм, h — 0.82 мм; с — *S. cornuta* (Krause, 1892), экз. ПИН, № 4474/585, RV сбоку, l — 1.36 мм, h — 0.58 мм; т — *Homeokiesowia pernodosa* (Öpik, 1937), экз. ПИН, № 4474/561, RV сбоку, l — 1.08 мм, h — 0.6 мм; у—х — *Pectidolon perornata* (Öpik, 1937): у — экз. ПИН, № 4474/461, LV сбоку, l — 1.79 мм, h — 1.22 мм; ф — экз. ПИН, № 4474/462, RV сбоку, l — 2.07 мм, h — 1.31 мм; г — экз. ПИН, № 4474/463, LV сбоку, l — 2.13 мм, h — 1.24 мм.



ней части они представлены в виде длинных шипов, которые выступают над спинным краем; в нижней части переднего ребра примыкает короткое, косо направленное ребро; вдоль свободного края развиты шипы). Материал. Клясино — 3 экз.

Pectidolon perornata (Öpik, 1937) (рис. 4, у–х). Распространение — горизонты ухаку и кукрузе, Эстония; хальяла, Литва (Сидаравичене, 1992). Материал. Клясино — 30 экз.

Schallreuteria (Lippea) lippensis Schallreuter, 1984 (табл. II, фиг. 17–19). Этот вид в Ленинградской обл. зафиксирован впервые. Распространение типового вида Р. Шальройтер (Schallreuter, 1984) указывает как низы верхней части серии Виру (горизонты кейла–оанду–раквере) — бакштейновые эрратические валуны (=горизонт хальяла Эстонии). Сначала Шальройтер (Schallreuter, 1983) имеющийся у него материал отнес к виду *Rakverella pectinata* Öpik, 1937. Однако более многочисленный и хорошо сохранившийся материал позволил ему (Schallreuter, 1984) показать большие отличия от *R. pectinata* и утверждать, что эти остатки являются новым видом рода *Schallreuteria*. Следует указать, что, видимо, к этому виду следует относить *Rakverella?* sp. А, находки которого указывает в своей работе Н. Сидаравичене (1992) из отложений идавического подгоризонта Литвы. Материал. Клясино — 25 экз., Жабино — 7 экз.

Pseudostrepula kuckersiana (Bonnema, 1909) (рис. 5, к, л). Распространение — горизонты кукрузе, хальяла, Эстония; кукрузе и йыхви, Литва; бакштейновый известняк в валунах севера Германии (Сарв, 1959; Иванова, 1979; Сидаравичене, 1992). Материал. Клясино — 40 экз., Жабино — 15 экз.

Tetrada (Tetrada) memorabilis (Neckaja, 1953) (табл. II, фиг. 14–16). Распространение — идавический горизонт–кейлаский горизонт, Эстония, Литва, Латвия, Северо-Западная Беларусь, Псковская и Ленинградская области России; бакштейновый известняк эрратических валунов севера Гер-

мании (Иванова, 1979; Сидаравичене, 1992; Perrier et al., 2012). Материал. Клясино — 150 экз., Жабино — 34 экз.

Tetrada (Tetrada) krausei (Steusloff, 1895) (рис. 4, з). Распространение — горизонты йыхви–оанду, Эстония, идавере–кейла, Латвия; йыхви–?раквере (нижняя часть), Литва; идавере–йыхви, Северо-Запад России; бакштейновый известняк эрратических валунов севера Германии (Meidla, 1996). Материал. Клясино — 15 экз.

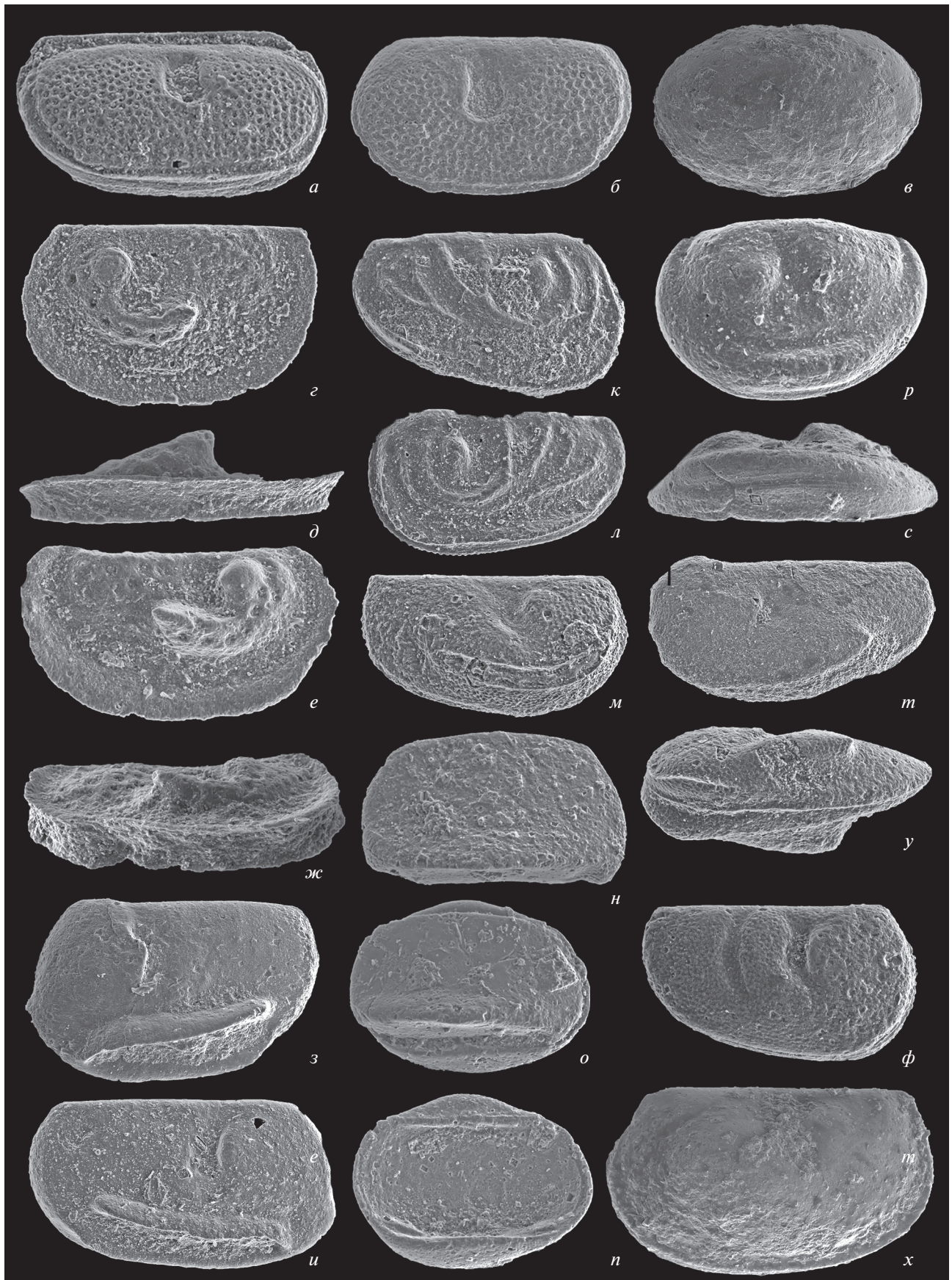
Tetrada (Tetrada) variabilis Meidla, 1986 (рис. 4, б). Распространение — горизонты раквере и набала, Эстония, Литва, Северо-Западная Беларусь; набала, Латвия (Сидаравичене, 1992; Meidla, 1996). Материал. Клясино — 15 экз.

Tetrada (Neotsitrella) perplana (Neckaja, 1953) (рис. 4, а). Распространение — горизонты ухаку (редко), кукрузе, идавере и ? йыхви, Литва, Северо-Западная Беларусь; ухаку и кукрузе, Эстония, Северо-Восточная Польша; кукрузе–оанду, Латвия; аэри, Ленинградская обл.; верхняя часть полуметского горизонта Московской синеклизы (Сидаравичене, 1992; Мельникова, Дмитровская, 1997; Иванцов, Мельникова, 2003). Материал. Клясино — 150 экз., Жабино — 12 экз.

Tetrada (Neotsitrella) bisulcata Sarv, 1963 (рис. 4, з). Распространение — горизонты идавере и йыхви, Литва; нерасчлененные йыхви–оанду, Северо-Западная Беларусь; нерасчлененные идавере–кейла, Латвия. Материал. Клясино — 30 экз.

Tetrada (Tallinnopsis) vievensis Sidaravičiene, 1992 (рис. 4, в). Распространение — горизонты кукрузе (редко в верхней части), идавере–йыхви, Литва и Северо-Западная Беларусь (Сидаравичене, 1992). В оригинальном описании вида Сидаравичене (1992) отмечала, что четвертая лопасть имеет очень широкую среднюю часть, плавно сужающуюся к концам. В изученной коллекции представители этого вида отличаются строением четвертой лопасти, которая на всем своем протяжении имеет почти одинаковую высоту. Остальные признаки [небольшие размеры, общее очертание

Рис. 5. Остракоды грязновской свиты из разрезов Клясино и Жабино: а, б — *Scrobisylthis reticulatus* (Sarv, 1959): а — экз. ПИН, № 4474/446, раковина со стороны RV, l — 0.68 мм, h — 0.31 мм; б — экз. ПИН, № 4474/447, LV сбоку, l — 0.7 мм, h — 0.4 мм; в — *Lepeditella prima* Sarv, 1956, экз. ПИН, № 4474/641, раковина со стороны RV, l — 1.32 мм, h — 0.84 мм; г–ж — *Bolbihithis altonodus* (Sarv, 1959): г — экз. ПИН, № 4474/635, LV сбоку, l — 0.75 мм, h — 0.46 мм; д — экз. ПИН, № 4474/636, LV с брюшной стороны, l — 0.72 мм; е — экз. ПИН, № 4474/637, RV сбоку, l — 0.77 мм, h — 0.51 мм; ж — экз. ПИН, № 4474/638, RV с брюшной стороны, l — 0.8 мм; з, и — *Severobolbina elliptica* (Steusloff, 1895): з — экз. ПИН, № 4474/605, LV сбоку, l — 1.73 мм, h — 1.07 мм; и — экз. ПИН, № 4474/606, RV сбоку, l — 1.96 мм, h — 1.09 мм; к, л — *Pseudostrepula kuckersiana* (Bonnema, 1909): к — экз. ПИН, № 4474/490, RV сбоку, l — 0.91 мм, h — 0.55 мм; л — экз. ПИН, № 4474/491, LV сбоку, l — 0.94 мм, h — 0.53 мм; м — *Hippula (Hippula) pilosa* (Schallreuter, 1967), экз. ПИН, № 4474/620, раковина со стороны RV, l — 0.83 мм, h — 0.44 мм; н–п — *Trianguloschmidtella triangulata* Sarv, 1963: н — экз. ПИН, № 4474/696, RV сбоку, l — 0.78 мм, h — 0.44 мм; о — экз. ПИН, № 4474/697, раковина со стороны RV, l — 0.85 мм, h — 0.79 мм; п — экз. ПИН, № 4474/698, LV внутри, l — 0.86 мм, h — 0.53 мм; р, с — *Ruxion nitidum* Sarv, 1963: р — экз. ПИН, № 4474/648, LV сбоку, l — 0.72 мм, h — 0.48 мм; с — экз. ПИН, № 4474/649, с брюшной стороны, l — 0.7 мм; т, у — *Seviculina reticulata* Meidla, 1986: т — экз. ПИН, № 4474/595, раковина со стороны LV, l — 1.05 мм, h — 0.51 мм; у — экз. ПИН, № 4474/596, раковина с брюшной стороны, l — 0.79 мм; ф — *Carinobolbina carinata estona* (Öpik, 1937), экз. ПИН, № 4474/600, раковина самца со стороны RV, l — 0.82 мм, h — 0.47 мм; х — *Bolbina rakverensis* Sarv, 1956, экз. ПИН, № 4474/630, RV сбоку, l — 1.89 мм, h — 1.11 мм.



(спинной край длинный прямой, брюшной почти прямой или слегка вогнут посередине), строение трех передних ребровидных лопастей, которые соединены связующим ребром, форма и глубина борозд между лопастями] вполне соответствуют основным диагностическим признакам вида. Материал. Клясино – 4 экз.

Sidaravicienea nida (Sidaravičiene, 1992) (рис. 4, *д, е*). Распространение – горизонты идавере и йыхви, Литва, и верхняя часть полометского горизонта Московской синеклизы (Сидаравичене, 1992; Мельникова, Дмитровская, 1997). Материал. Клясино – 450 экз., Жабино – 32 экз.

Quadritia aluverensis (Sarv, 1959) (=Polyceratella aluverensis Sarv, 1959) (рис. 4, *н, о, п*). Распространение – горизонты идавере–оанду, Эстония, Литва, Северо-Западная Беларусь; идавере и йыхви, Латвия; бакштейновый известняк эрратических валунов севера Германии (Сарв, 1959; Сидаравичене, 1992; Meidla, 1996; Perrier et al., 2012). Материал. Клясино – 25 экз., Жабино – 3 экз.

Collibolbina sp. (рис. 4, *ж*). Распространение рода известно в ордовикских отложениях Прибалтийского региона и Сибири. Материал. Клясино – 6 экз.

Homeokiesowia pernodosa (Öpik, 1937) (рис. 4, *т*). Распространение – горизонт ухаку, Эстония (Meidla, 1996). Материал. Клясино – один экз.

Polyceratella spinosa Sarv, 1959 (рис. 4, *и–м*). Распространение – горизонт кейла, Эстония и Литва (Сидаравичене, 1992). Материал. Клясино – 50 экз., Жабино – 7 экз.

Sigmoopsis rostrata (Krause, 1892) (рис. 4, *р*). Распространение – горизонты кукурузе (редко), идавере–оанду (редко в нижней части), Литва; кукурузе–кейла, Эстония; идавере–оанду, Латвия, Северо-Западная Беларусь, северо-запад России; бакштейновый известняк эрратических валунов севера Германии; свиты Dalby, Skagen и макроурусовые известняки (=оанду–раквере), Швеция (Сидаравичене, 1992; Perrier et al., 2012). Материал. Клясино – 90 экз., Жабино – 18 экз.

Sigmoopsis cornuta (Krause, 1897) (рис. 4, *с*). Распространение – горизонты кукурузе–йыхви, Эстония, Литва, Северо-Западная Беларусь; идавере–оанду, Латвия; бакштейновые валуны Германии (Сидаравичене, 1992). Материал. Клясино – 70 экз., Жабино – 10 экз.

Seviculina reticulata Meidla, 1986 (рис. 5, *т, у*). Распространение – горизонты раквере–набала, Эстония; раквере, Литва (Meidla, 1996). Материал. Клясино – 4 экз.

Carinobolbina carinata estona (Öpik, 1937) (рис. 5, *ф*). Распространение – горизонты кукурузе (обильные) и кейла, Эстония; идавере, Литва; полометский горизонт (азери–ласнамяги) Московской синеклизы (Öpik, 1937; Сидаравичене, 1992;

Мельникова, Дмитровская, 1997; Perrier et al., 2012). Обнаружены только ювенильные раковины самцов, которые отличаются от самок отсутствием открытой полости с вогнутым дном между велюмом и гистиальным фЛланцем. Однако характерная расчлененность поверхности створок позволяет уверенно отнести изученные особи к данному виду. Материал. Клясино – 3 экз.

Severobolbina elliptica (Steusloff, 1895) (рис. 5, *з, и*). Распространение – горизонты идавере–кейла, Эстония, Латвия, Литва; йыхви, кейла, Беларусь; идавере–оанду, Подолия, В. Польша; бакштейновый известняк центральной части северной Европы (Сарв, 1959; Сидаравичене, 1992; Schallreuter, 1998a). Материал. Клясино – 5 экз., Жабино – один экз.

Pentagona johviensis (Sarv, 1959) (табл. III, фиг. 4–6). Распространение – горизонты идавере, Эстония; идавере, йыхви, Литва (Сарв, 1959; Сидаравичене, 1992). Материал. Клясино – около 100 экз., Жабино – 9 экз.

Hippula (Hippula) pilosa (Schallreuter, 1967) (рис. 5, *м*). Распространение – горизонт раквере, Литва; валуны бакштейнового известняка, Германия (Schallreuter, 1967; Сидаравичене, 1992). К этому виду, по-видимому, следует отнести Hippula (H.) sp. В из ракверского горизонта Литвы (Сидаравичене, 1992, с. 71, табл. 17, фиг. 9). Материал. Клясино – один экз.

Perspicillum perspicillum Schallreuter, 1964 (табл. III, фиг. 2). Распространение – горизонты ухаку(?), кукурузе (редко), идавере, йыхви, Литва; верхняя часть свиты Dalby (=кукурузе–идавере), Швеция; валуны бакштейнового известняка Германии (Сидаравичене, 1992). Материал. Клясино – 2 экз.

Brevibolbina ?amabilis (Neckaja, 1958) (табл. III, фиг. 7). Распространение – горизонты кукурузе, идавере, кейла, Эстония; идавере–кейла, Латвия; идавере, йыхви, Литва (Сидаравичене, 1992). Материал. Клясино – 9 экз.

Disulcina interminata (Sarv, 1959) (табл. III, фиг. 13, 14). Распространение – встречается часто в горизонтах идавере, йыхви и кейла Эстонии (Сарв, 1959; Perrier et al., 2012). Материал. Клясино – 15 экз.

Bolbina rakverensis Sarv, 1956 (рис. 5, *х*). Распространение – горизонты оанду–раквере, ?набала, Эстония, Латвия, Северо-Западная Беларусь, северо-восток Польши; молодовский горизонт (набала–пиргу), Подолия (Абушик, Сарв, 1983; Meidla, 1996). Материал. Клясино – 5 экз.

Bolbihithis altonodus (Sarv, 1959) (рис. 5, *г–ж*). По данным Л.И. Сарва (1959), распространение вида редко отмечалось в шундоровской свите идавьерского горизонта и в йыхвиском горизонте Эстонии. В изученной коллекции представители этого вида характеризуются небольшими размера-

ми (длина 0.75–0.8 мм), что отличает их от типового материала (голотип Os 2562, длина = 1.00 мм). Отличительной чертой также является развитие на внешней стороне подковообразной лопасти шести–семи довольно крупных пор, расположенных в один ряд (рис. 5, г, ж). Этот признак следует добавить к диагнозу вида. Материал. Клясино – 30 экз., Жабино – 5 экз.

Vogdesella subovata (Thorslund, 1948) (табл. III, фиг. 1). Распространение – горизонты кейла, Эстония; кейла–набала, Латвия; свиты Dalby и Sularp Shale, Швеция (Сидаравичене, 1992; Meidla, 1996). Изученные экземпляры этого вида представлены формами существенно меньших размеров по сравнению с известными ранее. Материал. Клясино – 45 экз., Жабино – 4 экз.

Pyxion nitidum Sarv, 1963 (рис. 5, p, c). Сарв (1963) отмечал, что этот вид встречается редко в шундоровской свите идавверского горизонта и в оандуском горизонте, и часто в йыхви и кейла Эстонии. Т. Мейдла (Meidla, 1996) дополнил эту информацию распространением в горизонтах от идаввере до кейла Латвии; идаввери–йыхви Литвы и северо-запада Беларуси. Материал. Клясино – 40 экз., Жабино – 5 экз.

Leperditella prima Sarv, 1956 (рис. 5, в). Распространение – горизонты кейла–раквере, Эстония (Сарв, 1956; Meidla, 1996). Материал. Клясино – 2 экз.

Trianguloschmidtella triangulata Sarv, 1963 (рис. 5, н–п). Распространение – горизонты идаввере–кейла, Эстония; идаввере–оанду Латвия; кукурузе–кейла, Литва и Северо-Западная Беларусь (Meidla, 1996). Материал. Клясино – 15 экз.

Longiscula aff. parrectis Neckaja, 1958 (табл. III, фиг. 3). Распространение – горизонты ухаку и кукурузе, Псковская обл.; озери, Ленинградская обл., Россия (Meidla, 1993; Иванцов, Мельникова, 2003). Материал. Клясино – 3 экз.

Longiscula perfecta Meidla, 1993 (табл. III, фиг. 12). Распространение – горизонты оанду–пиргу и ?поркуни, Эстония; пиргу, Псковская обл., Россия (Meidla, 1993, 1996). Материал. Клясино – 5 экз.

Longiscula impercepta Meidla, 1996 (табл. III, фиг. 15). Распространение – горизонты пиргу? и поркуни, Эстония (Meidla, 1996). Материал. Клясино – 3 экз.

Medianella intecta (Stumbur, 1956) (табл. III, фиг. 16, 17). Распространение – горизонты раквере–поркуни, Эстония; набала–вормси, Литва; пиргу, Псковская обл., северо-запад России (Meidla, 1996). Материал. Клясино – 7 экз.

Rectella explanata Meidla, 1996 (табл. III, фиг. 8–10). Распространение – горизонт пиргу, Эстония (Meidla, 1996). Экземпляры из клясинской коллекции немного отличаются от ранее из-

вестных представителей этого вида менее удлиненной формой раковины и большей высотой переднего конца. Материал. Клясино – 25 экз.

Brevantia antis Meidla, 1996 (табл. III, фиг. 18). Распространение – горизонты оанду–вормси, Эстония. Материал. Клясино – 6 экз.

Prorectella sp. (табл. III, фиг. 11). По очертанию створок, характеру выпуклости, отношению высоты к длине (=0.52) обнаруженные формы очень сходны с представителями рода *Prorectella*, известными из отложений среднего ордовика Казахстана (Мельникова, 1982, 1986) и позднего ордовика Тюрингии и Сардинии (Schallreuter et al., 2007). Однако для точной идентификации необходимы целые раковины, на которых можно было бы видеть соотношения створок (у проректелл левая створка незначительно охватывает правую в среднебрюшной части; в спинной части соотношение обратное, т.е., правая слегка приподнимается над левой). Эти причины, а также малочисленность материала препятствуют установлению видовой принадлежности. Материал. Клясино – 3 экз.

ОПИСАНИЕ НОВЫХ ТАКСОНОВ ОСТРАКОД

При описании остракоид использована систематика надродовых таксонов, принятая в “Практическом руководстве...” (1990). Для обозначения измерений раковин использованы следующие сокращения: *l* – длина раковины, *h* – ее высота и *w* – толщина, *L*₁–*L*₃ – лопасти, *S*₁–*S*₃ – борозды с соответствующими номерами, *LV* – левая створка, *RV* – правая створка. Размеры раковин остракоид: маленькие – до 1.0 мм, средние – до 1.5 мм, крупные – свыше 2.0 мм.

СЕМЕЙСТВО PIRETELLIDAE ÖPIK, 1937

Род *Klyasinella* Melnikova, gen. nov.

Название рода от местонахождения Клясино.

Типовой вид – *K. bella* sp. nov.

Диагноз. Раковина однобороздчатая, равностворчатая. Нижняя часть *S*₂ окаймлена едва выраженной выпуклостью. В спинной части развиты два гребешкообразных выступа, обрамленные спинными ребрами. Велярная структура самок образована выпуклым долоном, который при сомкнутых створках образует закрытую камеру. У самцов развито компактное ребро. Поверхность крупноячеистая.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. По основным структурным элементам – наличие срединной борозды, развитие спинных ребер – род близок к представителям рода *Uhakiella* Öpik, 1937. Отличается развитием

срединной борозды вместо аддукторной ямки, развитием в спинной части гребешкообразных выступов и крупноячеистой поверхностью.

Klyasinella bella Melnikova, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1–7

Название вида *bella* *лат.* — великолепная.

Голотип — ПИН, № 4474/400, раковина самки; северо-запад Русской платформы, Ленинградская обл., местонахождение Клясино, сл. 17; верхний ордовик, сандбийский ярус, идавереский горизонт, грязновская свита.

Описание. Раковина среднего размера, преплетного очертания, выпуклая; спинной край прямой длинный, брюшной умеренно выгнут; передний и задний концы почти одинаково закругленные. Срединная борозда (S_2) длинная, мелкая, почти прямая, начинается от спинного края, доходит до середины раковины, слегка каплевидно расширяется в своем окончании. Ее нижний конец оконтурен едва заметной вздутой. Срединный бугорок перед S_2 отсутствует. По всему контуру раковины развито очень тонкое круговое ребро, соединяющееся в спинной части с двумя спинными ребрами, оконтуривающими два гребешкообразных выступа. Эти выступы перекрывают линию замочного края, при этом передний выступ существенно выше заднего. У самок весьма широкий выпуклый долон начинается немного ниже переднеспинного угла и доходит до середины брюшного края. Снаружи долон составляет единую поверхность с домицилиумом. Велярная структура самцов представлена узким компактным ребром, протягивающимся вдоль свободного края. Свободный край утолщен, и между ним и велярным ребром расположены редкие мелкие шипики и более крупные шипы, которые располагаются в один ряд примерно на одинаковом расстоянии друг от друга. Поверхность раковины, за исключением гладкого долона, покрыта крупными пятигранными ячейками. Пространство между гребешкообразными выступами и линией замочного края покрыто мелкими бугорками.

Размеры голотипа в мм: $l = 0.97$; $h = 0.65$.

Изменчивость. Меняется высота гребешкообразных выростов.

Материал. Клясино — более 500 экз., Жабинно ~ 100 экз.

СЕМЕЙСТВО TETRADELLIDAE SWARTZ, 1936

ПОДСЕМЕЙСТВО PERSPICILLINAE SCHALLREUTER, 1967

Род *Deefgella* Schallreuter, 1981

Deefgella? pulchra Melnikova, sp. nov.

Табл. II, фиг. 9, 10

Название вида *pulchra* *лат.* — красивая.

Голотип — ПИН, № 4474/426, раковина самца; северо-запад Русской платформы, Ленинградская обл., местонахождение Клясино, сл. 17; верхний ордовик, сандбийский ярус, идавереский горизонт, грязновская свита.

Описание. Раковина маленькая, слабо преплетная, высокая, умеренно выпуклая. Спинной край длинный прямой, брюшной умеренно выгнут. Передний конец выше заднего и больше выдается за линию спинного края. Боковая поверхность почти посередине разделена срединной бороздой. S_2 сигмоидальная, длинная, неглубокая, выполаживается к брюшному краю. По обеим сторонам борозды развиты четыре относительно крупных бугра разной величины. Верхний передний бугор низкий, конический, приближен к спинному краю. Нижний передний бугор выше верхнего и с более широким основанием. Позади борозды также развиты два бугра: верхний задний — высокий с широким основанием; нижний задний — в виде продолговатой лопасти. Все эти бугры украшены коническими шипиками. Под нижними буграми параллельно брюшному краю находятся четыре—пять мелких бугорков. Велярное ребро узкое, развито вдоль всего свободного края, несет на себе редко расположенные шипы. Поверхность густо-, мелкобугорчатая. Раковины самок не обнаружены.

Размеры голотипа в мм: $l = 0.51$; $h = 0.31$.

Сравнение. От типового вида *D. dajsiveteri* Schallreuter, 1981, известного из позднего ордовика Прибалтийского региона и, возможно, Сев. Америки (Schallreuter, 1981), отличается маленькими размерами, слабо преплетным очертанием, развитием четырех, а не трех крупных бугров, густобугорчатой поверхностью.

Замечание. Характерной особенностью рода *Deefgella* является развитие на каждой створке раковин самок трех локул. В нашей коллекции самки не обнаружены, поэтому новый вид относится к данному роду условно.

Материал. Клясино — 3 раковины и несколько фрагментов.

СЕМЕЙСТВО LONGISCULIDAE NECKAJA, 1958

Род *Longiscula* Neckaja, 1958

Longiscula? destorta Melnikova, sp. nov.

Табл. III, фиг. 19, 20

Название вида *destorta* *лат.* — искаженная.

Голотип – ПИН, № 4474/671, раковина; северо-запад Русской платформы, Ленинградская обл., местонахождение Клясино, сл. 17; верхний ордовик, сандбийский ярус, идаввереский горизонт, грязновская свита.

Описание. Раковина массивная, удлинено овального очертания, сильно выпуклая, резко неравностворчатая: левая створка значительно больше правой, охват почти круговой, на переднем конце он выражен меньше. Спинной край с более длинным наклоном к переднему концу. Передний конец чуть ниже заднего. Задний конец широко и равномерно закруглен, слегка скошен в заднебрюшной части. Спинная часть левой створки расширена и образует выступ, напоминающий макушку. Поверхность раковины гладкая.

Размеры голотипа в мм: l – 2.63; h – 1.24.

Сравнение. Описываемый вид очень своеобразен. От многих лонгискул отличается крупными размерами и сильной неравностворчатостью. Развитие макушкообразного выступа в спинной части створки не характерно для рода в целом, поэтому отнесение описываемого вида к роду *Longiscula* остается под вопросом.

Замечания. Следует отметить, что по строению спинного края новый вид напоминает некоторых представителей рода *Pullvillites* Örik, 1937, для которых характерно субтреугольное очертание раковины с крутоизогнутым спинным краем, где правая створка сильно выступает над левой, часто с образованием макушки, которая может заканчиваться шипом. Описываемый вид отличается от *Pullvillites* удлинено-овальным очертанием. Отношения этих двух родов требуют специального изучения.

Материал. Клясино – 3 раковины и 9 отдельных створок.

Таким образом, в результате проведенной работы показано, что:

– таксономический состав комплекса остракод грязновской свиты представлен 48 видами;

– доминирующими в количественном отношении являются виды *Klyasinella bella* (более 700 экз.), *Sidaravicienea nida* (около 500 экз.), *Tetrada* (T.) *memorabilis* (около 200 экз.), *Tetrada* (*Neotsitrella*) *perplana* (150 экз.), *Sigmoopsis rostrata* (100 экз.);

– анализ стратиграфического распространения остракод грязновского комплекса показал общность многих его видов с видами из разновозрастных верхнеордовикских отложений других регионов Балтоскандии; кроме того, три вида – *Tetrada* (*Neotsitrella*) *perplana*, *Sidaravicienea nida*, *Carinobolbina carinata estona* – известны в отложениях полуметского горизонта Московской синеклизы;

– некоторые виды грязновского комплекса имеют более древнее происхождение.

Авторы статьи благодарны Е.А. Жегалло и Р.А. Ракизову (кабинет приборной аналитики ПИН РАН) за неизменную помощь в работе на СЭМ. Также мы признательны нашим рецензентам А.В. Дронову (ГИН РАН, г. Москва) и М.А. Наумчевой (ПИН РАН) за конструктивные замечания, способствующие улучшению этой статьи.

Работа поддержана грантами РФФИ № 17-04-00324 и № 19-04-01027.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абушик А., Сарв Л.* Остракоды молодого горизонта Подолии // Палеонтология древнего палеозоя Прибалтики и Подолии. Таллин, 1983. С. 101–134.
- Алексеев А.С.* Класс *Ostracodiodes*. Остракоды // Микрорепалеонтология: Учебник. М.: Изд-во МГУ, 1995. С. 158–185.
- Долгов О., Мейдла Т.* Биостратиграфическое значение трилобитов среднего и верхнего ордовика запада Ленинградской области // Стратигр. Геол. корреляция. 2011. Т. 19. № 6. С. 44–56.
- Дронов А.В., Толмачева Т.Ю., Искюль Г.С.* Нижний палеозой окрестностей Санкт-Петербурга. Путеводитель экскурсии, 23–24 сентября 2012 г. СПб., 2012. 52 с.
- Иванова В.А.* Остракоды раннего и среднего ордовика. Подотряд *Hollinomorpha*. М.: Наука, 1979. 216 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 172).
- Иванцов А.Ю., Мельникова Л.М.* Волховский и кундацкий горизонты ордовика и характеристика трилобитов и остракод на р. Волхов (Ленинградская область) // Стратигр. Геол. корреляция. 1998. Т. 6. № 5. С. 47–63.
- Иванцов А.Ю., Мельникова Л.М.* Азериский, ласнамягский и ухакусский горизонты ордовика в Ленинградской области и характеристика трилобитов и остракод // Стратигр. Геол. корреляция. 2003. Т. 11. № 4. С. 24–40.
- Мельникова Л.М.* Некоторые остракоды копалинского и караганского горизонтов среднего ордовика Чу-Илийских гор // Палеонтол. журн. 1982. № 3. С. 70–77.
- Мельникова Л.М.* Ордовикские остракоды Казахстана. М.: Наука, 1986. 95 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 218).
- Мельникова Л.М.* 1999. Остракоды биллингенского горизонта (нижний ордовик) Ленинградской области // Палеонтол. журн. 1999. № 2. С. 147–152.
- Мельникова Л.М., Дмитровская Ю.Е.* Остракоды и замковые брахиоподы ордовика Московской синеклизы (скв. Гаврилов Ям) // Стратигр. Геол. корреляция. 1997. Т. 5. № 5. С. 10–23.
- Методика палеонтологических исследований. М.: Мир, 1973. 392 с.
- Нецкая А.И.* Остракоды ордовика и силура СССР (семейства *Schmidtellidae*, *Rectellidae*, *Longiscullidae* и не-

- которые новые виды других семейств). Л.: Недра, 1966. 103 с.
- Нецкая А.И. Остракоды ордовика и силура Русской платформы // Тр. Всесоюз. нефт. н.-и. геол.-развед. ин-та. 1973. Вып. 324. 104 с.
- Практическое руководство по микрофауне СССР. Т. 4. Остракоды палеозоя. Л.: Недра, 1990. 356 с.
- Решение межведомственного регионального стратиграфического совещания по ордовику и силуру Восточно-Европейской платформы с региональными стратиграфическими схемами (1984) (Рассмотрена и утв. МСК СССР 26 ноября 1985 г.) / Ред. Кальо Д.Л. Л.: Ленингр. картогр. фабрика ВСЕГЕИ, 1987. 115 с.
- Сарв Л.И. Новые виды остракод из вазалеммаского горизонта (верхний ордовик Эстонской ССР) // Тр. ИГ АН ЭССР. 1956. Т. 1. С. 30–40.
- Сарв Л.И. Остракоды ордовика Эстонской ССР // Тр. ИГ АН ЭССР. 1959. Т. 4. 272 с.
- Сарв Л.И. Новые остракоды Прибалтики // Тр. ИГ АН ЭССР. 1963. Т. 13. С. 161–188.
- Сидаравичене Н. Остракоды ордовика Литвы. Вильнюс: Литовский н.-и. геол.-развед. ин-т, 1992. 252 с.
- Bergström S.M., Chen X., Gutierrez-Marco J.C., Dronov A. The new chronostratigraphic classification of the Ordovician System and its relations to major regional series and stages and to $\delta^{13}\text{C}$ chemostratigraphy // *Lethaia*. 2009. V. 42. P. 97–107.
- Cambrian and Ordovician of St. Petersburg Region. Guidebook of the pre-conference field trip / Eds. Dronov A., Tolmacheva T., Raevskaya E., Nestell M. St. Petersburg, 2005. 64 p.
- Field Meeting Estonia 1990. An Excursion Guidebook / Eds. Kaljo D., Nestor H. Tallinn, 1990. 209 p.
- Meidla T. The ostracode genus *Longiscula* Neckaja, 1958 in the Ordovician of the East Baltic // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 1993. Bd 188. № 3. P. 289–303.
- Meidla T. Late Ordovician Ostracodes of Estonia. Tartu: Univ. Press, 1996. 222 p.
- Meidla T., Sarv L. Ostracodes // Field Meeting Estonia 1990. An Excursion Guidebook / Eds. Kaljo D., Nestor H. Tallinn, 1990. P. 68–71.
- Meidla T., Tinn O. Ostracods // Cambrian and Ordovician of St. Petersburg region. Guidebook of the pre-conference field trip / Eds. Dronov A., Tolmacheva T., Raevskaya E., Nestell M. St. Petersburg, 2005. P. 19.
- Õpik A. Ostracoda from the Ordovician Uhaku and Kukruse formations of Estonia // *Publ. Geol. Inst. Univ. Tartu*. 1937. № 50. P. 1–74.
- Perrier V., Meidla T., Tinn O., Ainsaar L. Biotic response to explosive volcanism: Ostracod recovery after Ordovician ash-falls // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2012. V. 365. P. 166–183.
- Sarv L., Meidla T. Ostracodes // *Geology and mineral resources of Estonia* / Eds. Raukas A., Teedume A. Tallinn, 1997. P. 233–234.
- Schallreuter R. 1967. Neue Ostracoden aus ordovizischen Geschieben // *Geologie*. 1967. Bd 16. № 5. S. 615–631.
- Schallreuter R.E. Ordovician ostracodes from Baltoscandia // *Geol. Fören. Stockholm Förhandl.* 1981. V. 103. Pt 1. P. 61–71.
- Schallreuter R.E. Glossomorphitinae und Sylthinae (Tetradelidae, Palaeocopa, Ostracoda) aus Backsteinkalk-Geschieben (Mittelordoviz) Norddeutschlands // *Palaeontogr. Abt. A*. 1983. Bd 180. S. 126–191.
- Schallreuter R.E. On Schallreuteria (*Lippea*) lippensis Schallreuter, subgen. et sp. nov. // *Stereo-Atlas of Ostracod Shells*. 1984. V. 11. № 2. P. 5–8.
- Schallreuter R.E.L. On *Severobolbina elliptica* (Steusloff) // *Stereo-Atlas of Ostracod Shells*. 1998a. V. 24. № 4. P. 17–24.
- Schallreuter R.E.L. On *Scrobisylthis reticulatus* (Sarv) // *Stereo-Atlas of Ostracod Shells*. 1998b. V. 24. № 5. P. 25–32.
- Schallreuter R., Hinz-Schallreuter I., Ferreti A., Serpagli E. Late Ordovician ostracodes from Sardinia and Perigondwanan ostracode palaeobiogeography // *Z. geol. Wiss. Berlin*. 2007. V. 35. P. 253–331.
- Tinn O., Meidla T. An enigmatic early ?palaeocene ostracode from the Arenig of NW Russia // *Acta Palaeontol. Pol.* 2002. V. 47. № 4. P. 685–690.
- Tolmacheva T., Egerquist E., Meidla T. et al. Faunal composition and dynamics in unconsolidated sediments: a case study from the Middle Ordovician of the East Baltic // *Geol. Mag.* 2003. V. 140. № 1. P. 31–44.
- Zuykov M.A., Hints L. New species of *Estlandia* from the Upper Ordovician in the East Baltic // *Proc. Est. Acad. Sci. Geol.* 2002. V. 51. № 3. P. 135–142.
- Zuykov M.A., Hints O. The Gryazno Formation (early Caradoc) in western part of St. Petersburg region // Meeting of Working Group on Ordovician Geology of Baltoscandia. Abstr. Copenhagen, 2001. P. 31–32.
- Zuykov M.A., Terentiev S.S. Unique faunal assemblage of the Middle Ordovician, Idavere Stage from the Klyasino Quarry, northwest Russia // Meeting of Working Group on Ordovician Geology of Baltoscandia. Abstr. St. Petersburg, 1997. P. 60–61.
- Zuykov M.A., Terentiev S.S., Harper D.A. New endemic brachiopod and echinoderm genera from the Upper Ordovician of the St. Petersburg Region, northwestern Russia // *GFF*. 2008. V. 130. № 2. P. 87–93.

Объяснение к таблице II

- Фиг. 1–7. *Klyasinella bella* Melnikova, sp. nov.: 1 – экз. ПИН, № 4474/401, RV сбоку, 1 – 0.96 мм, h – 0.58 мм; 2 – экз. ПИН, № 4474/402, LV самца изнутри, 1 – 0.85 мм, h – 0.54 мм; 3 – экз. ПИН, № 4474/403, раковина самца с брюшной стороны, 1 – 0.89 мм, w – 0.47 мм; 4 – экз. ПИН, № 4474/404, LV самки с дорсальной стороны, 1 – 0.9 мм; 5 – голотип ПИН, № 4474/400, LV самки сбоку, 1 – 0.97 мм, h – 0.65 мм; 6 – экз. ПИН, № 4474/405, раковина самки с брюшной стороны, 1 – 0.95 мм, w – 0.49 мм; 7 – экз. ПИН, № 4474/406, LV самки изнутри, $l_{\text{без ребра}}$ – 0.84 мм, $h_{\text{без ребра}}$ – 0.53 мм.
- Фиг. 8. *Hesperidella esthonica* (Vonnema, 1909), экз. ПИН, № 4474/441, RV сбоку, 1 – 0.9 мм, h – 0.5 мм.
- Фиг. 9, 10. *Deefgella? pulchra* Melnikova, sp. nov.: 9 – экз. ПИН, № 4474/427, RV сбоку, 1 – 0.56 мм, h – 0.34 мм; 10 – голотип ПИН, № 4474/426, раковина со стороны LV, 1 – 0.51 мм, h – 0.31 мм.
- Фиг. 11. *Rakverella spinosa* Õpik, 1937, экз. ПИН, № 4474/451, RV сбоку, h – 1.02 мм.

Фиг. 12, 13. *Piretella margaritata* Örik, 1937: 12 – экз. ПИН, № 4474/431, RV изнутри, $l_{\text{без ребра}} = 1.79$ мм, $h_{\text{без ребра}} = 0.83$ мм; 13 – экз. ПИН, № 4474/432, раковина со стороны RV, $l = 2.04$ мм, $h = 1.12$ мм.

Фиг. 14–16. *Tetrada (Tetrada) memorabilis* (Neckaja, 1953): 14 – экз. ПИН, № 4474/496, раковина со спинной стороны, $l = 0.9$ мм; 15 – экз. ПИН, № 4474/497, раковина со стороны LV, $l = 1.03$ мм, $h = 0.66$ мм; 16 – экз. ПИН, № 4474/498, раковина со стороны RV, $l = 1.03$ мм, $h = 0.59$ мм.

Фиг. 17–19. *Schallreuteria (Lippea) lippensis* Schallreuter, 1984: 17 – экз. ПИН, № 4474/471, LV сбоку, $l = 1.43$ мм, $h = 0.86$ мм; 18 – экз. ПИН, № 4474/472, RV сбоку, $l = 1.21$ мм, $h = 0.64$ мм; 19 – экз. ПИН, № 4474/473, LV изнутри, $l_{\text{без ребра}} = 1.09$ мм, $h_{\text{без ребра}} = 0.53$ мм.

Фиг. 20. *Uhakiella* sp., экз. ПИН, № 4474/421, RV сбоку, $l = 1.81$ мм, $h = 1.2$ мм.

Все: Ленинградская обл., разрез Клясино; верхний ордовик, грязновская свита.

Объяснение к таблице III

Фиг. 1. *Vogdesella subovata* (Thorslund, 1948), экз. ПИН, № 4474/643, LV сбоку, $l = 0.64$ мм, $h = 0.37$ мм.

Фиг. 2. *Perspicillum perspicillum* Schallreuter, 1964, экз. ПИН, № 4474/622, LV сбоку, $l = 1.0$ мм, $h = 0.6$ мм.

Фиг. 3. *Longiscula* aff. *parrectis* Neckaja, 1958, экз. ПИН, № 4474/656, раковина со стороны RV, $l = 1.49$ мм, $h = 0.64$ мм.

Фиг. 4–6. *Pentagona johviensis* (Sarv, 1959): 4 – экз. ПИН, № 4474/610, $l = 0.73$ мм, $h = 0.39$ мм; 5 – экз. ПИН, № 4474/611, $l = 0.72$ мм, $h = 0.42$ мм; 6 – экз. ПИН, № 4474/612, с брюшной стороны, $l = 0.75$ мм, $w = 0.28$ мм.

Фиг. 7. *Brevibolbina ?amabilis* (Neckaja, 1958), экз. ПИН, № 4474/628, $l = 0.91$ мм, $h = 0.53$ мм.

Фиг. 8–10. *Rectella explanata* Meidla, 1996: 8 – экз. ПИН, № 4474/681, раковина со стороны RV, $l = 0.67$ мм, $h = 0.44$ мм; 9 – экз. ПИН, № 4474/682, RV изнутри, $l = 0.73$ мм, $h = 0.41$ мм; 10 – экз. ПИН, № 4474/683, LV сбоку, $l = 0.73$ мм, $h = 0.43$ мм.

Фиг. 11. *Prorectella* sp., экз. ПИН, № 4474/686, RV сбоку, $l = 0.93$ мм, $h = 0.5$ мм.

Фиг. 12. *Longiscula perfecta* Meidla, 1993, экз. ПИН, № 4474/661, раковина со стороны RV, $l = 1.2$ мм, $h = 0.57$ мм.

Фиг. 13, 14. *Disulcina interminata* (Sarv, 1959): 13 – экз. ПИН, № 4474/625, LV сбоку, $l = 0.71$ мм, $h = 0.42$ мм; 14 – экз. ПИН, № 4474/626, RV сбоку, $l = 0.63$ мм, $h = 0.43$ мм.

Фиг. 15. *Longiscula impercepta* Meidla, 1996, экз. ПИН, № 4474/666, раковина со стороны RV, $l = 1.2$ мм, $h = 0.66$ мм.

Фиг. 16, 17. *Medianella intacta* (Stumbur, 1956): 16 – экз. ПИН, № 4474/676, раковина со стороны RV, $l = 0.73$ мм, $h = 0.46$ мм; 17 – экз. ПИН, № 4474/677, раковина со стороны LV, $l = 0.55$ мм, $h = 0.36$ мм.

Фиг. 18. *Brevantia antis* Meidla, 1996, экз. ПИН, № 4474/69, LV сбоку, $l = 0.8$ мм, $h = 0.46$ мм.

Фиг. 19, 20. *Longiscula? destorta* Melnikova, sp. nov.: 19 – голотип ПИН, № 4474/671, раковина, $l = 2.63$ мм, $h = 1.24$ мм; 19а – со спинного края; 19б – со стороны RV, 19в – со стороны LV; 20 – экз. ПИН, № 4474/672, LV с внутренней стороны, $l = 2.92$ мм, $h = 1.48$ мм.

Все: Ленинградская обл., разрез Клясино; верхний ордовик, грязновская свита.

Ostracods of the Gryazno Formation (Upper Ordovician, Sandbian, Idavere) of the West of the Leningrad Region

L. M. Melnikova¹, G. V. Mirantsev¹, S. S. Terent'ev², G. A. Anekeeva¹

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

²*Karpinsky Russian Geological Research Institute, St. Petersburg, 199106 Russia*

A brief description of two sections of the Gryazno Formation (Upper Ordovician, Sandbian Stage, Idavere Regional Stage (C_{III})) in a typical locality in the west of the Leningrad Region (Klyasino and Zhabino) is given, with a research of the taxonomic composition of ostracods (48 species). One new genus with type species *Klyasinella bella* and two new species of ostracods *Deefgella? pulchra* and *Longiscula? destorta* are described. Analysis of the stratigraphic distribution of ostracods of the Gryazno complex showed the similarity of many of its species with species from the same age Late Ordovician deposits of other regions of the Baltic region. In addition, single species of this assemblage are known in the sediments of the Polomet Horizon of the Moscow syncline.

Keywords: Ostracods, Upper Ordovician, Sandbian Stage, Idavere Regional Stage (C_{III}), Gryazno Formation, Leningrad Region

УДК 565.33:551.762.23

НЕКОТОРЫЕ НОВЫЕ ОСТРАКОДЫ ИЗ КЕЛЛОВЕЯ–НИЖНЕГО ОКСФОРДА РУССКОЙ ПЛИТЫ (РОДЫ САМПСЮТТЕРЕ ТРИЕБЕЛ И ПРОСЮТТЕРУРА ВХАТЛИ) И ИХ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

© 2022 г. Е. М. Тесакова^{a, b, *}, В. Б. Сельцер^{c, **}

^aМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

^bГеологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

^cСаратовский национальный исследовательский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, Саратов, 410012 Россия

*e-mail: ostracon@rambler.ru

**e-mail: seltservb@mail.ru

Поступила в редакцию 20.12.2021 г.

После доработки 21.02.2022 г.

Принята к публикации 21.02.2022 г.

Изучены остракоды родов *Camptocythere* Triebel и *Procytherura* Whatley из отложений нижнего и среднего келловоя опорного разреза ТЭЦ-5 (Саратовская обл.) и среднего келловоя–нижнего оксфорда опорного разреза Михайловцемент (Рязанская обл.). Проведена ревизия рода *Camptocythere*; из его состава исключены представители рода *Aparchitocythere* Swain et Peterson, который вновь рассматривается в качестве самостоятельного рода, и напротив, род *Palaeoloxoconcha* Dreyer впервые включается в качестве подрода. Описаны новые виды: *C. (Camptocythere) quinta* Tesakova, sp. nov., *C. (Palaeoloxoconcha) caudata* Tesakova, sp. nov. [с подвидами *C. (P.) caudata caudata* Tesakova, subsp. nov. и *C. (P.) caudata nuda* Tesakova, subsp. nov.], *C. (P.) gyazanica* Tesakova, sp. nov. и *Procytherura ipolitovi* Tesakova, sp. nov. В пределах Восточно-Европейской платформы (ВЕП) выделены две остракодовые зоны совместного распространения. В нижнем келловее (аммонитовая зона *Subpatruus*, биогоризонты *Subpatruus*–*Saratovensis*) Украины, Курской обл. и Поволжья выделена зона *A. milapovskiyi*–*P. cinicinnusa*. В нижнем келловее (аммонитовая зона *Subpatruus*, биогоризонт *Saratovensis*)–среднем келловее (зона *Jason*) Украины, Белоруссии, Центрально-Черноземной и Курской обл. и Среднего Поволжья выделена зона *Pg. wartae*–*Pl. kurskensis*. По эволюции подрода *C. (Palaeoloxoconcha)* предложены новые филозоны. Зона *C. (P.) bathonica* установлена в Северо-Западной Европе в верхнем байосе–бате. Зона *C. (P.) caudata* прослеживается на ВЕП (Белоруссия, Курская и Саратовская обл.) в нижнем келловее (зона *Subpatruus*, биогоризонт *Saratovensis*)–нижней части среднего келловоя (зона *Jason*). Зона *C. (P.) gyazanica* выделена в Рязанской обл. в верхней части среднего келловоя (зона *Coronatum*)–нижнем оксфорде (зона *Mariae*).

Ключевые слова: остракоды, новые виды, биостратиграфия, келловей, нижний оксфорд, Русская плита

DOI: 10.31857/S0031031X22050129

ВВЕДЕНИЕ

Многолетнее изучение юрских ракушковых раков Восточно-Европейской платформы (ВЕП) показало высокую насыщенность ими осадочных пород и возможность использования группы в биостратиграфии. К концу XX в. был накоплен солидный блок информации о систематическом составе остракодовой фауны Поволжья, Центрально-Черноземной области, Днепровско-Донецкой впадины, Общего Сырта, а также юго-западного (Донбасс) и юго-восточного (Эмбинский р-н, Мангышлак, Узбекистан) обрамлений

ВЕП (обзор соответствующей литературы см.: Тесакова, 2020). Последующее изучение остракоид на сканирующем микроскопе выявило необходимость ревизии старых таксонов (Тесакова, 2013а, б и др.) и открыло новые пути для классификации. В современных публикациях, наряду с описаниями новых видов из центральных районов ВЕП, Поволжья и Тимано-Печорской провинции (Колпенская, 1993; Tesakova, 2003 и др.), появилось большое число таксонов, оставленных в открытой номенклатуре (Тесакова, Сельцер, 2013; Tesakova, 2013 и др.). Их упоминание в составе

объемных зональных комплексов до последнего времени не создавало затруднений для биостратиграфии, поскольку юрская шкала по остракодам ВЕП состоит в основном из комплексных зон (Колпенская, 1999; Тесакова, 2014). Но разработка новых параллельных филогенетических шкал на основе эволюции разных родов (напр., Никитенко, 1994, 2009) повлекла за собой необходимость валидизировать стратиграфически значимые виды. Особое внимание уделялось остракодам из отложений, хорошо охарактеризованных аммонитами и расчлененных с точностью до био-горизонтов.

Одним из таких важных для стратиграфии разрезов – опорным для нижнего–среднего келловоя Среднего Поволжья – является обнажение ТЭЦ-5 (Саратовская обл.) с богатыми комплексами аммонитов (Попов и др., 2004; Митта, Сельцер, 2006; Gulyaev, Ippolitov, 2021) и микрофауной (Глинских и др., 2022). По распределению остракод в этом разрезе ранее было выделено четыре комплекса, предположительно, связанных с меняющимися экологическими условиями келловейского бассейна (Глинских и др., 2022), но также могущих иметь стратиграфическое значение. Для двух из них в качестве индексов были выбраны представители рода *Camptocythere* Triebel, 1950 потому, что по его эволюции ранее были реконструированы филолинии подродов *C.* (*Camptocythere*) Triebel, 1950 и *C.* (*Anabarocythere*) Nikitenko, 1994, легшие в основу филогенетических шкал нижней и средней юры для Западной Европы и Сибири (Triebel, 1950; Plumhoff, 1963; Никитенко, 1994, 2009). Анализ распространения камптоцитер из впервые рассматриваемой в настоящей работе филолинии подрода *C.* (*Palaeoloxosoncha*) Dreyer, 1967 может оказаться полезным для разработки региональных филозон в средней юре ВЕП.

В задачи настоящей статьи входит ревизия рода *Camptocythere*, описание некоторых новых камптоцитер (ранга вида и подвида) и одного представителя семейства *Cytheruridae* G.W. Mueller из нижнего и среднего келловоя разреза ТЭЦ-5 и среднего келловоя–нижнего оксфорда разреза Михайловцемент (Рязанская обл.). Другой задачей статьи является определение стратиграфического диапазона остракодовых комплексов, предложенных Е.М. Тесаковой (Глинских и др., 2022), и объема выделяемых камптоцитеровых филозон путем сопоставления с аммонитовыми биогоризонтами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для статьи послужили остракоды из отложений нижнего (аммонитовые зоны Sub-

patruus, Koenigi и Calloviense) и среднего (аммонитовая зона Jason) келловоя разреза ТЭЦ-5 (Саратовская обл.) (рис. 1), встреченные в семи из 24 образцов глин, отобранных в разные годы различными рабочими коллективами (Глинских и др., 2022); а также коллекции остракод из среднего келловоя–нижнего оксфорда (аммонитовые зоны *Coronatum–Mariae*) разреза Михайловцемент (Рязанская обл.) (Tesakova, Shurupova, 2018; настоящая работа). Микрофауна выделялась из проб стандартным методом (кипячением с содой с последующим промыванием в воде на ситах с ячейей 0.01 или 0.05 мм), а ее отбор производился под бинокюлярами Stemi 2000-C (Carl Zeiss) и Advance ICD (Bresser). Разрез ТЭЦ-5 оказался обременен остракодами, большей частью разрушившимися при выветривании и представленными единичными экземплярами немногих видов (в общей сложности 14 таксонами) на семи уровнях обнажения (рис. 1). Найденные виды, по-видимому, были доминантами в комплексах на соответствующих интервалах разреза.

Фотографирование производилось на сканирующих электронных микроскопах в ИГМ СО РАН (LEO-1430VP) и в кабинете приборной аналитики ПИН РАН (TESCAN VEGA-II XMU) (Глинских и др., 2022). Изображения всех таксонов остракод, изученных из разреза ТЭЦ-5, представлены на таблицах IV и V (см. вклейку); экземпляры из разреза Михайловцемент – на рис. 4.

Поскольку представители новых видов имеют широкое распространение за пределами стратотипической местности и уже определялись в открытой номенклатуре в нижнем келловее Гомельского р-на Белоруссии (Махнач, Тесакова, 2015) и Курской области (Tesakova, 2013), при написании статьи, кроме остракод из ТЭЦ-5 и Михайловцемента, использовались коллекции Е.М. Тесаковой, собранные в упомянутых регионах ранее (рис. 2).

Коллекции остракод из разреза ТЭЦ-5 хранятся в лаб. микропалеонтологии ИНГГ СО РАН под № ИНГГ ТЭЦ-5-О и на каф. региональной геологии и истории Земли МГУ под № МГУ ТЭЦ-5. На той же кафедре хранятся остракоды под №№ МГУ МС-2017 и МГУ МС2 (Рязанская обл., разрез Михайловцемент), МГУ 370 (Белоруссия, Гомельский р-н, скв. 792) и МГУ 300 (Курская обл., Фатежский р-н, скв. 4 и 7).

Для научных учреждений, упомянутых в настоящей статье, приняты следующие аббревиатуры: ГИН (Геологический ин-т РАН, Москва), ИНГГ (Ин-т нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск), ИГМ (Ин-т геологии и минералогии им. В.С. Соболева СО РАН, Новосибирск), МГУ (Москов-

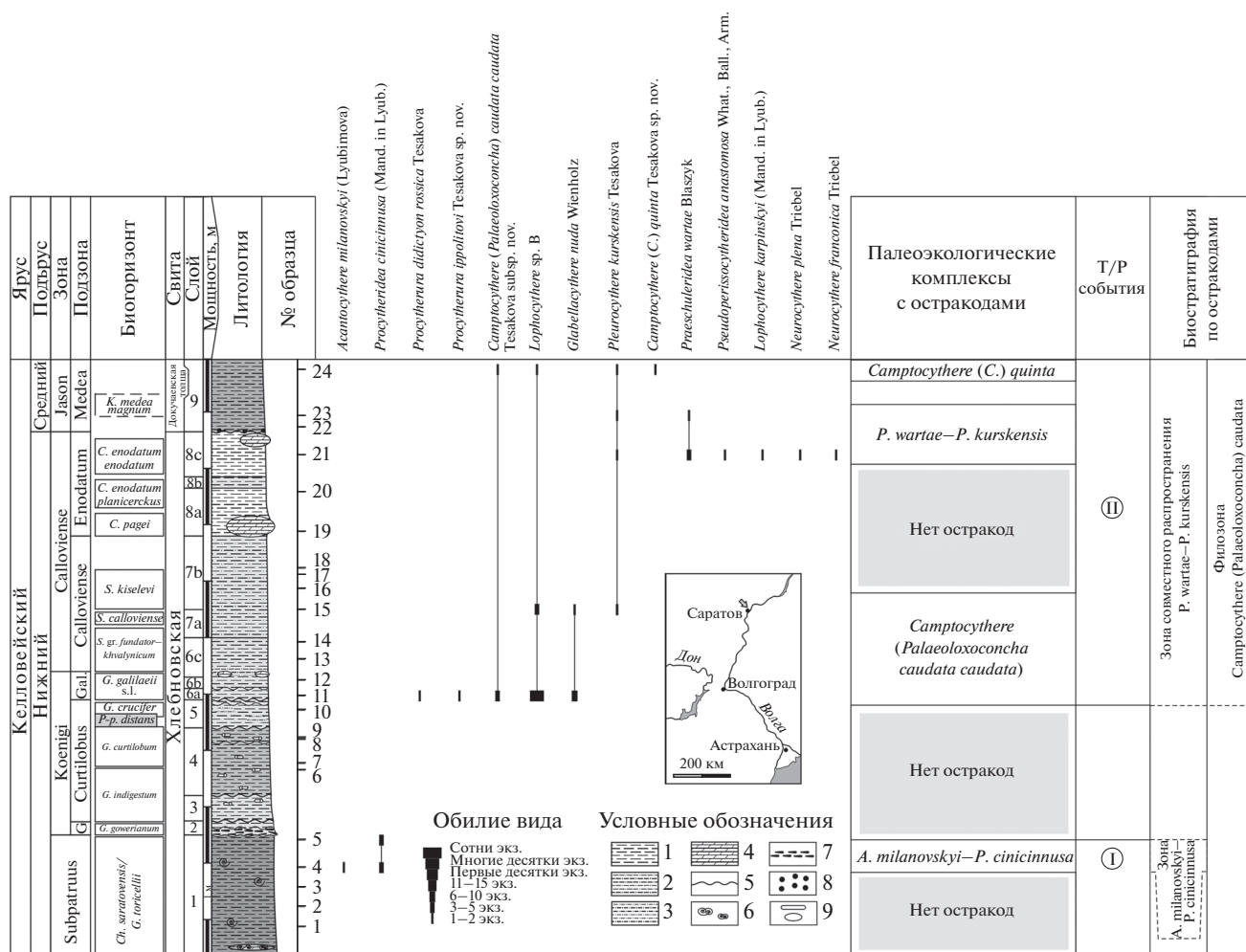


Рис. 1. Расчленение разреза ТЭЦ-5 по остракодам. Литологическая колонка, карта-схема с расположением разреза (отмечен стрелкой) и аммонитовая зональность приводится по (Gulyaev, Ippolitov, 2021, с добавлениями В.Б. Сельцера). Условные обозначения: 1 – глины, 2 – глины алевроитовые, 3 – алевроиты глинистые, 4 – мергели, 5 – размыты (перерывы в осадконакоплении), 6 – скопления раковинных остатков, 7 – скопления ростров белемнитов, 8 – фосфориты, 9 – линзы и конкреции. Римскими цифрами в кружках обозначены Т/Р циклиты, связанные с трансгрессией из: I – Бореального бассейна, II – Западной Европы.

ский государственный ун-т им. М.В. Ломоносова), ПИН (Палеонтологический ин-т им. А.А. Боросяка РАН, Москва).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Систематика надродовых таксонов принята по “Практическому руководству...” (1999) и приведена в соответствии с “Международным кодексом...” (2004), терминология различных элементов раковин остракод взята по “Практическому руководству...” (1989). Для обозначения измерений раковин приняты следующие сокращения: Д – длина, В – высота, Т – толщина раковины, Д/Т – отношение длины к высоте, ВПК – высота переднего конца, ВЗК – высота заднего конца, juv. – ювенильная особь.

**О Т Р Я Д PODOCOPIDA
ПОДОТ Р Я Д CYTHEROCOPINA
НА Д С Е М Е Й С Т В О PRAGONOCYTHEROIDEA
SYLVESTER-BRADLEY, 1948**

**СЕМЕЙСТВО PRAGONOCYTHERIDAE
SYLVESTER-BRADLEY, 1948**

ПОДСЕМЕЙСТВО PRAGONOCYTHERINAE SYLVESTER-BRADLEY, 1948

Род Camptocythere Triebel, 1950

Camptocythere: Triebel, 1950, с. 198; Лев, 1958, с. 41; Кашеvarова и др., 1960, с. 376; Howe, 1961, с. 257; Plumhoff, 1963, с. 41 [part.]; Никитенко, 1994, с. 51 [part.]; Практическое ..., 1999, с. 64 [part.].

Т и п о в о й в и д – *C. graecox* Triebel, 1950 из средней юры, нижнего аалена, аммонитовой зоны Oralinus Северо-Западной Германии (Triebel, 1950, с. 199, табл. 1, фиг. 1–10; табл. 2, фиг. 11, 12).

Д и а г н о з. Раковина среднего размера, субовальная (яйцевидная), умеренно выпуклая, с наибольшей толщиной в середине створки. При виде со спинной стороны контур раковины линзовидный, эллипсовидный или цилиндрический. Передний конец плавно закруглен, задний конец тоже плавно закруглен или округло-треугольный; у самок передний конец выше заднего, у самцов обратное соотношение. Спинной край левой створки прямой, у правой створки – выпуклый. Левая створка больше правой и охватывает ее по брюшному краю или по переднеспинному и заднеспинному углам, правая охватывает левую по спинному краю. Замок лофодонтный, краевые пластинчатые зубы правой створки слабо насечены: передний на три–четыре отдела, задний на четыре–пять, между ними расположен гладкий желобок. Отпечаток аддуктора в виде слабывпуклого к заднему концу вертикального ряда из четырех продолговатых рубцов. Порово-канальная зона умеренно широкая или узкая. Может быть развита краевая кайма. Поверхность гладкая, ямчатая или ячеистая, может нести мускульный бугорок. В заднебрюшной части створки (одной или обеих) могут быть развиты валики, бугорки или шипы. Поры простые и ситовидные. Половой диморфизм выражается в больших размерах раковин и более высоком заднем конце у самок.

В и д о в о й с о с т а в. Более 30 видов и подвигов в составе трех подродов: *C.* (*Camptocythere*) Triebel, 1950, *C.* (*Anabarcocythere*) Nikitenko, 1994 и *C.* (*Palaeoloxosoncha*) Dreyer, 1967 из нижней и средней юры (тоар–келловей) бореальной и суббореальной палеобиогеографических провинций Северного полушария (Канада, Западная и Восточная Европа, север Сибири) (Шарапова, 1940; Triebel, 1950; Лев, 1958, 1961, 1966; Plumhoff, 1963; Bate, Coleman, 1975; Riegraf, 1985; Nikitenko, 1994, 2009; Басов и др., 2009; Тесакова, Сельцер, 2013; Dietze et al., 2017, 2018; Tesakova, 2017; Franz et al., 2018; Wannemacher et al., 2021 и др.). Один вид, *C.* (*P.*) *gyazanica* Tesakova sp. nov., (из отложенных аммонитовых зон *Cozonatum–Mariae* в Рязанской обл.) проходит в верхнюю юру.

С р а в н е н и е. От наиболее похожего по форме раковины и лофодонтному замку рода *Aparchitocythere* Swain et Peterson, 1952 из верхней юры Сев. Америки (Кашеварова и др., 1960, с. 376; Howe et al., 1961, с. 290) отличается слабо насеченными (против гладких) краевыми зубами замка.

З а м е ч а н и я. Сравнение первоописания *Camptocythere* (где внимание акцентировалось на слабо насеченные краевые пластинчатые зубы замка; Triebel, 1950, с. 199) со всеми последующими описаниями этого рода (Кашеварова и др., 1960; Howe, 1961; Plumhoff, 1963; Nikitenko,

1994; Практическое ..., 1999) заставило нас пересмотреть его объем. Во-первых, из состава *Camptocythere* исключены представители рода *Aparchitocythere* Swain et Peterson, 1952, введенные туда Ф. Плюмовым (Plumhoff, 1963) и упомянутые в составе описываемого рода Б.Л. Никитенко (1994) и в “Практическом руководстве...” (1999), и восстановлен статус *Aparchitocythere* в качестве самостоятельного рода. Во-вторых, в состав рода *Camptocythere* в качестве подрода нами включена группа видов, обладающих всеми соответствующими родовыми признаками, но ранее выделявшихся в самостоятельный род *Palaeoloxosoncha* Dreyer, 1967 (см. ниже).

Кроме того, новые виды из подрода *C.* (*Palaeoloxosoncha*) расширяют стратиграфический диапазон рода до низов верхней юры (нижнего оксфорда).

Во всех публикациях, упомянутых в синонимике [кроме Никитенко (1994), с первоописанием подрода *C.* (*Anabarcocythere*)], содержится описание морфологии и скульптуры раковин камптоцитер, относящихся только к номинативному подроду. Поэтому в настоящей статье приводится обновленный диагноз рода, учитывающий морфологические особенности всех подродов, а также содержащий актуализированную информацию об их видовом составе, стратиграфическом и географическом распространении.

Подрод *Camptocythere* (*Camptocythere*) Triebel, 1950

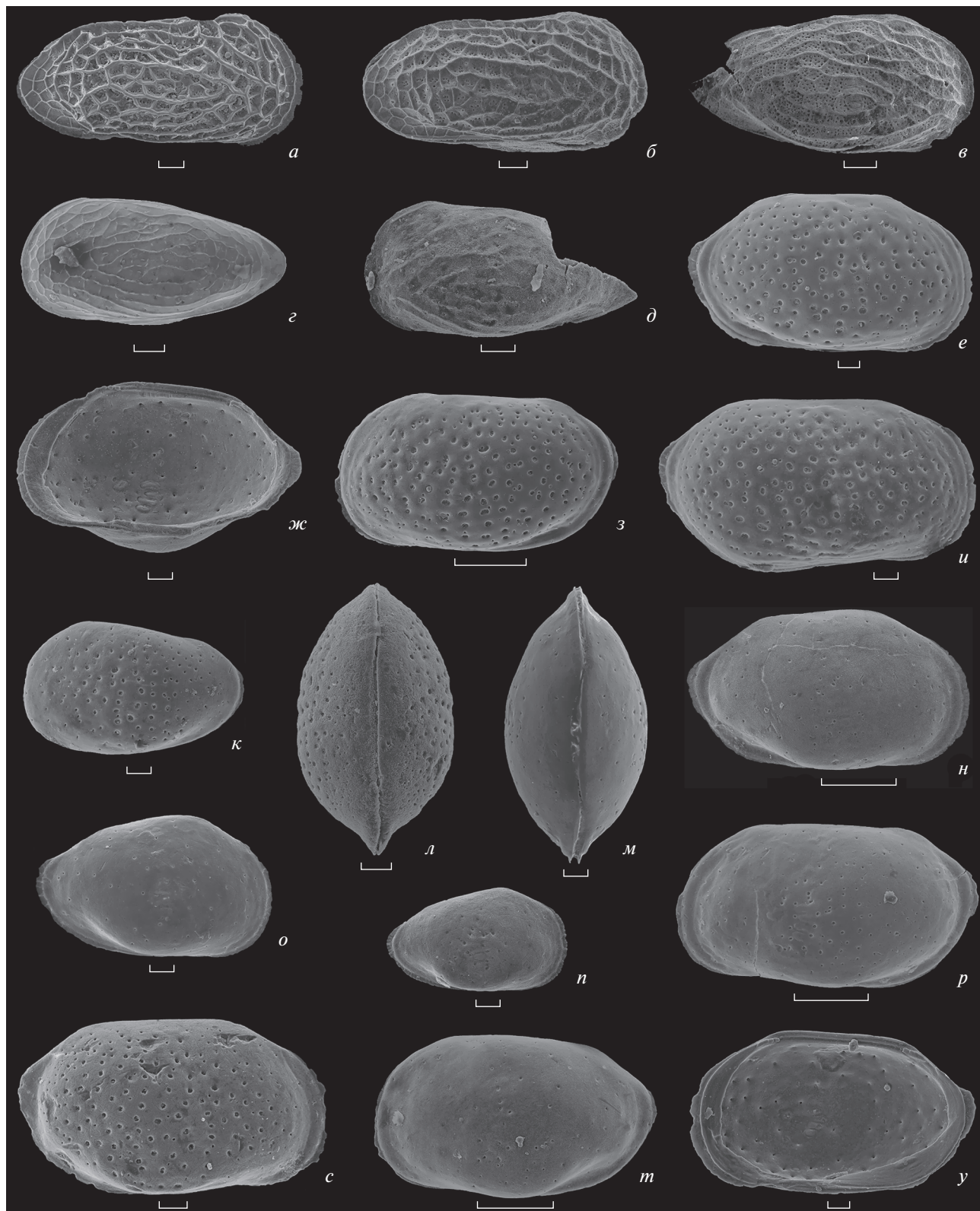
Camptocythere (*Camptocythere*): Никитенко, 1994, с. 51 [part.].

Т и п о в о й в и д – как у рода *Camptocythere*.

Д и а г н о з. Наиболее полно и детально этот подрод описан Е. Трибелем (Triebel, 1950) и О.М. Лев (1958). Общая форма раковины, замок, мускульные отпечатки, порово-канальная зона и поры на боковой поверхности стенки – как у рода в целом. К особенностям подрода относятся: передний и задний концы закруглены одинаково плавно, поверхность створок гладкая или ямчатая.

В и д о в о й с о с т а в. Более 20 видов, относящихся к номинативному подроду, известны из нижней–средней юры (нижний тоар–келловей) Северного полушария: Западной Европы (Triebel, 1950; Plumhoff, 1963; Bate, Coleman, 1975; Riegraf, 1985 и др.), Северной Сибири (Шарапова, 1940; Лев, 1958, 1961, 1966; Никитенко, 1994, 2009 и др.), Канады (Nikitenko, Mickey, 2004 и др.), Баренцевоморского шельфа и Притиманья (Лев, Кравец, 1982; Атлас ..., 1995; Басов и др., 2009; Унифицированная ..., 2012), а также ВЕП (Shururova, Tesakova, 2017; Тесакова и др., 2020).

С р а в н е н и е. От подрода *C.* (*Anabarcocythere*), сходного по округлой форме заднего конца, отличается отсутствием на створках ши-



пов, бугорков или валиков, присущих только анабароцитерам. От *S.* (*Palaeoloxosoncha*), представители которого также обладают гладкой или ям-

чатой поверхностью раковин, отличается плавно закругленным задним концом против округло-треугольного у палеолоксоконх.

Camptocythere (Camptocythere) quinta Tesakova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 14–16

Camptocythere (С.) sp. 1: Глинских и др., 2022, табл. 2, фиг. 6.

Название вида *quinta* лат. — пятая, по типовому местонахождению, разрезу ТЭЦ-5.

Голотип — МГУ ТЭЦ-5-17, левая створка ювенильной особи; Саратовская обл., разрез ТЭЦ-5, обр. 24; средний келловей, аммонитовая зона Jason, подзона Medea (табл. IV, фиг. 14, 16).

О п и с а н и е. Раковина средних размеров, эллипсоидная (яйцевидная), умеренно выпуклая, выполаживается к переднему концу более плавно, чем к заднему. Левая створка больше правой и охватывает ее по передне- и заднеспинному углам и (незначительно) по брюшному краю. Наибольшая длина чуть выше середины высоты, наибольшая высота в передней трети раковины, наибольшая толщина в заднебрюшной части. Спинной край прямой, брюшной слабовыпуклый, и они конвергируют к заднему концу. Передний и задний концы симметричные, равномерно дугообразно закруглены, с брюшным краем сопрягаются плавно, в спинной край переходят через неясные тупые углы; задний конец ниже переднего и уплощен отчетливо. Поры простые и ситовидные. Поверхность створки ямчатая; размер ямок уменьшается на периферии; различаются ямки трех скульптурных типов (располагаются поштучно, выстраиваются в ряды и группируются розетками).

Размеры в мм:

	Д	В
Голотип МГУ ТЭЦ-5-17 (juv.)	0.34	0.21
Экз. МГУ ТЭЦ-5-16 (juv.)	0.33	0.20

Изменчивость. Незначительно выражается в большем (табл. IV, фиг. 16) или меньшем (табл. IV, фиг. 15) размере ямок. Половую и возрастную изменчивость проследить не удалось.

Сравнение. От видов с ВЕП, наиболее сходных по форме раковины и ямчатой скульптуре с аналогичными скульптурными типами — *С. (С.) lateres* Tesakova et Shurupova из верхнего байоса и нижнего бата Саратовской обл. (Shurupova, Tesakova, 2017, с. 127, табл. 1, фиг. 1–4; табл. 2, фиг. 1–9; табл. 3, фиг. 1–3) и нижнего бата Пензенской обл. (рабочие коллекции Тесаковой из трех скважин и разреза Плетневского карьера), а также от *С. (С.) angustius* Tesakova et Shurupova из верхнего байоса Саратовской обл. (Shurupova, Tesakova, 2017, с. 129, табл. 2, фиг. 10–15) отличается более округлым и симметричным задним концом и гораздо меньшим числом ямок, далеко отстоящих друг от друга (в отличие от густо расположенных ямок у сравниваемых видов). От другого ямчатого вида, *С. (С.) scrobiculataformis* Nikitenko, распространенного в Сибири и на Баренцевоморском шельфе в бате и нижнем келловее (Nikitenko, 1994, с. 51, табл. 1, фиг. 16–19; 2009, табл. 0–4, фиг. 11–15, табл. 0–5, фиг. 1) и мигрировавшего на ВЕП в раннем келловее в фазе Subpatruus (Тесакова и др., 2020, рис. 3), отличается скульптурой: существенно меньшим числом ямок и их группировкой в скульптурные типы.

З а м е ч а н и я. Поскольку в материале авторов имелись только ювенильные экземпляры, полностью развитую порово-канальную зону наблюдать не удалось. Также и замок был развит не полностью: на левой створке различается трехчленное подразделение переднезубной ямки и четырехчленное — задней, что свойственно представителям А-1 и А-2 (две предпоследние ювенильные стадии) *С. (С.) lateres* и *С. (С.) angustius* (Shurupova, Tesakova, 2017).

Судя по весьма сходной скульптуре и деталям замка, *С. (С.) quinta* Tesakova, sp. nov. являлся потомком *С. (С.) lateres*, который мог проникнуть на ВЕП с позднебайосской трансгрессией только из Западной Европы, а не потомком северосибирского *С. (С.) scrobiculataformis* — более подходящего в качестве предка из-за времени миграции

Рис. 2. Остракоды: а–д — *Procytherura ippolitovi* Tesakova, sp. nov.: а — экз. МГУ, № 300-Kusk-199, пс самки, скв. 7, гл. 134 м [= *Procytherura pleuraperiosus* in: Tesakova, 2013, табл. 5, фиг. 14]; б — экз. МГУ, № 370-Belov-1-25, ц.р. самки справа [= *Procytherura pleuraperiosus* in: Махнач, Тесакова, 2015, табл. 1, фиг. 10]; в–д — [= *Procytherura tenuicostata* in: Махнач, Тесакова, 2015]: в — экз. МГУ, № 370-Belov-1-141, пс juv., г — экз. МГУ, № 370-Belov-2-14, цр juv. слева (Махнач, Тесакова, 2015, табл. 1, фиг. 15, 16), д — экз. МГУ, № 370-Belov-1-130, обл. лс juv.; е–л, с — *Camptocythere (Palaeoloxosconcha) caudata caudata* Tesakova, sp. et subsp. nov.: е — голотип МГУ, № 300-Ку-1-31, пс самки, скв. 7, гл. 137 м; ж — экз. МГУ, № 300-Kusk-131, пс самки изнутри, скв. 4, гл. 125 м; з — экз. МГУ, № 300-Ку-1-32, лс самки, скв. 7, гл. 137 м; и — экз. МГУ, № 300-Kusk-179, пс самца, скв. 7, гл. 131 м; к — экз. МГУ, № 300-Ку-1-37, лс juv., скв. 7, гл. 137 м; л — экз. МГУ, № 370-Belov-1-32, цр juv. со спинной стороны; м — экз. МГУ, № 370-Belov-1-52, пс самца; н–р, т, у — *С. (Р.) caudata nuda* Tesakova, sp. et subsp. nov.: м — экз. МГУ, № 300-Kusk-124, цр juv. со спинной стороны, скв. 4, гл. 124 м; н — голотип МГУ, № 300-Ку-2-90, пс самки, скв. 7, гл. 138 м; о — экз. МГУ, № 300-Kusk-125, пс juv., скв. 4, гл. 124 м; п — экз. МГУ, № 300-Kusk-179, пс самца, скв. 7, гл. 138 м; р — экз. МГУ, № 300-Ку-2-89, лс самца, скв. 7, гл. 138 м; т — экз. МГУ, № 300-Ку-2-88, лс самки, скв. 7, гл. 138 м; у — экз. МГУ, № 300-Kusk-90, пс самки изнутри, скв. 4, гл. 119 м. Экз. на фиг. б–д, л, с происходят из нижнего келловоя, остракодовая зона *P. wartae*–*P. kurskensis*, скв. 792, Гомельский р-н Белоруссии (Махнач, Тесакова, 2015). Экз. на фиг. а, е–к, м–р, т, у из нижнего келловоя, остракодовая филозона *Palaeocytheridea parabakivovi*, интервал-зона *P. wartae*–*P. kurskensis* Курской обл. (Tesakova, 2013). Длина шкалы на фиг. а–ж, и–м, о, п, с, у составляет 30 мкм; на фиг. з, н, р, т — 100 мкм.

на ВЕП, но морфологически отстоящего гораздо дальше (рис. 3). Между последними представителями *C. (C.) lateres* из нижнего бата (зона *Besnoso-vi*) (Shurupova, Tesakova, 2017) и первыми экземплярами *C. (C.) quinta* sp. nov. имеется большой hiatus (почти весь бат и весь нижний келловей), что ставит под вопрос их прямое родство. Также пока нет ясности с прямыми предками *C. (C.) lateres*, поскольку между его появлением на ВЕП и наиболее близким по морфологии подвидом *C. (C.) foveolata foveolata* Triebel из нижнего и нижней части верхнего аалена Западной Европы (Triebel, 1950; Plumhoff, 1963; Никитенко, 2009, рис. 155) тоже существует большой стратиграфический перерыв. Тем не менее, предлагается следующая филогенетическая линия: *C. (C.) foveolata foveolata* ($J_2a_{1-2}^1$) → ? → *C. (C.) lateres* (J_2b_3 -bt₁) → ? → *C. (C.) quinta* sp. nov. ($J_2cl_2^1$), где вопросительным знаком показаны предполагаемые, но неизвестные пока, ее члены.

Материал. Две створки хорошей сохранности из типового местонахождения.

Подрод *Camptocythere* (*Palaeoloxoconcha*) Dreyer, 1967

Palaeoloxoconcha: Dreyer, 1967, с. 53.

Типовой вид – *Palaeoloxoconcha bathonica* Dreyer, 1967 из верхнего байоса (верхи зоны *Parkinsoni*) и бата (зоны *Wuerttembergica* – *Aspidoides*) Сев. Германии (Dreyer, 1967, с. 54, табл. 1, фиг. 1–3).

Диагноз. Габитус раковины, соотношение створок, мускульные отпечатки и порово-канальная зона как у рода. Замок: передний зуб рассечен на три части, задний – на четыре (рис. 2, ж, у). Передний конец плавно закруглен, задний конец округло-треугольного очертания. Развита широкая краевая кайма, обычно лучше сохраняющаяся на заднем конце. Поверхность створок гладкая или ямчатая. Поры простые и ситовидные.

Видовой состав. *C. (P.) bathonica* (Dreyer, 1967) из терминального байоса (зона *Parkinsoni*) – бата (зоны *Wuerttembergica*–*Aspidoides*) Сев. Германии (Dreyer, 1967, с. 54, табл. 1, фиг. 1–3), *C. (P.) caudata* Tesakova, sp. nov. (с двумя подвидами) из нижнего келловя (зона *Subpatruus*) – нижней части среднего келловя (зона *Jason*) ВЕП (Tesakova, 2013; Махнач, Тесакова, 2015; настоящая работа), а также *C. (P.) guazanica* Tesakova, sp. nov. из верхней части среднего келловя – нижнего оксфорда (зоны *Coronatum*–*Mariae*) Рязанской обл. (Тесакова и др., 2017; Tesakova, Shurupova, 2018).

Сравнение. От номинативного подрода и *C. (Anabarcocythere)* отличается округло-треугольным задним концом. От подрода *C. (Anabarcocythere)* также отличается отсутствием заднебрюшных шипов, бугорков или валиков.

З а м е ч а н и я. Среди келловейских остракод ВЕП Тесаковой были выделены необычные камптоцитеры, которые она считала эндемиками, не связанными родством ни с западноевропейскими, ни с арктическими/сибирскими фаунами, и долгое время оставляла в открытой номенклатуре как “*Camptocythere* sp. A ssp. B” и “*C. sp. A ssp. A*” или просто “*Camptocythere* sp.” (для таксонов из нижнего келловя; Tesakova, 2013; Махнач, Тесакова, 2015), и как “*Camptocythere* sp. A” (для таксона из среднего–верхнего келловя; Тесакова и др., 2017; Tesakova, Shurupova, 2018). Первоначально планировалось выделить новый подрод с двумя новыми видами (они описаны в настоящей статье, один – с двумя подвидами), которые составляли бы короткую доказанную филолинию. Но в литературе удалось выявить более раннего представителя той же филолинии – *C. (P.) bathonica* (Dreyer, 1967) (по которому Э. Драйер описала новый род *Palaeoloxoconcha*), поэтому новые виды Тесаковой должны быть отнесены к тому же надвидовому таксону. Однако самостоятельность *Palaeoloxoconcha* как рода была нами подвергнута сомнению, поскольку представители этой филолинии обладают всеми основными родовыми признаками *Camptocythere* (как то: размер и габитус раковины, перекрытие створок, строение замка, поверхностных пор, порово-канальной зоны и мускульных отпечатков). Тем не менее, таксон *Palaeoloxoconcha* целесообразно сохранить, поскольку его представители объединены родственными связями предок–потомок (что отвечает эволюции самостоятельной филолинии внутри рода) и хорошо отличаются от других камптоцитер по форме заднего конца.

***Camptocythere* (*Palaeoloxoconcha*) *caudata* Tesakova, sp. nov.**

Табл. IV, фиг. 12, 13

Название вида – по форме заднего конца, напоминающего каудальный (хвостовой) отросток; *cauda* *лат.* – хвост.

Голотип – МГУ 300-Ку-1-31, правая створка самки; Курская обл., скв. 7, гл. 137 м; нижний келловей, остракодовая зона *P. wartae*–*P. kurskensis* (рис. 2, е).

Описание (рис. 2, е–у). Раковина средних размеров, умеренно выпуклая, равномерно выполаживается к переднему и заднему концам, оба конца уплощены (рис. 2, л, м). По свободному краю развита кайма, которая лучше сохраняется на переднем и заднем концах. Наибольшая длина расположена на середине высоты створки; наибольшая высота одинаковая на переднем и заднем концах у раковин самок и больше на заднем конце у раковин самцов; наибольшая толщина находится посередине брюшной стороны. Левая створка больше правой и охватывает ее на перед-

Ярус	Подъярус	Распространение некоторых представителей рода <i>Camptocythere</i> Triebel, 1950				Зоны по эволюции камптоцифер палеолоксоконх (настоящая работа)
		В Западной Европе (аммонитовые зоны по Унифицир. ..., 2012)	На ВЕП (аммонитовые зоны по Гуляев, Ипполитов, 2013; Гуляев, 2015, 2019)	<i>C. (Camptocythere)</i> Triebel, 1950	<i>C. (Palaeoloxoconcha)</i> Dreyer, 1967	
Оксф.	Н	Mariae	Mariae			
Келловей	Верхний	Lamberti	Lamberti			<i>C. (P.) ryazanica</i>
		Athleta	Athleta			
	Средний	Coronatum	Coronatum			<i>C. (P.) caudata</i>
		Jason	Jason			
	Нижний	Calloviense	Calloviense			<i>C. (P.) bathonica</i>
		Koenigi	Koenigi			
Herveyi		Subpatruus Elatmae				
Бат	Верхний	Discus				<i>C. (P.) bathonica</i>
		Orbis				
		Hodsoni				
	Средний	Morrisi				
		Subcontractus				
		Progracilis				
Нижний	Tenuiplicatus					
	Zigzag	Ishmae Besnosovi				
Байос	Верхний	Parkinsoni	Michalskii			
		Garantiana				
		Niortense				
	Нижний	Humphriesianum				
		Propinquans				
		Laeviuscula				
Аален	Верхний	Concavum				
		Bradfordensis				
		Murchisonae				
Тоар	Верхний	Opalinum				
		Aalensis				
		Levesquei				
		Thouarsense				
	Нижний	Variabilis				
		Bifrons				
		Falciferum				
		Tenuicostatum				

Рис. 3. Реконструкция филолиний изученных камптоцифер. Территория Северо-Западной Европы выделена серым цветом, территория Восточно-Европейской платформы – белым. Синими стрелками показаны миграции камптоцифер на ВЕП из Западной Сибири и Баренцевоморского шельфа, красными – из Северо-Западной Европы. Сплошной чертой показано достоверное распространение вида.

неспинном и заднеспинном углах; правая створка незначительно охватывает левую в средней части спинного края. Спинной край прямой на левой створке и слабовыпуклый на правой; брюшной край прямой, вогнут посередине створки ближе к переднему концу. Передний конец равномерно дугообразно закруглен, слабо скошен сверху (на правых створках сильнее), в брюшной край переходит плавно, а в спинной край через неясный уступ. Задний конец одной высоты с передним у самок и выше переднего конца у самцов, округло-треугольной формы; сильнее, чем передний, скошен сверху, а за счет каймы производит впечатлительные приподнятого кверху.

Замок и мускульные отпечатки типичны для подрода, порово-канальная зона широкая, поры простые и ситовидные. Поверхность ямчатая или гладкая.

Средние размеры в мм:

	Д	ВПК	ВЗК	Д/В
Самки	0.33–0.38	0.20–0.22	0.18–0.21	1.7–1.9
Самцы	0.32–0.40	0.16–0.20	0.18–0.22	1.8–1.9

Изменчивость. Довольно сильно варьируют размеры раковин у взрослых представитель. Треугольный контур заднего конца может меняться от более длинного, заостренного и приподнятого кверху до укороченного, округлого и симметричного.

Возрастная изменчивость. В зависимости от возрастной стадии экземпляра закономерно изменяется отношение длины к высоте (при взрослении оно уменьшается). Высота заднего конца раковин ювенильных экземпляров всегда ниже переднего, поэтому спинной и брюшной края у них отчетливо конвергируют к заднему концу, в то время как на раковинах взрослых особей они приблизительно параллельны из-за примерно одинаковой высоты концов (табл. IV, фиг. 13; рис. 2, к, о, п).

Половая изменчивость. Высота и выпуклость заднего конца самцов (рис. 2, и, р, с) превышают те же параметры у самок (рис. 2, е–з, н, т, у): если наибольшая толщина раковины самок находится посередине брюшной стороны, то у самцов – в заднебрюшной части створки, что свидетельствует о наличии зенкерова органа. Поскольку размерный разброс как у самок, так и у самцов довольно велик, самым надежным критерием различения полов является соотношение высоты переднего (ПК) и заднего (ЗК) концов: у самок всегда $ПК > ЗК$, у самцов всегда $ПК < ЗК$.

Сравнение. От весьма похожего по очертаниям раковины и ямчатой скульптуре вида *C. (P.) bathonica* (Dreyer, 1967) из верхнего байоса (верхи зоны Parkinsonia) и бата (зоны Wuerttembergica–Aspidoides) Северной Германии (Dreyer, 1967, с. 54, табл. 1, фиг. 1–3) отличается меньши-

ми размерами, более низким и длинным задним концом, более скошенным сверху, а также менее плотным расположением ямок, которые к тому же уменьшаются в размерах к периферии. От другого сходного вида *C. (P.) guazanica* Tesakova, sp. nov. из среднего келловея – нижнего оксфорда (зоны Coronatum–Mariae) разреза Михайловцемент Рязанской обл. (рис. 4), отличается большими размерами и параллельными спинным и брюшными краями.

Видовой состав. Два подвида: *C. (P.) caudata caudata* Tesakova, subsp. nov. и *C. (P.) caudata nuda* Tesakova, subsp. nov.

З а м е ч а н и я. (1) Различия между сравниваемыми видами описывают эволюцию путем педоморфоза от *C. (P.) bathonica* (верхний байос–бат Западной Европы) через *C. (P.) caudata* sp. nov. (нижний и нижняя часть среднего келловея ВЕП) к *C. (P.) guazanica* sp. nov. (верхняя часть среднего келловея–нижний оксфорд ВЕП). Во-первых, размеры каждого следующего вида уменьшаются относительно таковых у предка. Во-вторых, со временем растет отношение ВПК/ВЗК, что приводит к “омоложению” контура створок у каждого последующего вида (наклон спинного и брюшного краев к заднему концу увеличивается, что наблюдается на ранних стадиях онтогенеза у всех остракод). Количество и размер ямок на поверхности створок также уменьшается от предка к потомкам, что свойственно онтогенезам видов *C. (P.) caudata* sp. nov. и *C. (P.) guazanica* sp. nov. (чем младше возрастная стадия, тем меньше число и размер ямок, и выше тенденция к их измельчанию на периферии створки). В геологической летописи значимые гиагусы между этими тремя видами не наблюдаются (рис. 3). Все перечисленное позволяет считать последовательность из трех видов *C. (P.) bathonica* → *C. (P.) caudata* sp. nov. → *C. (P.) guazanica* sp. nov. единой филолинией, и по первому появлению в летописи каждого из этих таксонов установить нижние границы соответствующих филозон.

(2) Поскольку в коллекциях Тесаковой нет экземпляров, демонстрирующих постепенный переход между ямчатыми и почти гладкими морфами [которые ниже описаны как подвиды *C. (P.) caudata caudata* subsp. nov. и *C. (P.) caudata nuda* subsp. nov.], их нельзя считать единым видом с широкой изменчивостью. С другой стороны, обе морфы наблюдались в нижнем келлоеве в одной и той же биофации А, как правило, в одних и тех же образцах (Tesakova, 2013, рис. 2, 5). Они характеризовали один и тот же временной интервал, хорошо распознаваемый по ним на большой территории ВЕП, вследствие чего породы, насыщенные экземплярами вида *C. (P.) caudata* sp. nov. (s.l.), ранее выделялись в слои с *P. wartae*–*P. kurskensis* (см. раздел Биостратиграфия). При этом в образ-

цах присутствовали либо обе морфы, с отчетливым доминированием одной из них, либо какая-нибудь одна с высоким обилием, что позволяет судить о нюансах палеоэкологии, интерпретировать эти две морфы как экологический полиморфизм и описывать в ранге подвида.

Распространение. Нижний келловей, аммонитовая зона Subpatruus, биогоризонт Saratovensis – средний келловей, нижняя часть аммонитовой зоны Jason, подзона Medea; остракодовая зона P. wartae–P. kurskensis; остракодовая филозона C. (P.) caudata; Белоруссия, Курская и Саратовская обл.

Camptocythere (Palaeoloxoconcha) caudata caudata Tesakova, subsp. nov.

Табл. IV, фиг. 12, 13

Camptocythere sp. A ssp. B: Tesakova, 2013, табл. 6, фиг. 2.

Camptocythere sp.: Махнач, Тесакова, 2015, табл. 2, фиг. 7, 9, 11, 12 (non табл. 2, фиг. 8).

Camptocythere (P.) sp. A ssp. B sensu Tesakova, 2013: Глинских и др., 2022, табл. 2, фиг. 5.

Название подвида caudata lat. – хвостатая.

Голотип – как у вида.

Описание (рис. 2, e–л, с). Габитус раковины, общие очертания обеих створок, замок, мускульные отпечатки, зона сращения, краевая кайма и строение пор как у вида. Поверхность створок покрыта многочисленными некрупными ямками, на дне которых расположены ситовидные поры (рис. 2, e, з–к, с). Наиболее крупные из ямок выстраиваются в два параллельных субвертикальных ряда, оконтуривающих отпечатки аддуктора; эти ряды слабо выгибаются к заднему концу, расположены вблизи центра створки и лучше всего заметны на ювенильных экземплярах (табл. IV, фиг. 13). Ямки в передней половине створки группируются в неясные ряды, пересекающие ее наискось по направлению к нижней части переднего края; в задней половине – в неясные субвертикальные ряды с тенденцией выгибаться в сторону заднего края (рис. 2, з, с). Размер ямок уменьшается на периферии, где они выстраиваются в ряды параллельно свободному краю, что воспринимается как тонкая слабая ребристость по контуру створки (рис. 2, e, з, и).

Размеры в мм:

	Д	ВПК	ВЗК	Т	Д/В
Голотип МГУ 300-Ку-1-31 (самка)	0.38	0.21	0.19	–	1.8
Экз. МГУ ТЭЦ-5-27 (самка)	0.38	0.22	0.20	–	1.7
Экз. МГУ ТЭЦ-5-26 (juv.)	0.33	0.20	0.15	–	1.7

	Д	ВПК	ВЗК	Т	Д/В
Экз. МГУ 300-Kusk-131 (самка)	0.33	0.20	0.18	–	1.7
Экз. МГУ 300-Ку-1-32 (самка)	0.38	0.22	0.21	–	1.7
Экз. МГУ 300-Ку-1-37 (juv.)	0.27	0.15	0.11	–	1.8
Экз. МГУ 370-Belor-1-32 (juv.)	0.26	–	–	0.15	–
Экз. МГУ 300-Kusk-179 (самец)	0.36	0.17	0.19	–	1.9
Экз. МГУ 370-Belor-1-52 (самец)	0.32	0.16	0.18	–	1.8
Среднее (самцы)	0.32–0.36	0.16–0.17	0.18–0.19	–	1.8–1.9
Среднее (самки)	0.33–0.38	0.20–0.22	0.18–0.21	–	1.7–1.8

Изменчивость у взрослых представителей проявляется в размерах ямок от более крупных (рис. 2, и) до более мелких (рис. 2, с) и отчетливости рядов. Ямки могут быть развиты по всей поверхности створки равномерно (рис. 2, e–и, с) или концентрироваться в ее центральной части, как это свойственно молодым экземплярам (табл. IV, фиг. 12, 13; рис. 2, к). На ювенильных раковинах число и размер ямок возрастает с каждой линькой; сначала на поверхности появляются поры, с возрастом они погружаются на дно ямок. Возрастная и половая изменчивость как у вида.

Сравнение. От подвида C. (P.) caudata nuda Tesakova, subsp. nov. отличается ямчатой скульптурой.

Распространение. Как у вида.

Материал. 190 створок ювенильных и взрослых особей самок и самцов хорошей и прекрасной сохранности из нижнего келловя, остракодовая зона P. wartae–P. kurskensis, Курская обл. (рис. 2, e–к; Tesakova, 2013, рис. 2, 5); девять створок самок, самцов и ювенилов из нижнего келловя, аммонитовые зоны Subpatruus (биогоризонт Saratovensis) и Koenigi, подзоны Gowerianus (биогоризонт K. g. gowerianus) и Curtilobus [биогоризонт K. (G.) indigestus] Курской обл. (рабочие коллекции Тесаковой; датирование по: Тесакова и др., 2009); 12 створок разных возрастных поколений обоих полов из нижнего келловя, зона P. wartae–P. kurskensis, Белоруссия (рис. 2, л, с; Махнач, Тесакова, 2015, рис. 2); пять створок ювенильных особей разных возрастов хорошей сохранности из нижнего келловя, аммонитовая зона Koenigi, подзона и биогоризонт K. galilaeii и среднего келловя, зона Jason, подзона Medea, Саратовская обл. (табл. IV, фиг. 12, 13; рис. 1).

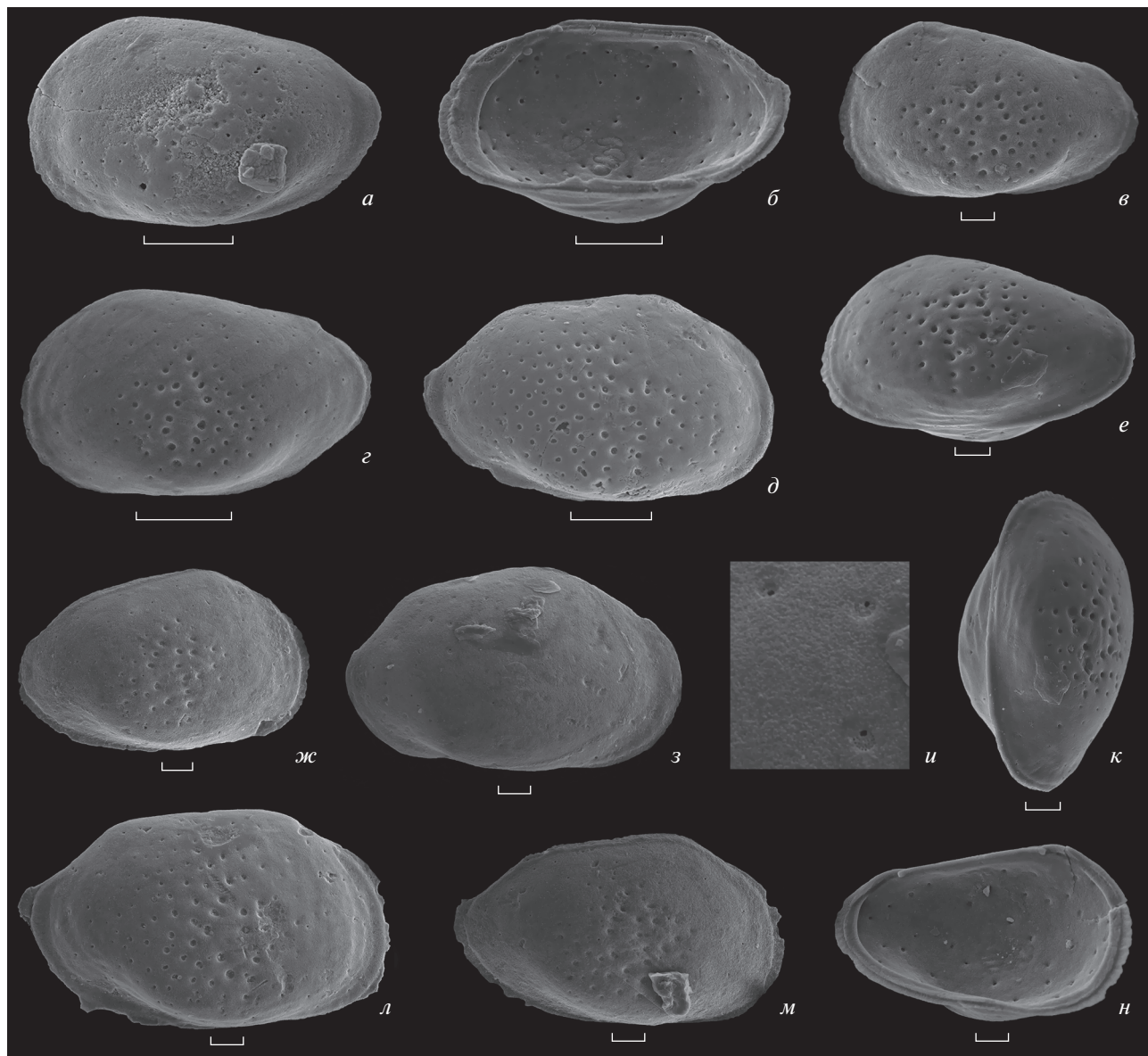


Рис. 4. *Camptocythere (Palaeoloxoconcha) ryazanica* Tesakova, sp. nov.: *a* – экз. МГУ, № МС2-1-120, лс самки, зона Lambertii, подзона Henrici, обр. 93; *b* – экз. МГУ, № МС2-1-196, пс самки изнутри, обр. 74; *в* – экз. МГУ, № МС-2017-23, лс juv., обр. 40; *г* – экз. МГУ, № МС-2017-69, лс самки, обр. 71; *д* – экз. МГУ, № МС-2017-103, пс самки, обр. 41; *е*, *к* – экз. МГУ, № МС2-1-104, пр juv., обр. 41; *е* – слева, *к* – с брюшной стороны; *жс* – экз. МГУ, № МС2-149, пс juv., обр. 13; *з*, *и* – экз. МГУ, № МС2-54, пс самки, зона Coronatum, подзона и биогоризонт Grossouvrei, обр. 8: *з* – снаружи, *и* – ситовидные поры; *л* – голотип МГУ, № МС-309, пс самки, обр. 12; *м* – экз. МГУ, № МС2-147, пс juv., обр. 13; *н* – экз. МГУ, № МС2-1-23, лс juv. изнутри, обр. 40. Все изображенные остракоды происходят из среднего и верхнего келлового разреза Михайловцемент Рязанской области. Положение образца в разрезе для фиг. *жс–и*, *л*, *м* см. в: (Тесакова и др., 2017, рис. 3), для фиг. *а–е*, *к*, *н* – см. в: (Степанов и др., 2017, рис. 3–5). Остракоды на фиг. *б*, *г*, *жс*, *л*, *м* происходят из аммонитовой зоны Athleta, подзоны Propiaea; на фиг. *в*, *д*, *е*, *к*, *н* – из зоны Athleta, подзоны Phaeinum. Длина шкалы для фиг. *а*, *б*, *г*, *д* составляет 100 мкм; для фиг. *в*, *е–з*, *к–н* – 30 мкм.

***Camptocythere (Palaeoloxoconcha) caudata nuda* Tesakova, subsp. nov.**

Camptocythere sp. A ssp. A: Tesakova, 2013, табл. 6, фиг. 1.

Camptocythere sp.: Махнач, Тесакова, 2015, табл. 2, фиг. 8 (поп табл. 2, фиг. 7, 9, 11, 12).

Название подвида *nuda* лат. – голая.

Голотип – МГУ-300-Ку-2-90, правая створка самки; Курская обл., скв. 7, пл. 138 м; нижний

келловой, остракодовая зона *P. wartae*–*P. kurskensis* (рис. 2, *н*).

Описание (рис. 2, *м–р*, *т*, *у*). Габитус раковины, общие очертания обеих створок, замок, мускульные отпечатки, зона сращения, краевая кайма и строение пор как у вида. Поверхность створок воспринимается в отраженном свете лишенной скульптуры, гладкой. Однако на скани-

рующем микроскопе видны мелкие поры, расположенные в том же порядке, как у подвида *C. (P.) caudata caudata* Tesakova, subsp. nov., но в меньшем количестве (рис. 2, *м–р, т*).

Размеры в мм:

	Д	ВПК	ВЗК	Т	Д/В
Голотип МГУ 300-Ку-2-90 (самка)	0.37	0.21	0.19	–	1.8
Экз. МГУ 300-Kusk-124 (juv.)	0.32	–	–	0.16	–
Экз. МГУ 300-Kusk-125 (juv.)	0.30	0.17	0.14	–	1.8
Экз. МГУ 300-Ку-2-57 (juv.)	0.23	0.12	0.08	–	1.9
Экз. МГУ 300-Ку-2-88 (самка)	0.36	0.20	0.19	–	1.9
Экз. МГУ 300-Kusk-90 (самка)	0.38	0.21	0.18	–	1.8
Экз. МГУ 300-Ку-2-89 (самец)	0.40	0.20	0.22	–	1.8
Среднее (самцы)	0.40	0.20	0.22	–	1.8
Среднее (самки)	0.36–0.38	0.20–0.21	0.18–0.19	–	1.8–1.9

Изменчивость. Слабо варьирует выраженность пор – от мелких, редко рассеянных по поверхности (рис. 2, *н, т*), до разновеликих и более обильных (рис. 2, *р*) и даже погруженных в единичные ямки, иногда наблюдающиеся у ювенильных особей (рис. 2, *п*).

Сравнение. Сравнение с номинативным подвигом сделано при его описании.

Распространение. Как у вида.

Материал. 65 створок ювенильных и взрослых особей самок и самцов хорошей и прекрасной сохранности из нижнего келловоя, остракодовая зона *P. wartae*–*P. kurskensis* Курской обл. (рис. 2, *м–р, т, у*; Tesakova, 2013, рис. 2, 5); пять створок самок и ювенилов из нижнего келловоя, аммонитовые зоны *Subpatruus* (биогоризонт *Saratovensis*) и *Koenigi*, подзоны *Gowerianus* (биогоризонт *K. g. gowerianus*) и *Curtilobus* (биогоризонт *K. (G.) indigestus*) Курской обл. (рабочие коллекции Тесаковой; датирование по: Тесакова и др., 2009); семь створок разных возрастных генераций обоих полов из нижнего келловоя, зона *P. wartae*–*P. kurskensis* Белоруссии (Махнач, Тесакова, 2015, рис. 2).

***Camptocythere (Palaeoloxoconcha) ryazanica* Tesakova, sp. nov.**

Camptocythere sp. A: Тесакова и др., 2017, табл. 3, фиг. 8, 9; Tesakova, Shurupova, 2018, табл. 10, фиг. 12.

Название вида – по первому нахождению в Рязанской обл.

Голотип – МГУ, № МС-309, правая створка самки; Рязанская обл., разрез Михайловцемент, обр. 12 (положение обр. в разрезе приводится по: Степанов и др., 2019); верхний келловей, аммонитовая зона *Athleta*, подзона *Proniae* (рис. 4, *л*).

Описание (рис. 4). Раковина мелкого и среднего размера, умеренно выпуклая, равномерно выполаживается к переднему и заднему концам, слабо неравностворчатая – левая створка незначительно перекрывает правую на передне-спинном и заднеспинном углах. Максимальная длина находится на середине высоты раковины, наибольшая высота – в начале переднего конца, максимальная толщина – в средней части брюшной стороны. Спинной край прямой, на правых створках немного короче, чем на левых, незначительно конвергирует к заднему концу, в передний и задний концы переходит через тупые сглаженные углы, на правых створках выраженные сильнее. Брюшной край прямой, слабо вогнут в средней части (иногда вогнутость находится ближе к переднему концу: рис. 4, *к*), с передним и задним концами сопрягается плавно. Передний конец высокий, плавно дугообразно закруглен, слабо скошен в верхней части на левых створках (рис. 4, *а, в, г, к*) и значительно сильнее на правых (рис. 4, *б, д, ж, з, л*), вдоль края уплощен. Задний конец ниже переднего на левых створках, а на правых почти одинаковой с ним высоты; округло-треугольной формы (на правых створках более заостренный и приподнятый кверху, чем на левых); уплощенный. Вдоль свободного края развита фестончатая кайма (рис. 4, *ж, к, л*). На поверхности створки имеются простые и ситовидные поры; главная пора последних смещена к краю ситовидной пластинки, а сама ситовидная пластинка погружена ниже поверхности стенки (рис. 4, *и*). Совокупность ситовидных пор воспринимается как ямчатая скульптура, занимающая в основном центральную часть створки, но иногда распространяющаяся на периферию. Ямки мелкие, а их размер уменьшается от центра к периферии. Уплощенные части переднего и заднего концов, а также спинная сторона створки – гладкие, с редкими простыми порами. На брюшной стороне развиты тонкие короткие продольные ребрышки (рис. 4, *е*). Порово-канальная зона умеренной ширины, мускульные отпечатки и замок как у подрода (рис. 4, *б*).

Размеры в мм:

	Д	ВПК	ВЗК	Т	Д/В
Голотип МГУ МС-309 (самка)	0.35	0.19	0.18	–	1.84
Экз. МГУ МС2-1-120 (самка)	0.40	0.23	0.18	–	1.74
Экз. МГУ МС2-1-196 (самка)	0.41	0.19	0.17	–	2.16

	Д	ВПК	ВЗК	Т	Д/В
Экз. МГУ МС-2017-23 (juv.)	0.26	0.15	0.11	—	1.73
Экз. МГУ МС-2017-69 (самка)	0.38	0.20	0.16	—	1.90
Экз. МГУ МС-2017-103 (самка)	0.43	0.24	0.21	—	1.79
Экз. МГУ МС2-1-104 (juv.)	0.26	0.15	0.11	0.11	1.73
Экз. МГУ МС2-149 (juv.)	0.28	0.17	0.12	—	1.65
Экз. МГУ МС2-54 (самка)	0.32	0.18	0.15	—	1.78
Экз. МГУ МС2-147 (juv.)	0.30	0.17	0.14	—	1.76
Экз. МГУ МС2-1-23 (juv.)	0.27	0.16	0.11	—	1.69

Изменчивость. Значительно различаются линейные параметры створок взрослых самок (что определяется не только изменчивостью, но также различиями между левыми и правыми створками): длина в пределах 0.32–0.43 мм, ВПК от 0.18 до 0.24 мм, отношение Д/В 1.74–2.16 мм. Количество ситовидных пор у взрослых экземпляров варьирует от множественных (рис. 4, д) до малочисленных (рис. 4, а, г, л) и редких (рис. 4, з), а их выраженность от хорошей (рис. 4, г, д, л) до слабой (рис. 4, а, з). *Половая изменчивость* на изученных экземплярах не наблюдалась (в материале авторов имелись только самки). *Возрастная изменчивость* проявляется в неравномерном увеличении линейных размеров при каждой следующей линьке (Д возрастает быстрее, чем ВПК и ВЗК; ВЗК возрастает быстрее, чем ВПК), что отражается на контуре створок — наклон спинного и брюшного краев к заднему концу уменьшается (на ранних стадиях он максимальный) (рис. 4, в, ж, к). Также в онтогенезе происходит постепенное увеличение числа ситовидных пор и их распространение от центральной части створки (рис. 4, в, е, ж) на периферию (рис. 4, д, л).

Сравнение. Сравнение с наиболее схожими по форме раковины и скульптуре видами *C. (P.) bathonica* и *C. (P.) caudata* sp. nov. сделано при описании последнего.

Замечания. Сохранность изученных экземпляров сильно влияет на восприятие их морфологии. Так, наличие или отсутствие краевой каймы увеличивает или, соответственно, уменьшает длину створки (см. Размеры), чем можно объяснить столь сильный разброс этого параметра. От сохранности каймы на заднем конце зависит степень его заостренности и приподнятости.

При обрастании створки микритом (карбонат) под ним скрываются простые поры и мелкие ситовидные, и тогда поверхность может казаться

гладкой (рис. 4, з) или скульптурированной только в центральной части створки (рис. 4, а, г, л).

Распространение. Верхняя часть среднего келловея—низы нижнего оксфорда, зоны Coronatum—Mariae Рязанской обл.

Материал. Весь материал происходит из разреза Михайловцемент Рязанской обл.: 11 створок ювенильных особей и взрослых самок хорошей сохранности из среднего и верхнего келловея (зоны Coronatum и Athleta) (Тесакова и др., 2017, рис. 3; Tesakova, Shurupova, 2018, рис. 2); 143 экземпляра (целые раковины и отдельные створки) ювенильных и взрослых особей обоего пола из верхнего келловея, зона Athleta и семь створок из нижнего оксфорда, зона Mariae (рабочие коллекции Тесаковой).

НАДСЕМЕЙСТВО CYTHEROIDEA BAIRD, 1850

СЕМЕЙСТВО CYTHERURIDAE G.W. MUELLER, 1894

Род *Procytherura* Whatley, 1970

Procytherura ippolitovi Tesakova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 18

Procytherura pleuraperiosios: Tesakova, 2013, табл. 5, фиг. 14; Махнач, Тесакова, 2015, табл. 1, фиг. 10 (non табл. 1, фиг. 11, 12).

Procytherura tenuicostata: Махнач, Тесакова, 2015, табл. 1, фиг. 15, 16 (non табл. 1, фиг. 14).

Procytherura sp.: Глинских и др., 2022, табл. 2, фиг. 17.

Название вида — в честь российского палеонтолога А.П. Ипполитова.

Голотип — МГУ, № ТЭЦ-5-22, правая створка самки; Саратовская обл., разрез ТЭЦ-5; нижний келловей, зона Koenigi, подзона Galilaeii, биогоризонт *K. galilaeii* s.l. (табл. V, фиг. 18).

Описание (рис. 2, а–д). Раковина маленькая, удлинненно-овальная, умеренно равномерно выпуклая, с уплощенными передним и задним концами (плоская часть заднего конца шире, чем у переднего). Левая створка незначительно больше правой, перекрывает ее на переднеспинном и заднеспинном углах. Максимальная длина расположена на середине высоты; максимальная высота — в начале переднего конца и может совпадать с высотой в задней трети раковины; максимальная толщина — в заднебрюшной части створки (в задней половине створки). Спинной край прямой или слабо вогнут посередине за счет незначительно возвышающегося над ним продольного спинного ребра, может слабо конвергировать к заднему концу; в последний переходит плавно на правых створках и через небольшой уступ на левых; в передний конец переходит на обеих створках плавно или через небольшой уступ. Брюшной край прямой, в средней части вогнут, с обоими концами сочленяется плавно (в задний конец переходит более полого, чем в передний). Передний конец раковины высокий, равномерно дугооб-

разно закруглен и весьма незначительно скошен сверху на правой створке. Задний конец раковины ниже переднего, округло-треугольного очертания; на правых створках скошен сверху сильнее, чем на левых. Глазной бугорок отсутствует. Отпечаток аддуктора в виде вертикального ряда из четырех удлинённых бугорков или ямок. На всей поверхности раковины развиты сравнительно крупные, отчетливые, четырехгранные (редко трех- или пятигранные) ячейки, размер и форма которых почти не меняются на периферии, а поверхность створки внутри них покрыта обильными мелкими простыми порами (рис. 2, б, в). Ячейки обладают толстыми гранями, которые, сливаясь, образуют скульптуру из продольных ребер. Примерно посередине створки (над отпечатками аддуктора) различается неглубокая пологая депрессия, нарушающая непрерывность продольных ребер. Спереди от нее два–три коротких ребра наискось пересекают передний конец, достигая его середины. В задней половине створки продольные ребра могут выгибаться к спинной стороне; они плавно огибают задний конец, на брюшной стороне располагаются вдоль брюшного края, а на переднем конце, вновь отклоняясь кверху, упираются в нижнее из косых ребер. В результате в задней половине створки возникает характерный концентрический рисунок из ребер, а в средней части створки они могут, сливаясь, формировать эллиптический контур. В передней части эллипса, приходящейся на мускульные отпечатки, регулярность ячеек и соответствующая скульптура нарушены, а в задней части эллипса различается короткое продольное ребрышко.

Порово-канальная зона узкая, с широкой бесструктурной пластинкой, развитой на обоих концах и вдоль брюшного края. Замок лофодонтный, на правых створках представлен гладким желобком, по краям которого расположены два простых зуба: удлиненный сзади, округлый спереди.

Размеры в мм:

	Д	В
Голотип МГУ ТЭЦ-5-22	0.38	0.18
Экз. МГУ 300-Kusk 199	0.33	0.15
Экз. МГУ 370-Belor-1-25	0.30	0.14
Экз. МГУ 370-Belor-1-141 (juv.)	0.26	0.13
Экз. МГУ 370-Belor-1-130 (juv.)	0.24	0.11
Экз. МГУ 370-Belor-2-14 (juv.)	0.25	0.15

Изменчивость. Весьма незначительная и выражается в большей (табл. V, фиг. 18) или меньшей (рис. 2, б) толщине ребер. *Возрастная изменчивость.* Сначала на створках ранних стадий проявляется тончайший ретикулум. При каждой следующей линьке преимущественное развитие получают субгоризонтальные грани ячеек, и в

центральной части створки скульптура приближается к продольно ребристой, с отдельными фрагментами перемычек (рис. 2, з). По мере взросления межреберные перемычки развиваются на всей поверхности створки, и скульптура сначала становится сетчатой (рис. 2, в, д), а впоследствии ячеистой.

Сравнение. Из других келловейских процитерур с сетчатой скульптурой новый вид более всего похож на *P. didictyon rossica* Tesakova из нижнего келловей Саратовской обл. и Гомельского р-на Белоруссии (Тесакова, Сельцер, 2013, с. 61, рис. 6, фиг. 7–11; Махнач, Тесакова, 2015, табл. 1, фиг. 6–9, 13), от которого отличается толстыми гранями ячеек, сливающимися в ребра. От ребристого вида *P. pleuraperiosios* Whatley, Ballent et Armitage из верхнего келловей Дорсета, Англия (Whatley et al., 2001, с. 146, табл. 2, фиг. 15–18; табл. 3, фиг. 1, 2), скульптуре которого свойственна регулярность продольных ребер, отличается концентрическим расположением ребер на заднем конце и косыми ребрами на переднем конце.

Распространение. Нижний келловей, остракодовая зона *Pr. wartae*–*P. kurskensis*; Белоруссия и Европейская Россия (Курская и Саратовская обл.).

Материал. 23 экз.: один экз. (голотип) прекрасной сохранности из нижнего келловей, зона Koenigi, разрез ТЭЦ-5, Саратовская обл.; 20 экз. хорошей и удовлетворительной сохранности взрослых и ювенильных особей из нижнего келловей, остракодовая зона *Pr. wartae*–*P. kurskensis*, разрез скв. 792, Гомельский р-н, Юго-Восточная Белоруссия (Махнач, Тесакова, 2015, рис. 2); два экз. прекрасной сохранности из нижнего келловей, зона *Pr. wartae*–*P. kurskensis*, разрез скв. 7, Курская обл. (Tesakova, 2013).

БИОСТРАТИГРАФИЯ

Неравномерное распределение остракод по разрезу ТЭЦ-5 позволило выделить четыре различных комплекса (рис. 1).

Комплекс с *A. milanovskyi*–*P. cinicinnusa* состоит только из видов-индексов и определен в терминальной части нижнекелловейской зоны Subpatruus, в биогоризонте *Ch. saratovensis* (сл. 1, обр. 4 и 5). Вид *Procytheridea cinicinnusa* (Mand. in Lyub.) представлен единичными ядрами раковин (табл. IV, фиг. 1–6), как и сильно деформированная раковина *Acantocythere milanovskyi* (Lyub.) (табл. V, фиг. 13). В ассоциации с ними в отложениях зоны Subpatruus в разрезе Починки (Нижегородская обл.) (Тесакова и др., 2020) и Бартоломеевка (Саратовская обл.) (Тесакова, Сельцер, 2013) наблюдалось присутствие вида *Camptocythere (A.) starcevae* Tes. in Tesakova et Seltser, 2013, который маркирует контакт

Печорского и Среднерусского морей и относительно холодноводные условия (Тесакова, 2022). По совместному распространению индексов предложено установить одноименную зону, отвечающую аммонитовым биогоризонтам *Subpatruus*–*Saratovensis* (Тесакова и др., 2020) и отнести к ней соответствующий интервал разреза ТЭЦ-5.

Комплекс с *Camptocythere* (P.) *caudata caudata* выделяется в разрезе ТЭЦ-5 в слоях 6а–7а (обр. 11 и 15), отвечает верхней части зоны *Koenigi*, подзоне и биогоризонту *Galilaei* и нижней части зоны и подзоны *Calloviense*, биогоризонту *Calloviense* и *Kiselevi*, и имеет совершенно иной состав: *Procytherura didictyon rossica* (табл. V, фиг. 16, 17), *P. ippolitovi* sp. nov. (табл. V, фиг. 18), *C. (P.) caudata caudata* sp. et subsp. nov. (табл. IV, фиг. 12, 13), *Glabellacythere nuda* Wienholz (табл. IV, фиг. 17), *Lophocythere* sp. B (табл. V, фиг. 4–8) и *Pleurocythere kurskensis* Tes. (табл. V, фиг. 11, 12). Все перечисленные виды характерны для остракодовой зоны *P. wartae*–*P. kurskensis*.

В комплексе с *P. wartae* – *P. kurskensis* состав обновлен полностью (за исключением транзитного *P. kurskensis*) и состоит из: *Praeschuleridea wartae* Błaszcyk (табл. IV, фиг. 7–11), *Pseudoperissocytheridea anastomosa* Whatley, Ballent et Armitage (табл. V, фиг. 14, 15), *Lophocythere karpinskyi* (Mand. in Lyub.) (табл. V, фиг. 9, 10), *Neurocythere plena* (Triebel) (табл. V, фиг. 1) и *N. franconica* (Triebel) (табл. V, фиг. 2, 3). Комплекс выделен в слое 8с и нижней части слоя 9 (обр. 21 и 23) и отвечает верхней части зоны *Calloviense* и подзоны *Enodatum* (биогоризонт *C. enodatum enodatum*) и низам среднекембрийской зоны *Jason*, подзоне *Medea* (биогоризонт *K. medea magnum*). Перечисленные виды также являются характерными для зоны *P. wartae*–*P. kurskensis*.

Комплекс с *Camptocythere* (C.) *quinta* выделяется в слое 9 (обр. 24), в низах зоны *Jason* в подзоне *Medea*, но выше биогоризонта *K. medea magnum*. В нем зафиксировано только четыре вида: *C. (P.) caudata caudata* sp. et subsp. nov., *L. sp. B*, *P. kurskensis* и *C. (C.) quinta* sp. nov. Первые три входят в состав второго и третьего комплексов и являются фоновыми таксонами зоны *Ps. wartae*–*P. kurskensis*.

Между нижним комплексом и тремя верхними существует очень важное отличие – принадлежность входящих в них камптоцитер к разным подкладам. Появление на ВЕП анабароцитер свидетельствует о проникновении их с севера. Вид *C. (A.) starcevae* из первого комплекса вселился в Среднерусское море из Печорского моря, Баренцево-морского шельфа и севера Сибири (Тесакова и др., 2020; Тесакова, 2022). С другой стороны, палеолоксоконхи *C. (P.) caudata caudata* sp. et subsp. nov. из второго и четвертого комплексов могли прийти только по западному миграционному ко-

ридору. Вид *C. (C.) quinta* sp. nov. мог развиваться в Среднерусском море или мигрировать из Западной Европы, но не мог попасть на ВЕП по северному коридору, так как среди хорошо известных камптоцитер циркумполярной области Северного полушария нет ни одного похожего таксона.

ОПИСАНИЕ СТРАТОНОВ

Зона *Acantocythere* (P.) *milanovskyi*–*Procytheridea cinicinnusa* Tesaikova, 2020

(зона совместного распространения)

слои с *Acantocythere*: Тесакова, Сельцер, 2011, с. 218, рис. 2, пом. nud.

комплекс с *Acantocythere milanovskyi*–*P. cinicinnusa* в слоях с *Acantocythere*: Тесакова, Сельцер, 2011, с. 218, рис. 2, пом. nud.

слои с *Palaecocytheridea pavlovi*: Унифицированная..., 2012, лист 2, с. 17, part.

слои с *Acantocythere* (P.) *milanovskyi*: Тесакова, Сельцер, 2013, с. 58, рис. 2.

комплекс с *P. cinicinnusa* в слоях с *Acantocythere* (P.) *milanovskyi*: Тесакова, Сельцер, 2013, с. 58, рис. 2.

подзона *A. milanovskyi*–*P. cinicinnusa*: Тесакова, 2014, с. 20, рис. 4; Устинова, Тесакова, 2015, с. 74, рис. 2, 3.

слои с *A. (P.) milanovskyi*: Тесакова, 2014, с. 20, рис. 4; Устинова, Тесакова, 2015, с. 74, рис. 2, 3.

зона *A. milanovskyi*–*P. cinicinnusa*: Тесакова и др., 2020, с. 223, рис. 3; Глинских и др., 2022, рис. 3, 4.

Состав комплекса: кроме индексов *P. cinicinnusa* (Mand. in Lyub.) и *A. (P.) milanovskyi* (Lyub.), характерно присутствие: *Camptocythere* (A.) *starcevae* Tes. in Tes. et Selt., *C. (C.) scrobiculataformis* Nikitenko, *Palaecocytheridea* (P.) *pavlovi* (Lyubimova), *Fuhrbergiella* (P.) *archangelskyi* (Mand. in Lyub.), *Galliaecytheridea prodromos* Whatley, Ballent et Arm., *Fastigatocythere interrupta directa* Wienholz, *Lophocythere karpinskyi*, *Lophocythere* sp., *Neurocythere cruciata* (Trieb.), *Patellacythere* sp., *Macrocypris aequabilis* Oertli, *Parariscus octoporalis* Błaszcyk, *Procytherura sokolovi* (Lyub.), *P. didictyon rossica* Tes. in Tes. et Selt., *Aalenella* sp., *Praeschuleridea* sp. и др. (изображения некоторых характерных видов приведены в: Тесакова, Сельцер, 2013; наиболее полный список таксонов приведен в: Тесакова и др., 2020, рис. 3).

Лектостратотип: разрез Починки Нижегородской обл. (Тесакова и др., 2020, рис. 3). Темно-серые глины елатьминской свиты (Унифицированная..., 2012, лист 9), слой 5 (обр. 1–13). Мощность 5.7 м. Комплекс выделяется по совместной встречаемости видов-индексов.

Границы: нижняя – по первому появлению *A. (P.) milanovskyi*; верхняя – по исчезновению обоих индексов. Фактически, объем зоны совпадает с интервалом распространения первого индекса.

Стратиграфическое положение: отвечает аммонитовой зоне *Subpatruus*, биогоризонтам *Subpatruus*, *Uzhovkensis* и *Saratovensis* (Те-

сакова и др., 2020); средней части фораминиферной зоны *Naplophragmoides infracallovienensis*–*Guttulina tatarensis* (Глинских и др., 2022); верхней части остракодовой филозоны *Palaecocytheridea* (P.) *pavlovi* (Тесакова, 2014).

З а м е ч а н и я. (1) Хотя стратон используется авторами в работах, начиная с 2011 г., и характерный комплекс был отмечен во многих разрезах на территории ВЕП, ни в одной из предшествующих работ не был формально обозначен стратотип. Пользуясь этим обстоятельством, в настоящей работе мы считаем необходимым зафиксировать лектостратотип зоны. В качестве такового нами выбран наиболее представительный из известных на сегодняшний день и вскрывающий почти полную последовательность зоны *Subpatruus* – разрез Починки, несмотря на то, что первоначально стратон был выделен по материалам, собранным преимущественно в Саратовской обл. (в разрезе Бартоломеевка).

(2) Для зоны чрезвычайно характерно массовое развитие обоих видов-индексов, имеющих узкое стратиграфическое распространение в интервале зоны *Subpatruus*, а порядок их появления в других, датированных по аммонитам, разрезах – Бартоломеевка (Саратовская обл.; Тесакова, Сельцер, 2013) и Починки (Нижегородская обл.; Тесакова и др., 2020) – одинаков: *P. cinicinnusa* появляется в самом низу зоны, в биогоризонте *Surensis*, в то время как *A. milanovskyi* позже, в биогоризонте *Subpatruus*.

(3) Три наиболее типичных вида зоны – *A. (P.) milanovskyi*, *P. cinicinnusa* и *P. (P.) pavlovi* – выявлены П.С. Любимовой (1955), Т.Н. Хабаровой (1961) и Тесаковой (Тесакова, Сельцер, 2013; Глинских и др., 2022) в нижнем келловее Саратовской, Нижегородской (Тесакова и др., 2020) областей и в Татарстане (Любимова, 1955, с. 125, 126). Зональный вид *A. (P.) milanovskyi* отмечен как типичная форма нижнего келловоя Украины (Пяткова, Пермякова, 1978), Курской обл. (Преображенская, 1964) и Самарской Луки (Любимова, 1955). *P. cinicinnusa* указан из нижнего келловоя Украины и Самарской Луки, а *P. (P.) pavlovi* – из нижнего келловоя Самарской Луки и Татарстана (Любимова, 1955; Пяткова, Пермякова, 1978).

(4) Присутствие в зональном комплексе *C. (A.) starcevae* и *C. (C.) scrobiculataformis* – камптоцитер, связанных своим географическим происхождением с палеобассейнами севера России – маркирует, вероятно, некоторое снижение температуры вод и устойчивую связь Среднерусского и Печорского палеоморей (Тесакова и др., 2020; Тесакова, 2022).

Р а с п р о с т р а н е н и е: Украина, Курская обл., Нижнее и Среднее Поволжье.

Зона *Praeschuleridea wartae*–*Pleurocythere kurskensis* Тесакова, 2003

(зона совместного распространения)

слои с *Praeschuleridea wartae*–*Pleurocythere regularis*: Тесакова, 2003, с. 137, табл. 4.

слои с *Praeschuleridea wartae*–*Pleurocythere kurskensis*: Тесакова и др., 2009, с. 30; Тесакова, Сельцер, 2011, с. 281; Глинских и др., 2022, с. 66, рис. 3, 4.

подзона *Praeschuleridea wartae*–*Pleurocythere kurskensis*: Тесакова, 2013, с. 1216; Тесакова, 2014, с. 20, рис. 4; Махнач, Тесакова, 2015, с. 91, рис. 2.

С о с т а в к о м п л е к с а: кроме видов-индексов, известно большое число других: *Cytherella fullonica* Jones et Sherborn, *Polycypris sububiquita* What., *Paracypris* sp., *Macrocypris aequabilis*, *Bythoceratina scrobiculata* (Triebel et Bart.), *B. ssp.*, *Patellacythere aliena* (Lyub.), *Camptocythere (P.) caudata* sp. nov., *Glabellacythere nuda*, *G. dolabra* (Jones et Scherb.), *Mandelstamia* aff. *ventrocornuta* Lyub., *Camptocythere (P.) caudata* sp. nov., *Palaecocytheridea (M.) parabakirovi* Malz, *Lophocythere scabra* Triebel, *L. karpinskyi*, *Fuhrbergiella archangelskyi*, *Fastigatocythere interrupta interrupta* (Triebel), *F. interrupta directa*, *Galliaecytheridea prodromos*, *Neurocythere franconica*, *N. flexicosta* (Triebel), *Procytherura tenuicostata* Whatley, *P. didiction* What., Ball. et Arm., *P. pleuraperiosios*, *P. sokolovi*, *P. ippolitovi* sp. nov., *Eucytherura acostata* (Tes.), *E. paula* (Lyub.), *E. ssp.*, *Tethysia bathonica* Sheppard, *Pedicythere anterodentata* What., *Metacytheropteron* aff. *sutherlandensis* What., *Nodophthalmocythere* sp., *Parariscus octoporalis*, *Rubracea artis* Lyub. и др. (Тесакова и др., 2009; Тесакова, 2013; Махнач, Тесакова, 2015).

Наиболее характерными именно для этой зоны являются: *Pl. kurskensis*, *P. wartae*, *C. (P.) caudata* sp. nov., *G. nuda*, *G. prodromos*, *N. flexicosta*, *N. franconica*, *M. aff. sutherlandensis*, *Nodophthalmocythere* sp. и *P. ippolitovi* sp. nov.

С т р а т о т и п: разрез Михайловского рудника КМА, темно-серые глины фатеевской свиты, нижняя подсвита, сл. 5–9 (Тесакова, 2003, рис. 15). Мощность ≈ 36 м.

Г р а н и ц ы: нижняя граница выделяется по первому появлению *Pl. kurskensis*; верхняя – по исчезновению обоих индексов.

З а м е ч а н и я. (1) Зона *Pr. wartae*–*Pl. kurskensis* впервые была установлена в Курской обл. как слои с остракодами только в нижнекелловейской зоне *Koenigi*, хотя характерный комплекс, включая виды-индексы, был прослежен в стратотипе также и в среднем келловее (зона *Jason*) (Тесакова, 2003). Впоследствии ее интервал был расширен за счет верхней части зоны *Subpatruus* (биогоризонт *Saratovensis*) (Тесакова и др., 2009). Позже она была идентифицирована в зонах *Koenigi*, *Calloviense* и *Jason* в Саратовской обл. (Глинских и др., 2022).

(2) Характерный комплекс был установлен В.Н. Преображенской в Центрально-Черноземной (1966а, б) и Курской (1964) областях, а также Любимовой (1956) и М.Н. Пермяковой (Пяткова, Пермякова, 1978) в Белоруссии и на Украине.

Стратиграфическое положение: нижний келловей (зона Subpatruus, биогоризонт Saratovensis)—средний келловей (зона Jason) (Тесакова, 2003; Тесакова и др., 2009; Глинских и др., 2022); верхняя часть фораминиферовой зоны *L. infracallovienensis*—*G. tatarensis* и нижняя часть зоны *L. pseudocrassa*—*L. cultratiformis* (Глинских и др., 2022); средняя часть остракодовой филлозоны *Palaeocytheridea* (M.) *parabakirovi* (Тесакова, 2014).

Распространение: Украина, Белоруссия, Центрально-Черноземная область, Курская обл. и Среднее Поволжье.

Выбор камптоцифер в качестве индексов для описанных ниже филлозон не случаен — для юры севера России и Северо-Западной Европы были разработаны филогенетические шкалы по эволюции подродов *C.* (*Camptocythere*) и *C.* (*Anabarcocythere*). Экземпляры номинативного подрода были встречены в разрезе ТЭЦ-5 только в среднем келловее в зоне Jason и описаны как новый вид. К сожалению, скудость материала и стратиграфическая обособленность наиболее позднего вида *C.* (*C.*) *quinta* sp. nov. не позволяет пока выделить по этой филолинии биостратоны (в том числе в ранге слоев). А эволюция другого подрода, *C.* (*Palaeoloxoconcha*), проходившая только в палеобассейнах Северо-Западной и Восточной Европы, дала основания для выделения новых филлозон со смыкаемыми границами: *C.* (*P.*) *bathonica* (J_2b_2 -bt) → *C.* (*P.*) *caudata* sp. nov. (J_2cl_1 - 2^1) → *C.* (*P.*) *gyazanica* sp. nov. (J_2cl_2 - J_3ox_1). Филозона *C.* (*P.*) *bathonica* устанавливается в Северо-Западной Европе в отложениях верхнего байоса—бата и охватывает терминальную часть верхнебайосской аммонитовой зоны *Parkinsoni* и все зоны бата *Wuerttembergica*—*Aspidoides* Северной Германии (Dreyer, 1967).

Зона *Camptocythere* (*Palaeoloxoconcha*) *caudata* Tesakova, nov. (филозона)

Вид-индекс. *C.* (*P.*) *caudata* Tesakova, sp. nov.

Состав комплекса: такой же, как у зоны *Pt. wartae*—*Pl. kurskensis*.

Стратотип: разрез Михайловского рудника КМА, темно-серые глины фатежской свиты, нижняя подсвита, сл. 5—9 (Тесакова, 2003, рис. 15). Мощность ≈ 36 м.

Границы: нижняя — по появлению вида индекса, а верхняя по появлению преемственного вида.

Стратиграфическое положение: от нижнего келловей (с верхней части зоны Subpatruus, биогоризонт Saratovensis) до нижней части среднего келловей (зона Jason).

Распространение. Прослеживается на ВЕП в Белоруссии, Курской и Саратовской обл.

Зона *Camptocythere* (*Palaeoloxoconcha*) *gyazanica* Tesakova, nov. (филозона)

Вид-индекс. *C.* (*P.*) *gyazanica* Tesakova, sp. nov.

Состав комплекса. Кроме зонального вида-индекса, известно большое число видов: *Palaeocytheridea* (M.) *parabakirovi*, *Cytherella perennis* Błasz., *C. oblonga* Permjakova, *Lophocythere acrolophos* Wh., Bal. et Arm., *L. sp. A*, *Fuhrbergiella archangelskyi*, *Fastigatocythere* sp. A., *Galliaecytheridea imprimus* What., Ball. et Arm., *Schuleridea translucida* (Lyub.), *Patellacythere calloveica* (Mand. in Lyub.), *Neurocythere cruciata cruciata* (Trieb.), *N. flexicosta labyrinthos* What., Ball. et Arm., *N. flexicosta* ssp. A, *Pseudoperissocytheridea* ex gr. *anastomosa* What., Ball. et Arm., *Procytherura baculumbajula* (Mand. in Lyub.), *Eucytherura acostata*, *E. grandipyga* (Tes.), *E. paula*, *Pedicythere anterodentina*, *Exophthalmocythere pilosa* Tes. и др. (Тесакова и др., 2017; Тесакова, Shurupova, 2018).

Наиболее характерными являются: *C.* (*P.*) *gyazanica* sp. nov., *L. acrolophos*, *L. sp. A*, *Fastigatocythere* sp. A., *G. imprimus*, *S. translucida*, *N. flexicosta labyrinthos* и *P. ex gr. anastomosa*.

Стратотип: разрез Михайловцемент (Рязанская обл.), темно-серые глины чулковской свиты (Унифицированная..., 2012, лист 9), сл. 4 — нижняя часть сл. 6 (по: Степанов и др., 2019, рис. 5). Мощность ≈ 11 м.

Границы: нижняя — по появлению вида-индекса; верхняя — по его исчезновению.

Стратиграфическое положение: отвечает верхней части среднего келловей (зона *Coronatum*, подзона *Grossouvrei*) — нижнему оксфорду (зона *Mariae*, подзона *Scarburgense*); верхней части фораминиферовой зоны *L. pseudocrassa*—*L. cultratiformis*, зоне *L. tumida*—*E. elschan-kaensis* и нижней части зоны *O. sagittum*—*E. volgensis*; а также верхней части остракодовой филлозоны *P.* (M.) *parabakirovi*.

Распространение. Прослеживается на ВЕП в Рязанской обл.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из нижнего и среднего келловей разреза ТЭЦ-5 (Саратовская обл.) и среднего келловей—нижнего оксфорда разреза Михайловцемент (Рязанская обл.) описано четыре новых вида остракодов: *Camptocythere* (*Camptocythere*) *quinta* Tesakova, sp. nov., *C.* (*Palaeoloxoconcha*) *caudata* Tesakova, sp. nov.

[с подвидами *C. (P.) caudata caudata* Tesakova, subsp. nov. и *C. (P.) caudata nuda* Tesakova, subsp. nov.], *C. (P.) guazanica* Tesakova, sp. nov. и *Procytherura ipolitovi* Tesakova, sp. nov. Проведена ревизия рода *Camptocythere* Triebel, изменен его систематический состав, расширен стратиграфический объем и составлено обновленное описание; также переописаны подроды *C. (Camptocythere)* и *C. (Palaeoloxosoncha)*.

Составлено описание остракодовой зоны совместного распространения *A. milanovskyi*–*P. cinicipusa*, которая отвечает аммонитовой зоне *Subpatruus*, биогоризонтам *Subpatruus*, *Uzhovkaensis* и *Saratovensis*; средней части фораминиферовой зоны *H. infracaloviensis*–*G. tatarensis*; верхней части остракодовой филлозоны *P. (P.) pravlovi*; и прослеживается на Украине, в Курской обл. и по всему Поволжью.

Вторая зона совместного распространения *Pg. wartae*–*Pl. kurskensis* выделена для нижнего келловея (аммонитовая зона *Subpatruus*, биогоризонт *Saratovensis*) – среднего келловея (зона *Jason*, подзона *Medea*) Украины, Белоруссии, Центрально-Черноземной области, Курской обл. и Среднего Поволжья. Также отвечает верхней части фораминиферовой зоны *H. infracaloviensis*–*G. tatarensis* и нижней части зоны *L. pseudocrassa*–*L. cultratiformis*; средней части остракодовой филлозоны *P. (M.) parabakirovi* и верхней части новой филлозоны *Camptocythere (P.) caudata*.

По эволюции камптоцитер подрода *C. (Palaeoloxosoncha)* в средней юре Северо-Западной и Восточной Европы предложены новые филлозоны. Зона *C. (P.) bathonica* устанавливается в Северо-Западной Европе в отложениях верхнего байоса–бата (Dreyer, 1967). Зона *C. (P.) caudata* охватывает нижний келловей (зона *Subpatruus*, биогоризонт *Saratovensis*)–нижнюю часть среднего келловея (зона *Jason*) и прослеживается на ВЕП повсеместно. Зона *C. (P.) guazanica* выделена для верхней части среднего келловея (зона *Sopotatum*)–нижнего оксфорда (зона *Mariae*) Рязанской обл.

* * *

Авторы признательны Я.А. Шуруповой (МГУ) за отмычку образцов, отобранных из разреза ТЭЦ-5 Сельцером и Тесаковой в 2011 г., и Р.А. Ракитову (ПИН) за неизменную помощь в работе на СЭМ. Также мы глубоко благодарны нашим рецензентам Л.М. Мельниковой (ПИН) и А.П. Ипполитову (ГИН) за конструктивные замечания, способствующие улучшению этой статьи.

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: отчет о НИР тема 150 / ВНИИОкеангеология; рук. Н.И. Шульгина. СПб.: ВНИИОкеангеология, 1995. 175 с. № ГР 467622 (Росгеолфонд).

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.

Глинских Л.А., Тесакова Е.М., Сельцер В.Б. О биостратиграфии нижнего–среднего келловея Саратовского Поволжья по микрофауне // Стратигр. Геол. корреляция. 2022. Т. 30. № 2. С. 60–70.

Кашеварова Н.П., Мандельштам М.И., Шнейдер Г.Ф. Надсемейство Cytheracea // Основы палеонтологии. Членистоногие – трилобитообразные и ракообразные. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 365–411.

Колтенская Н.Н. Новые виды остракод из кимериджских и волжских отложений в бассейне р. Печоры // Палеонтол. журн. 1993. № 4. С. 80–86.

Колтенская Н.Н. Юра // Практическое руководство по микрофауне. Т. 7. Остракоды мезозоя. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 1999. С. 125–129.

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 (Уч. записки НИИГА. Вып. 15).

Лев О.М., Кравец В.С. Юрские остракоды Тимано-Печорского региона и их стратиграфическое значение // Стратиграфия триасовых и юрских отложений нефтегазосных бассейнов СССР. Л.: ВНИГРИ, 1982. С. 65–78.

Любимова П.С. Остракоды мезозойских отложений Среднего Поволжья и Общего Сырта // Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. 1955. Вып. 84. С. 3–190.

Любимова П.С. Триасовые и юрские остракоды восточных районов Украины // Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. 1956. Вып. 98. С. 533–583.

Махнач В.В., Тесакова Е.М. Палеогеографические реконструкции природной среды Юго-Восточной Белоруссии в батском–оксфордском веках // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геол. 2015. № 2. С. 84–93.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. 4 изд. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2004. 223 с.

Митта В.В., Сельцер В.Б. О среднеюрских гетероморфных аммонитах России // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Матер. всеросс. совещ. М.: ПИН РАН, 2006. С. 25–28.

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.
- Попов Е.В., Сельцер В.Б., Волков А.В.* О находке зубов эласмобранхий (*Chondrichthyes: Elasmobranchii*) в нижнем келловее Саратова // Тр. НИИГео СГУ им. Н.Г. Чернышевского. Нов сер. 2004. Т. 16. С. 133–154.
- Практическое руководство по микрофауне СССР. Т. 3. Остракоды кайнозоя / Ред. Б.С. Соколов. Л.: Недра, 1989. 233 с.
- Практическое руководство по микрофауне. Т. 7. Остракоды мезозоя / Ред. Б.С. Соколов. СПб.: ВСЕГЕИ, 1999. 244 с.
- Преображенская В.Н.* Значение остракод для стратиграфии юрских отложений территории КМА // Геология и полезные ископаемые Центрально-Черноземных областей. Тр. межобластного геол. совещ. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1964. С. 179–183.
- Преображенская В.Н.* Условия существования и захоронения фораминифер и остракод в юрское и нижнемеловое время на территории ЦЧО // Тр. Третьего совещ. по проблемам изучения Воронежской антеклизы (7–11 апреля 1964 г.). Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1966а. С. 261–272.
- Преображенская В.Н.* Стратиграфия отложений юры и низов нижнего мела территории ЦЧО. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1966б. 281 с.
- Пяткова Д.М., Пермякова М.Н.* Фораминиферы и остракоды юры Украины. Киев: Наук. думка, 1978. 288 с.
- Степанов И.А., Казанский А.Ю., Киселев Д.Н. и др.* Возможности петромагнитных методов при палеоэкологических реконструкциях на примере юрских отложений (келловей–нижний оксфорд) разреза Михайловцемент (Рязанская область) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геол. 2019. № 2. С. 30–38.
- Тесакова Е.М.* Остракоды рода *Palaeocytheridea Mandelstam*, 1947 в средней и верхней юре Европы. 1. Развитие представлений об объеме рода и результаты его ревизии // Палеонтол. журн. 2013а. № 3. С. 25–38.
- Тесакова Е.М.* Остракоды рода *Palaeocytheridea Mandelstam*, 1947 в средней и верхней юре Европы. 2. Описание таксонов // Палеонтол. журн. 2013б. № 5. С. 28–36.
- 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.* Юрские ракушковые раки (*Ostracoda*) европейской части бывшего СССР: трудности и успехи изучения // Успехи совр. биол. 2020. Т. 140. № 1. С. 73–86.
<https://doi.org/10.31857/S004213242001007X>
- Тесакова Е.М.* Позднебайосские и раннебатские остракоды Русской плиты. Часть III. Роды *Samptocythere Triebel* и *Procytheridea Peterson* // Палеонтол. журн. 2022. № 4. С. 48–58.
- Тесакова Е.М., Глинских Л.А., Федяевский А.Г. и др.* Микрофоссилии из нижнекелловейской аммонитовой зоны Subtratuus Нижегородской области // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Матер. VIII Всеросс. совещ. с международным участием. Онлайн-конф., 7–10 сентября 2020 г. / Ред. В.А. Захаров, М.А. Рогов, Е.В. Щепетова, А.П. Ипполитов. Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН, 2020. С. 222–230.
- Тесакова Е.М., Сельцер В.Б.* Стратиграфическое значение остракод нижнего келловоя Центральной России // Научн. матер. 4-го Всеросс. совещ. “Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии” / Ред. В.А. Захаров. СПб.: ООО “Изд-во ЛЕМА”, 2011. С. 218–220.
- Тесакова Е.М., Сельцер В.Б.* Остракоды и аммониты нижнего келловоя разреза Бартоломеевка (Саратовская обл.) // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 2013. Т. 88. Вып. 2. С. 50–68.
- Тесакова Е.М., Стреж А.С., Гуляев Д.Б.* Новые остракоды из нижнего келловоя Курской обл. // Палеонтол. журн. 2009. № 3. С. 25–36.
- Тесакова Е.М., Шурупова Я.А., Устинова М.А.* Стратиграфия келловоя и нижнего оксфорда разреза Михайловцемент (Рязанская обл.) по микрофауне и наннопланктону // Тр. Геол. ин-та РАН. 2017. Вып. 615. С. 264–300.
- Унифицированная региональная стратиграфическая схема юрских отложений Восточно-Европейской платформы. Объяснительная записка. М.: ПИН РАН–ФГУП “ВНИГНИ”, 2012. 64 с.
- Устинова М.А., Тесакова Е.М.* Сравнительный анализ распространения раннекелловейских фораминифер и остракод из разреза Бартоломеевка (Саратовская область) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геол. 2015. № 3. С. 73–84.
- 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 (Юрюнг-Тумус) // Тр. НГРИ. Нов. сер. 1940. Вып. 10. С. 120–130.
- Bate R.H., Coleman B.E.* Upper Lias ostracoda from Rutland and Huntingdonshire // Bull. Geol. Surv. G.B. 1975. № 55. P. 1–42.
- Dietze V., Franz M., Kutz M., Waltschew A.* Stratigraphy of the Middle Jurassic Sengenthal Formation of Polsingen-Ursheim (Nördlinger Ries, Bavaria, Southern Germany) // Palaeodiversity. 2017. V. 10. P. 49–95.
- Dietze V., Wannemacher N., Franz M., Weis R.* Neue Erkenntnisse über die Wedelsandstein-Formation der Zollernalb (Schwäbische Alb, SW-Deutschland) // Zitteliana. 2018. V. 93. S. 47–80.
- Dreyer E.* Einige neue Ostracoden aus dem Ober-Bajoce und Bath der Deutschen Demokratischen Republik // Freiburger Forschungshefte, Pal. Reihe C. 1967. № 213. S. 53–61.
- Gulyaev D.B., Ippolitov A.P.* Lower Callovian of Kanev Dislocations, Cherkasy Oblast, Ukraine: Ammonites and stratigraphy // Stratigr. Geol. Correlation. 2021. V. 29. № 7. P. 767–847.
- Howe H.V.* Family Cytheridae Baird, 1850 // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt Q. Arthropoda. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1961. P. 254–259.
- Howe H.V., van den Bold W.A., Reymont R.A.* Family Cytherideidae Sars, 1925 // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt Q. Arthropoda. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1961. P. 254–259.

- ontology. Pt Q. Arthropoda. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1961. P. 272–290.
- Franz M., Ebert M., Stulpinaite R. Aalenian–Lower Bajocian (Middle Jurassic) ostracodes from the Geisingen clay pit (SW Germany) // *Palaeodiversity*. 2018. V. 11. P. 59–105.
- Malz H. Zur Kenntnis einiger Ostracoden-Arten der Gattungen *Kinkelinella* und *Praeschuleridea*. // *Senckenb. leth.* 1966. V. 47. № 4. S. 385–404.
- Nikitenko B.L., Mickey M.B. Foraminifera and ostracodes across the Pliensbachian–Toarcian boundary in the Arctic Realm // *Geol. Soc. London. Spec. Publ.* 2004. V. 230. P. 137–173.
- Plumhoff F. Ostracoden des Oberaalenum und tiefen Unterbajocium (Jura) des Gifhorner Troges, Nordwestdeutschland // *Abh. Senckenb. Naturf. Ges.* 1963. Bd 503. S. 1–100.
- Riegraf W. Microfauna, Biostratigraphie und Fazies im Unteren Toarcium Südwestdeutschlands und Vergleiche mit benachbarten Gebieten // *Tübinger Micropaläontol.* 1985. Bd 3. S. 1–232.
- 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.
- Tesakova E.M. Callovian and Oxfordian ostracodes from the central region of the Russian Plate // *Paleontol. J.* 2003. V. 37. Suppl. 2. P. 107–227.
- Tesakova E.M. Ostracode-based reconstruction of paleodepths in the Early Callovian of the Kursk Region, Central Russia // *Paleontol. J.* 2013. V. 47. № 10. P. 1214–1230.
- Tesakova E.M. Biostratigraphie du Jurassique moyen des sondages Benken et Schlattingen-1 (Nord de la Suisse) établie sur la base de la répartition des ostracodes // *NAGRA Arbeitsbericht NAB*. 2017. V. 17–41. 77 p.
- Tesakova E.M., Shurupova Ya.A. Ostracod analysis of Callovian and Lower Oxfordian deposits of the Mikhailovtsement Section (Ryazan Region): methods and results // *Paleontol. J.* 2018. V. 52. № 13. P. 1547–1568.
- Triebel E. *Camptocythere*, eine neue Ostracoden-Gattung aus dem Dogger Norddeutschlands // *Senckenbergiana*. 1950. Bd 31. № 3/4. S. 197–208.
- Wannenmacher N., Dietze V., Franz M., Schweigert G. New records of ostracods and ammonites from the Aalenian (mainly Concavum Zone) of the Zollernalb (Swabian Alb, SW Germany) // *Zitteliana*. 2021. V. 95. P. 1–55. <https://doi.org/10.3897/zitteliana.95.56296>
- Whatley R.C., Ballent S., Armitage J. Callovian Ostracoda from the Oxford Clay of Southern England // *Rev. Esp. Micropaleontol.* 2001. V. 33. № 2. P. 135–162.

Объяснение к таблице IV

Принятые сокращения к табл. IV и V: цр – целая раковина, пс – правая створка, лс – левая створка, обл. – обломок, юв. – ювенильная особь.

Все остракоды происходят из нижнего и среднего келловей разреза ТЭЦ-5 Саратовской обл.

Фиг. 1–6. *Procytheridea cinicinnusa* (Mandelstam in Lyubimova): зона Subpatruus, биогоризонт Ch. saratovensis, обр. 4: 1, 4 – экз. МГУ, № ТЭЦ-5-06, ядро цр самки: 1 – справа, 4 – со спинной стороны; 2, 5 – экз. МГУ, № ТЭЦ-5-02, ядро цр самца: 2 – слева, 5 – со спинной стороны; 3, 6 – экз. МГУ, № ТЭЦ-5-04, ядро цр самки или юв.: 3 – справа, 6 – со спинной стороны.

Фиг. 7–11. *Praeschuleridea wartae* Błaszyk: зона Calloviense, подзона Enodatum, биогоризонт C. enodatum enodatum, обр. 21: 7 – экз. ИНГГ, № ТЭЦ-5-01, пс самки; 8 – экз. ИНГГ, № ТЭЦ-5-03, пс самца; 9 – экз. ИНГГ, № ТЭЦ-5-014, лс самки изнутри; 10 – экз. ИНГГ, № ТЭЦ-5-02, лс самки; 11 – экз. ИНГГ, № ТЭЦ-5-013, пс самца изнутри.

Фиг. 12, 13. *Camptocythere* (*Palaeoloxoconcha*) caudata caudata Tesakova, sp. et subsp. nov.: зона Koenigi, подзона Galilaeii, биогоризонт G. galilaeii, обр. 11: 12 – экз. МГУ, № ТЭЦ-5-27, лс самки; 13 – экз. МГУ, № ТЭЦ-5-26, пс юв.

Фиг. 14–16. *Camptocythere* (*Camptocythere*) quinta Tesakova, sp. nov.: зона Jason, обр. 24: 14, 16 – голотип МГУ, № ТЭЦ-5-17, лс юв.: 14 – изнутри, 16 – снаружи; 15 – экз. МГУ, № ТЭЦ-5-16, лс юв.

Фиг. 17. *Glabellacythere nuda* Wienholz, экз. МГУ, № ТЭЦ-5-29, лс юв., зона Koenigi, подзона Galilaeii, биогоризонт G. galilaeii, обр. 11.

Длина шкалы 100 мкм.

Объяснение к таблице V

Все остракоды происходят из нижнего келловей разреза ТЭЦ-5 Саратовской обл. Экземпляры на фиг. 1–3, 9, 10, 14 и 15 – из зоны Calloviense, подзоны Enodatum, биогоризонта C. enodatum enodatum, обр. 21; на фиг. 4–7 и 16–18 – из зоны Koenigi, подзоны Galilaeii, биогоризонта G. galilaeii, обр. 11.

Фиг. 1. *Neurocythere plena* (Triebel), экз. ИНГГ, № ТЭЦ-5-012, лс самки.

Фиг. 2, 3. *Neurocythere franconica* (Triebel): 2 – экз. ИНГГ, № ТЭЦ-5-010, пс самки; 3 – экз. ИНГГ, № ТЭЦ-5-011, пс самки.

Фиг. 4–8. *Lophocythere* sp. B: 4 – экз. МГУ, № ТЭЦ-5-35, лс самца; 5 – экз. МГУ, № ТЭЦ-5-37, пс самца; 6 – экз. МГУ, № ТЭЦ-5-31, пс юв. поздней стадии; 7 – экз. МГУ, № ТЭЦ-5-38, лс самки; 8 – экз. МГУ, № ТЭЦ-5-11, лс самки; зона и подзона Calloviense, биогоризонт S. kiselevi, обр. 15.

Фиг. 9, 10. *Lophocythere karpinskyi* (Mandelstam in Lyubimova): 9 – экз. ИНГГ, № ТЭЦ-5-06, лс юв. поздней стадии; 10 – экз. ИНГГ, № ТЭЦ-5-09, пс юв. поздней стадии.

Фиг. 11, 12. *Pleurocythere kurskensis* Tesakova, экз. МГУ, № ТЭЦ-5-15, лс самки, зона Jason, обр. 24: 11 – снаружи, 12 – изнутри.

Фиг. 13. *Acantocythere milanovskyi* (Lyubimova), экз. МГУ, № ТЭЦ-5-01, ядро цр самки слева, зона Subpatruus, биогоризонт Ch. saratovensis, обр. 4.

Фиг. 14, 15. *Pseudoperisocytheridea anastomosa* Whatley, Ballent et Armitage: 14 – экз. ИНГГ, № ТЭЦ-5-05, пс самца; 15 – экз. ИНГГ, № ТЭЦ-5-04, лс самки.

Фиг. 16, 17. *Procytherura didictyon rossica* Tesakova, экз. МГУ, № ТЭЦ-5-23: 16 – снаружи, 17 – изнутри.

Фиг. 18. *Procytherura ippolitovi* Tesakova, sp. nov., голотип МГУ, № ТЭЦ-5-22, пс самки.

Длина шкалы 100 мкм.

Some New Callovian and Lower Oxfordian Ostracodes of the Russian Plate (Genera *Camptocythere* Triebel and *Procytherura* Whatley), and Their Stratigraphic Significance

E. M. Tesakova^{1, 2}, V. B. Seltser³

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

²Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119017 Russia

³Saratov State University, Saratov, 410012 Russia

Ostracods of the genera *Camptocythere* Triebel and *Procytherura* Whatley from the Lower and Middle Callovian of the TETs-5 reference Section (Saratov region) and Middle Callovian–Lower Oxfordian of the Mikhailovtsement reference Section (Ryazan region) were studied. A revision of the genus *Camptocythere* was made; representatives of the genus *Aparchitocythere* Swain et Peterson were excluded from it, while the genus *Palaeoloxoconcha* Dreyer was included as a subgenus for the first time. Four new species are described: *C. (Camptocythere) quinta* Tes., sp. nov., *C. (Palaeoloxoconcha) caudata* Tes., sp. nov. (with subspecies *C. (P.) caudata caudata* Tes., subsp. nov. and *C. (P.) caudata nuda* Tes., subsp. nov.), *C. (P.) ryazanica* Tes., sp. nov. and *Procytherura ippolitovi* Tes., sp. nov. The *A. milanovskyi*–*P. cinicinnusa* concurrent range ostracod Zone was identified in the Lower Callovian (*Subpatruus* ammonite Zone, *Subpatruus*–*Saratovensis* biohorizons) of the East European Platform (EEP) (Ukraine, Kursk Region, Volga Region). The *Pr. wartae*–*Pl. kurskensis* concurrent range Zone are described from the Lower Callovian (*Subpatruus* Zone, *Saratovensis* biohorizon) to the Middle Callovian (*Jason* Zone) of the EEP (Ukraine, Belarus, Central Chernozem Region, Kursk Region, and the Middle Volga Region). New lineages zones based on the evolution of *C. (Palaeoloxoconcha)* have been proposed. The *C. (P.) bathonica* lineage Zone is established in Upper Bajocian–Bathonian of Northwestern Europe. The *C. (P.) caudata* lineage Zone was identified in the Lower Callovian (*Subpatruus* Zone, *Saratovensis* biohorizon)—lower part of the Middle Callovian (*Jason* Zone) of the EEP (Belarus, Kursk and Saratov regions). The *C. (P.) ryazanica* lineage Zone was identified in the upper part of the Middle Callovian (*Coronatum* Zone)—Lower Oxfordian (*Mariae* Zone) of Ryazan Region.

Keywords: ostracods, new species, biostratigraphy, Callovian, Lower Oxfordian, Russian Plate

УДК 565.7:551.736.1-2(470)

ОБЗОР БЛАТТИНОПСИДОВЫХ НАСЕКОМЫХ (INSECTA: BLATTINOPSIDA) И ФЛОРЫ КОНЦА РАННЕЙ–НАЧАЛА СРЕДНЕЙ ПЕРМИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2022 г. Д. С. Аристов^{a, b, *}, А. П. Расницын^{a, c, **}, С. В. Наугольных^{d, ***}^aПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия^bЧереповецкий государственный университет, Череповец, 162602 Россия^cМузей естественной истории, Лондон, SW7 5BD Великобритания^dГеологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

*e-mail: danil_aristov@mail.ru

**e-mail: alex.rasnitsyn@gmail.com

***e-mail: naugolnykh@list.ru

Поступила в редакцию 28.12.2021 г.

После доработки 07.02.2022 г.

Принята к публикации 15.02.2022 г.

Рассмотрены состав блаттинопсидовых насекомых (Insecta: Blattinopsida) и флора конца ранней–начала средней перми России. Описаны *Glaphyrophlebia semipenna* sp. nov. и *G. glinka* sp. nov. из нижнепермских местонахождений Чекарда и Красная Глинка в Пермском крае России. Высказано предположение о том, что резкий скачок доли блаттинопсид в местонахождениях начала уфимского века, возможно, был связан с развитием специфических ландшафтных обстановок, в которых доминировали мохообразные и древовидные гетероспоровые плауновидные: предполагается, что блаттинопсидовые питались в основном спорами этих плауновидных.

Ключевые слова: Insecta, Blattinopsida, Blattinopsidae, гетероспоровые плауновидные, Viatcheslavia, нижняя и средняя пермь, Россия

DOI: 10.31857/S0031031X22050038

Древнейшие блаттинопсидовые насекомые с территории России известны из нижнепермских отложений. Они найдены в кунгурских местонахождениях Чекарда и Красная Глинка в Пермском крае. Из Чекарды в Суксунском р-не (кошелевская свита) описаны *Glaphyrophlebia uralensis* (Martynov, 1940) (Мартынов, 1940; Расницын, 1980) и *G. semipenna* sp. nov. Из близковозрастного местонахождения Красная Глинка (Кишертский р-н) ниже описывается *G. glinka* sp. nov. Не определенный до вида представитель *Glaphyrophlebia* найден в кунгурских (лекворкутская свита) отложениях Печорского бассейна (Аристов и др., 2021). Из местонахождения Фокина (верхнебургуклинский подгоризонт верхнего кунгура Красноярского края России) описан *Blattinopsis indefinitus* Rasnitsyn et Aristov, 2021 (Rasnitsyn, Aristov, 2021). Это самая поздняя находка рода *Blattinopsis* Giebel, 1867 и единственный представитель рода из перми России, остальные *Blattinopsida* представлены родом *Glaphyrophlebia*.

Из более молодых, уфимских отложений Воркутского месторождения (интинская свита Пе-

чорского бассейна) описаны *Glaphyrophlebia koma* Aristov, Rasnitsyn et Naugolnykh, 2021, *G. vorikutensis* Aristov, Rasnitsyn et Naugolnykh, 2021 и *G. borea* Aristov, Rasnitsyn et Naugolnykh, 2021 (Аристов и др., 2021). Из близковозрастного местонахождения Тюлькино в Пермском крае (соликамская свита) описаны *G. vaga* Aristov et Rasnitsyn, 2022, *G. rara* Aristov et Rasnitsyn, 2022 и *G. kamaensis* Aristov et Rasnitsyn, 2022 (Аристов, Расницын, 2022).

Наиболее молодые представители отряда известны из нижнеказанских местонахождений Со-яна в Архангельской обл. России и Тихие Горы в Татарстане (Россия). Из Сояны описаны *G. subcostalis* (Martynov, 1928) и *G. iva* Aristov et Rasnitsyn, 2021, из Тихих Гор – *G. rossica* (Martynov, 1930) (Аристов, Расницын, 2021). Из более молодых отложений блаттинопсидовые не известны.

Разнообразие блаттинопсидовых в пермских отложениях России невелико и составляет один–три вида в одном местонахождении вне зависимости от доли блаттинопсидовых среди других насекомых. Доля эта может составлять менее од-

ного процента в кунгурских (Чекарда и отложения лекворкутской свиты) и нижеказанских (Сояна и Тихие Горы) местонахождениях. В уфимских местонахождениях доля *Blattinopsidae* выше и составляет 14% в отложениях интинской свиты Печорского бассейна России (Расницын и др., 2005) и 22.5% в местонахождении Тюлькино в Пермском крае (соликамская свита: Аристов, Расницын, 2022). В нижней перми сходная доля блаттинопсидовых известна только в ассельском местонахождении Нидермошель (формация Майзенхайм, Рейнланд-Пфальц, Германия), где она составляет 11% (Hörschmeyer, 1999). Вряд ли эта высокая (для блаттинопсидовых) доля объясняется климатическими причинами. Для Нидермошеля был характерен аридный континентальный климат, для Тюлькино – семиаридный прибрежно-морской, для интинских местонахождений Печорского бассейна – гумидный прибрежно-морской (Аристов и др., 2021).

БЛАТТИНОПСИДЫ И РАННЕУФИМСКИЙ ЭКОСИСТЕМНЫЙ КРИЗИС

Анализ доли блаттинопсид среди других насекомых в местонахождениях Чекарда, лекворкутской и интинской свит Печорского бассейна, Тюлькино и Сояна, совершенно отчетливо указывает на увеличение доли блаттинопсид в первой половине уфимского века, т.е. в соликамское время. Общая оценка изменения палеогеографической ситуации на востоке Русской (Восточно-Европейской) платформы и в Приуралье позволяет сделать вывод о том, что увеличение доли блаттинопсид в раннеуфимских местонахождениях интинской свиты Воркутского месторождения и Тюлькино могло соответствовать появлению в этом временном интервале специфических ландшафтных условий, благоприятствовавших развитию и распространению этой группы насекомых.

Как показывают исследования пермских отложений этого региона, именно в соликамское время произошло закрытие Приуральского морского бассейна, к кунгурскому веку превратившегося в гиперсолёную лагуну, в которой откладывались эвапориты – калийные соли и галит на севере в районе Соликамска и Березников (Пермский край), а также сульфаты (начиная с широты г. Пермь и далее на юг до Прикаспийской впадины; подробнее см.: Деревягин и др., 1981; Жарков, 2004). Эта ситуация, безусловно, прямо сказалась на палеофитогеографической и фитоценотической дифференциации растительности этого региона, а также на изменении типа и состава растительных сообществ от кунгурского века (местонахождение Чекарда) к казанскому (местонахождение Сояна; современные представления о трендах в эволюции растительности Приуралья и ее связях с другими палеофлористическими областями подроб-

нее см. в: Naugolnykh, 2014, 2015, 2017, 2018; Tang et al., 2020).

В стратотипических разрезах и скважинах в Среднем Приуралье мощность соликамского горизонта составляет 100–300 м (Силантьев, 1996; Silantiev, 1998). Соликамские отложения в основном представлены плитчатыми мергелями и известняками (так называемыми “соликамскими плитняками”), иногда – с прослоями столбчатых и полусферических строматолитов (обзор см. в: Сонин, 2015; Наугольных, Литвинова, 2021) с подчиненными прослоями песчаников.

В соликамских отложениях Среднего Приуралья, включая разрез Тюлькино, широко распространены аридные и субаридные карбонатные палеопочвенные профили. Так, например, в отложениях этого возраста, обнажающихся в нижнем течении рек Чусовой и Сылвы, встречаются карбонатные палеопочвы с палеотакрыми, разбитыми древними трещинами усыхания на характерные полигональные пластины (Наугольных, Литвинова, 2021). В профилях палеотакрыров нередко присутствуют корни растений, сохранившиеся *in situ*, причем корни расположены либо рядом с трещинами, либо непосредственно в трещинах. Эта закономерность однозначно была вызвана тем, что именно в трещинах сохранялась влага, необходимая для растений в жарком и сухом климате соликамского времени.

Растительность первой половины уфимского века отличается очень низким таксономическим разнообразием, что, по всей видимости, было связано с региональным экологическим кризисом, имевшим место на рубеже кунгурского и уфимского веков (подробнее см.: Наугольных, 2007, с. 66–74).

Безусловным доминантом раннеуфимской растительности был древовидный гетероспоровый лепидофит *Viatcheslavia vorcutensis* Zalesky emend. Neuburg, остатки которого, в т.ч. фрагменты стволов, ризофоры, филлоиды, спорофиллы, мегаспоры и микроспоры, встречаются в Приуралье в большинстве местонахождений растительных остатков соликамского возраста. Известны находки стволов *V. vorcutensis*, достигающих 30 см в диаметре (подробнее о морфологии и формах роста *V. vorcutensis* см.: Наугольных, 2005). Высота самого растения при этом могла достигать 5 м. При этом важно помнить, что вторичные ткани у древовидных плауновидных были образованы не ксилемой, а корой, что совершенно не препятствует рассматривать форму роста этих растений как древовидную.

Вместе с вьчеславиями часто встречаются листостебельные мхи *Intia* cf. *variabilis* Neuburg (рис. 1, *a–d*), а также хвощевидные *Paracalamites* aff. *longisegmentatus* Naug. В состав соликамского флористического комплекса также входят голосеменные: гинкгофиты *Psugmophyllum* sp., редкие

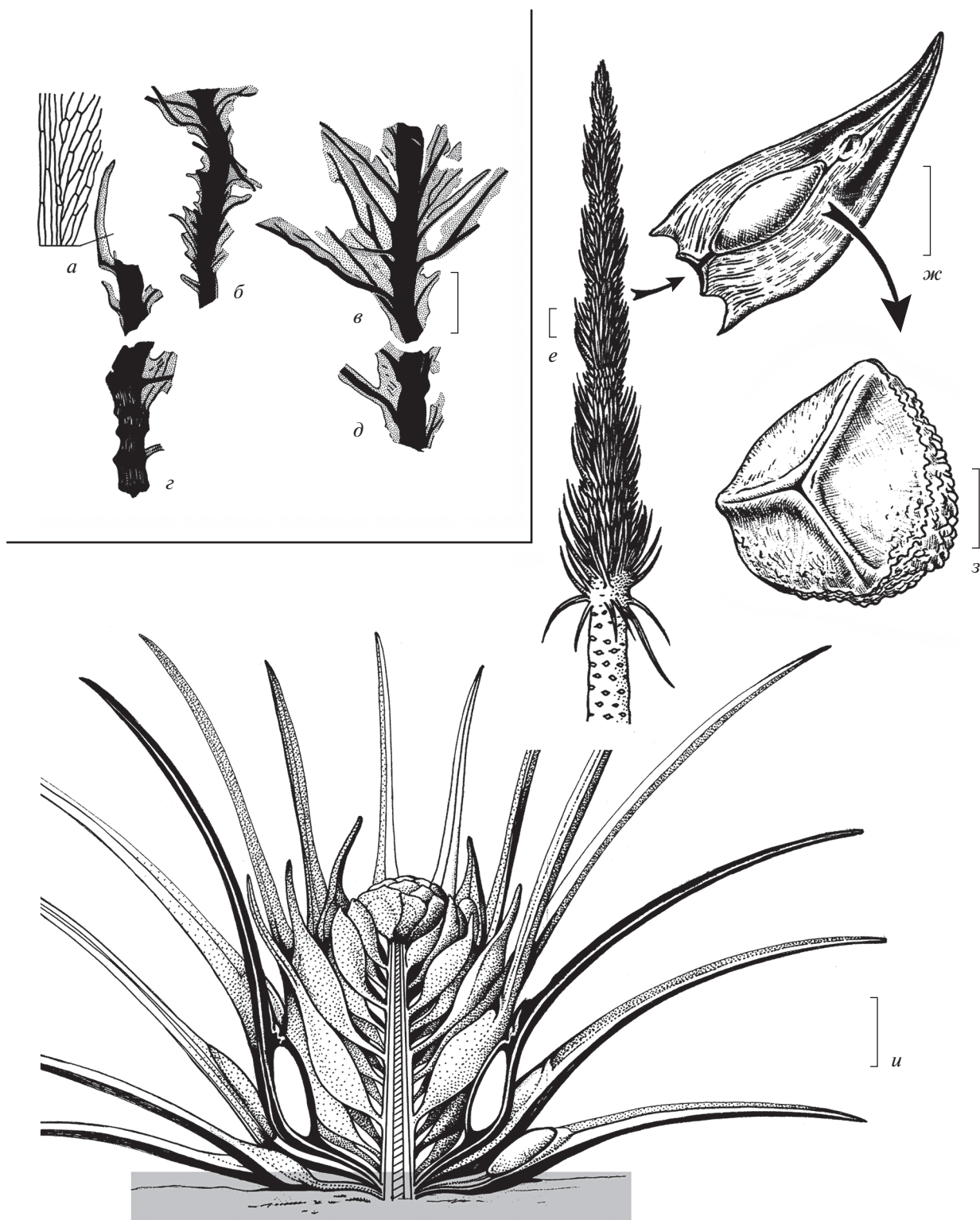


Рис. 1. Основные типы ископаемых остатков мхов (*a–d*) и гетероспоровых плауновидных (*e–u*) из пермских отложений Пермского края, Россия: *a–d* – побеги листостебельного мха *Intia* cf. *variabilis* Neuburg (по: Наугольных, 2007, рис. 90, с изм.), местонахождение Полазна, средняя пермь, уфимский ярус, соликамский горизонт; *e* – реконструкция апикальной части ствола гетероспорового древовидного лепидофита *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky; *ж* – спорофилл *V. vorcutensis* Zalessky; *з* – микроспора *Densoisporites polaznaensis* Naugolnykh et Zavalova, принадлежавшая *V. vorcutensis* Zalessky (по: Наугольных, 2016, рис. 8, с изм.); местонахождение Полазна, средняя пермь, уфимский ярус, соликамский горизонт; *и* – *Sadovnikovia belemnoides* Naugolnykh, реконструкция травянистого гетероспорового плауновидного; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт. Длина масштабной линейки соответствует 2 мм (*a–d*); 10 см (*e*); 1 см (*ж, и*); 20 мкм (*з*).

хвойные, войновские *Ruffloria derzavini* (Neub.) S. Meyen.

Флористический комплекс интинской свиты существенно богаче синхронных ему флористических комплексов Среднего Приуралья, но и в нем присутствуют те же или близкие виды: *Viatcheslavia vorcutensis*, *Paracalamites* spp. и *Ruffloria derzavini*.

Таким образом, уфимские флористические комплексы различных районов Приуралья обладают в целом сходным таксономическим составом. Как уже было кратко отмечено выше, в качестве одной из наиболее ярких черт уфимских и, в особенности, раннеуфимских (соликамских) флор Приуралья можно назвать наличие древовидных лепидофитов *Viatcheslavia vorcutensis* (рис. 1, е–з).

Наиболее широко распространенной категорией ископаемых остатков *V. vorcutensis* являются фрагменты коры (табл. VI, фиг. 4, 7; табл. VII, фиг. 1–4; см. вклейку). Реже встречаются фрагменты стволов. Уникальное местонахождение крупных фрагментов стволов вяхеславий, иногда сопровождающихся находками ризофоров, сохранившихся *in situ*, располагается в устьевой части р. Сылвы, напротив пос. Старые Ляды. Но, как правило, стволы вяхеславий из этого местонахождения сильно декортицированы (табл. VI, фиг. 6). Гораздо реже встречаются спорофиллы вяхеславий (табл. VI, фиг. 1, 8), строение которых удалось выяснить только через 60 лет после описания этого вида плауновидных (Наугольных, 1994, 2001). Путем аналитических исследований удалось установить, какие именно микроспоры продуцировались вяхеславиями (Naugolnykh, Zavalova, 2004). Оказалось, что это каватные микроспоры с трилетным тетрадным рубцом (табл. VI, фиг. 2, 3, 5).

В качестве непосредственного предка вяхеславий рассматривался род *Sadovnikovia* Naugolnykh из кунгурского яруса Приуралья. Этот монотипический род с единственным видом *S. belemnoides* Naugolnykh встречается очень редко, однако благодаря нескольким находкам хорошо сохранившихся спорофиллов, включая голотип (Наугольных, 1994), удалось выяснить, что садовниковия, в отличие от вяхеславий, была невысоким, по всей видимости, травянистым растением (рис. 1, и), внешне очень сходным с современными гетероспоровыми плауновидными рода *Isoetes* L. По всей видимости, именно садовниковиям или как-то близким плауновидным принадлежали дисперсные мегаспоры морфологического типа *Laevigatisporites*, изредка встречающиеся в отложениях кунгурского яруса Приуралья (табл. VII, фиг. 5). Подробное рассмотрение экологии пермских и триасовых гетероспоровых плауновидных

приведено в работах одного из авторов (Naugolnykh, 2012, с. 398, 399; 2013, с. 2–5, 13).

Установление возможной трофической связи блаттиноспид и гетероспоровых плауновидных хорошо согласуется с той ролью, которую гетероспоровые плауновидные играли в пермских палеофитоценозах. Предполагается (Наугольных, 2007), что эти растения образовывали монодоминантные пионерные фитоценозы, широко распространившиеся в начале уфимского века. Именно поэтому вяхеславия составили основной пищевой субстрат для блаттиноспид в соликамское время, что обусловило вспышку численности этих насекомых.

Подводя итог всему вышесказанному, можно предположить, что резкий скачок доли блаттиноспид в местонахождениях начала уфимского века, возможно, был связан с развитием специфических ландшафтных обстановок, в которых доминировали древовидные гетероспоровые плауновидные, а также мохообразные.

В отношении более общих данных, косвенно свидетельствующих о трофических предпочтениях блаттиноспид, следует процитировать В.В. Жерихина, писавшего, что водные насекомые (поденки, некоторые жуки и ручейники) питаются бентосными водорослями, но ни одного такого указания для наземных насекомых не приводится, и далее, что "...свидетельства питания (палеозойских) членистоногих живыми растениями существуют для ликописид, хвощей (форм-род *Schizoneura* (*Equisetopsida incertae sedis*)), папоротников отряда *Marattiales*" (Zherikhin, 2002, с. 338, здесь и далее наш перевод). Далее даны дополнительные косвенные указания на трофические предпочтения палеозойских насекомых: "в этой связи интересно отметить, что современные папоротники, хвощи и особенно плауны имеют бедную и своеобразную фауну фитофагов. В последнем случае я вообще никогда не видел насекомых, питающихся современными *Lycopodium* или *Selaginella*, и смог найти только два опубликованных указания на насекомых-фитофагов, гусеницу бабочки *Satyriinae* в Сев. Америке и прямокрылое *Eumastacidae* в Индонезии" (Zherikhin, 2002, с. 342).

О диете ранних крылатых насекомых там же отмечено: "...ранние *Pterygota* питались преимущественно живыми тканями растений, наиболее богатыми азотом, такими как споры, пыльца и семена. Их пищевые стратегии первоначально должны были быть оппортунистическими и не слишком избирательными в отношении как таксономической принадлежности растений, так и используемых органов. Большие и поврежденные растительные ткани могли использоваться вместе со здоровыми, т.к. наличие там микроорганизмов и грибов могло служить дополнительным источником азота" (Zherikhin, 2002, с. 338).

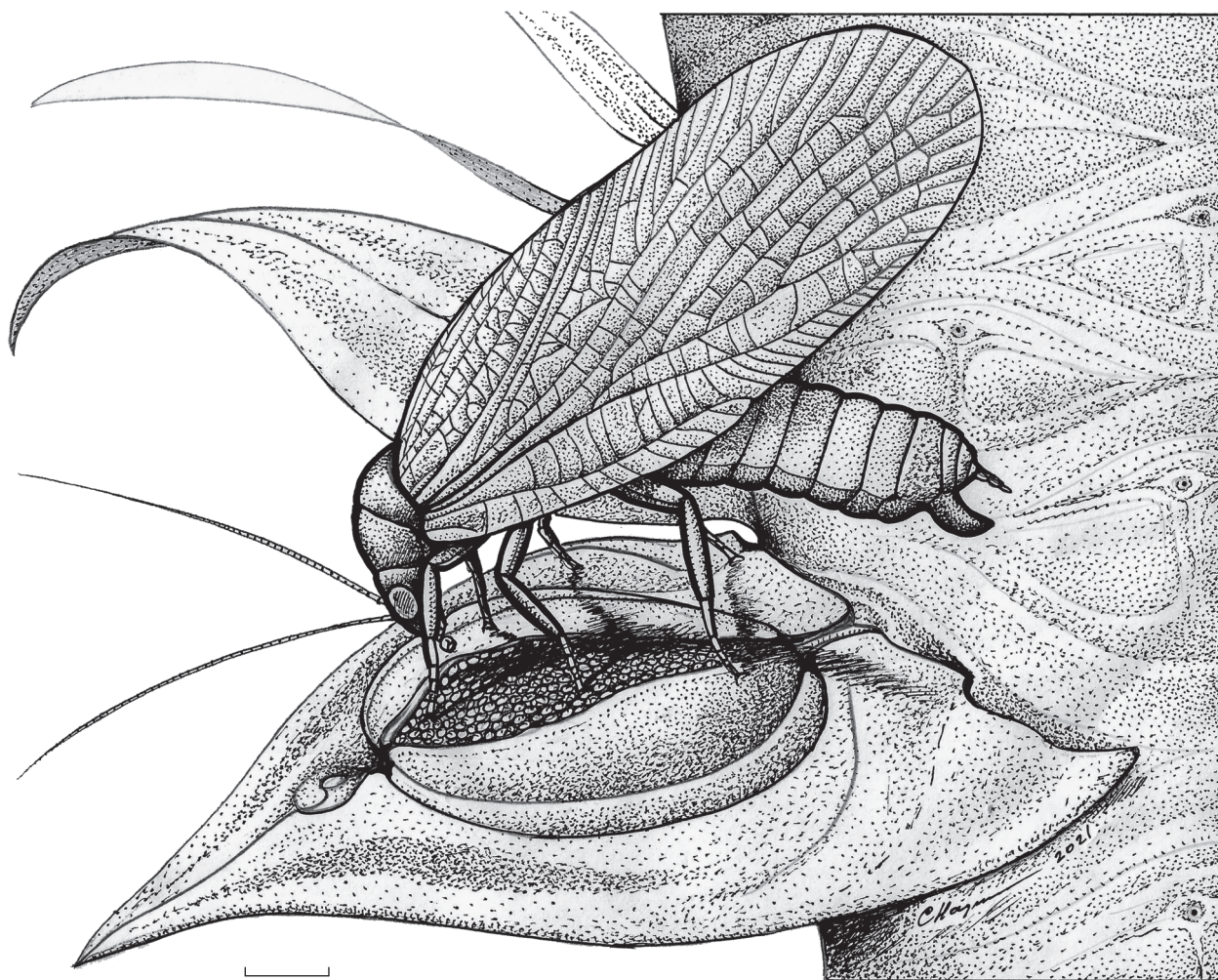


Рис. 2. Реконструкция *Glaphyrophlebia vaga* Aristov et Rasnitsyn, на спорофилле *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky; Пермский край, местонахождение Тюлькино; средняя пермь, уфимский ярус, соликамский горизонт. Длина масштабной линейки 1 мм.

Таким образом, авторы настоящей статьи сходятся во мнении, что древние наземные (не водные) насекомые, включая Blattinopsida, если и были фитофагами, то питались по преимуществу спорами, пыльцой и семенами/семязачатками, т.е., были фитэмбриофагами (рис. 2). Поскольку Blattinopsida с их широкими крышевидно складывавшимися крыльями жили, вероятно, на растениях, и были не слишком приспособлены к обитанию в скважинах субстрата (включая тронутую грибами древесину), где больше всего мертвого растительного и животного материала, и не обнаруживают приспособлений для хищничества, скорее всего, они были фитэмбриофагами (Расницын, 1980; Rasnitsyn, Quicke, 2002).

Описанный в настоящей работе материал хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) и Государственном геологическом музее им. В.И. Вернадского РАН (ГГМ). Авторы признательны А.Г. Пономаренко (ПИН

РАН) и С.М. Снигиревскому (СПбГУ) за замечания по рукописи. Работа выполнена в рамках Госзадания ГИН РАН № 0135-2019-0044 “Фито-стратиграфия, палеофлористика, кризисные события кайнозоя, мезозоя и палеозоя различных регионов Евразии, палеоклиматические, палеофитоценоотические и палеофитогеографические реконструкции”.

О Т Р Я Д BLATTINOPSIDA

СЕМЕЙСТВО BLATTINOPSIDAE BOLTON, 1925

Род *Glaphyrophlebia* Handlirsch, 1906

*Определительная таблица видов
рода Glaphyrophlebia*

В определительную таблицу не включены недостаточно сохранившиеся *G. rossica* Martynov, 1931 из местонахождения Тихие Горы (средняя

- пермь России) и *G. glinka* sp. nov. из местонахождения Красная Глинка (нижняя пермь России).
- 1(10) М ветвится (помимо конечных развилков).
- 2(3) Основание RS слито с R, RS отходит от R двумя или тремя стволами. R за основанием RS изогнут S-образно. Длина переднего крыла 10.5 мм. Местонахождение Мидко, нижняя пермь США.....*G. anderhalterorum* Beckemeyer, 2013.
- 3(2) Основание RS не слито с R, RS отходит от R одним стволом. R за основанием RS не изогнут S-образно.
- 4(7) CuA правильно гребенчатая назад.
- 5(6) Ветви RS простые, лишь с концевыми развилками. R менее чем с 10 передними ветвями. Длина переднего крыла 8.5 мм. Местонахождение Обора, нижняя пермь Чехии.....*G. clava* Kukulová, 1965.
- 6(5) Ветви RS с основными и концевыми развилками. R более чем с 15 передними ветвями. Длина переднего крыла 21 мм. Местонахождение Нидермошель, нижняя пермь Германии.....*G. arnulfi* Hörnschemeyer et Stapf, 2001.
- 7(4) CuA разделяется на переднюю ветвь с одним—двумя концевыми развилками и гребенчатую заднюю.
- 8(9) SC изогнута S-образно. Длина переднего крыла 12.5 мм. Местонахождение Нидермошель, нижняя пермь Германии.....*G. jeckenbachi* Hörnschemeyer et Stapf, 2001.
- 9(8) SC не изогнута S-образно. Длина переднего крыла 16.5–17.1 мм. Местонахождение Нидермошель, нижняя пермь Германии.....*G. rohwedderi* Hörnschemeyer et Stapf, 2001.
- 10(1) М простая или с концевым развилком из более тонких, чем ствол, ветвей.
- 11(22) RS отходит от R двумя стволами.
- 12(15) CuA правильно гребенчатая назад.
- 13(14) Вершина SC далеко заходит за уровень нодальной складки. R в дистальной половине сильно S-образно изогнут. Длина переднего крыла 9.5 мм. Местонахождение Нидермошель, нижняя пермь Германии.....*G. parvavena* Hörnschemeyer et Stapf, 2001.
- 14(13) SC короткая, едва достигает базального уровня нодальной складки. R слабо S-образно изогнут. Длина переднего крыла около 12 мм. Местонахождение Тюлькино, средняя пермь России.....*G. gara* Aristov et Rasnitsyn, 2022.
- 15(12) CuA перед своей дистальной третью разделяется на две ветви, задняя с не менее чем тремя ветвями.
- 16(19) RS правильно гребенчатый (только с концевыми развилками). SC короткая (едва достигает уровня основания нодальной складки). CuA с обособленной передней ветвью.
- 17(18) SC далеко заходит за уровень основания нодальной складки. В субкостальном поле поперечные жилки простые. Местонахождение Сояна, средняя пермь России.....*G. iva* Aristov et Rasnitsyn, 2021.
- 18(17) SC едва достигает уровня нодальной складки. В субкостальном поле поперечные жилки ветвятся. Местонахождение Тюлькино, средняя пермь России.....*G. kamaensis* Aristov et Rasnitsyn, 2022.
- 19(16) Ветви RS с основными и концевыми развилками. CuA без обособленной передней ветви.
- 20(21) Передние ветви SC и R прямые, слабо скошенные. Костальное поле в базальной трети крыла равно по ширине субкостальному. Длина переднего крыла 11–12 мм. Местонахождение Чекарда, нижняя пермь России.....*G. uralensis* (Martynov, 1940).
- 21(20) Передние ветви SC и R сильно скошены и, последние, сильно изогнуты. Костальное поле в базальной трети крыла значительно шире субкостального. Длина переднего крыла около 9.5 мм. Воркутское месторождение, средняя пермь России.....*G. vorkutensis* Aristov, Rasnitsyn et Naugolnykh, 2021.
- 22(11) RS отходит от R одним стволом.
- 23(24) CuA с семью ветвями. SC очень короткая, далеко не достигает базального уровня нодальной складки. Длина переднего крыла 8 мм. Местонахождение Эльмо, нижняя пермь США.....*G. speciosa* (Sellards, 1909).
- 24(23) CuA с 10 и более ветвями. SC достигает базального уровня нодальной складки.
- 25(26) R с 25 ветвями на переднем крае крыла. Длина переднего крыла 8 мм. Местонахождение Эльмо, нижняя пермь США.....*G. ovata* (Sellards, 1909).
- 26(25) R с менее чем 20 ветвями на переднем крае крыла.
- 27(32) CuA перед своей дистальной третью разделяется на две ветви, задняя с не менее чем тремя ветвями.
- 28(29) Основания двух задних ветвей CuA соединены в четкий развилочек. Длина переднего крыла 9–10 мм. Воркутское месторождение, средняя пермь России.....*G. borea* Aristov, Rasnitsyn et Naugolnykh, 2021.

- 29(28) Область оснований задних ветвей CuA дезорганизована, соединения в четкий развилочек нет.
- 30(31) Крыло не окрашено. Длина переднего крыла 8–11 мм. Местонахождение Тюлькино, средняя пермь России.....
.....*G. vaga* Aristov et Rasnitsyn, 2022.
- 31(30) Крыло темное, с большим светлым пятном. Длина переднего крыла 10–11 мм. Местонахождение Сояна, средняя пермь России.....
.....*G. subcostalis* (Martynov, 1928).
- 32(27) CuA правильно гребенчатая назад.
- 33(36) RS с основными и конечными развилками.
- 34(35) R с менее чем 10 ветвями на переднем крае крыла. Длина переднего крыла 15.5 мм. Местонахождение Вайссиг, нижняя пермь Германии..
.....*G. oblonga* (Deichmüller, 1882).
- 35(34) R с более чем 10 ветвями на переднем крае крыла. Длина переднего крыла 10 мм. Местонахождение Чекарда, нижняя пермь России.....
.....*G. semipenna* Aristov, Rasnitsyn et Naugolnykh, sp. nov.
- 36(33) RS правильно гребенчатый. R с более чем 10 ветвями на переднем крае крыла. Длина переднего крыла 9.5–11 мм. Воркутское местонахождение, средняя пермь России.....
.....*G. komia* Aristov, Rasnitsyn et Naugolnykh, 2021.

Glaphyrophlebia semipenna Aristov, Rasnitsyn et Naugolnykh, sp. nov.

Название вида от *semi lat.* — полу- и *penna lat.* — крыло. Название дано из-за характерной окраски.

Голотип — ПИН, № 1700/522, прямой и обратный отпечатки неполного переднего крыла; Россия, Пермский край, Суксунский р-н, левый берег р. Сылвы у д. Чекарда, местонахождение Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание (рис. 3, а, б). Мелкие насекомые. Передний край переднего крыла выпуклый. Костальное поле у оснований RS немного уже субкостального. SC заканчивается у середины крыла, изогнута параллельно его переднему краю, с простыми, соединенными поперечными жилками передними ветвями. RS начинается перед границей базальной трети крыла, отходит от R одним стволом. RS правильно гребенчатый (кроме одной дихотомирующей ветви), с восемью основными ветвями. M простая, почти прямая, с коротким концевым развилком. CuA начинает ветвиться после впадения M₅, за своей серединой. В своей дистальной трети CuA разделена на переднюю ветвь с тремя окончаниями и гребенчатую заднюю более чем с семью ветвями. Поперечные жилки простые, Y- и H-образные, образуют ряды

ячеек в середине медиального и основании интеркубитального полей. Крыло темное, с большим светлым пятном за нодальной линией.

Размеры в мм: длина переднего крыла 10.

Сравнение. Новый вид наиболее сходен с *G. jeckenbachi* Hörschmeyer et Stapf, 2001 из асельского местонахождения Нидермошель (Рейнланд-Пфальц, Германия). Новый вид отличается от него поздно ветвящейся M. У *G. jeckenbachi* M ветвится у своей середины (Hörschmeyer, Stapf, 2001). От *G. uralensis* (Martynov, 1940) из Чекарды новый вид отличается RS, отходящим от R одним стволом. У *G. uralensis* RS отходит от R двумя стволами (Расницын, 1980).

Материал. Голотип.

Glaphyrophlebia glinka Aristov, Rasnitsyn et Naugolnykh, sp. nov.

Название вида от местонахождения Красная Глинка.

Голотип — ГГМ-1844-01/БП-12884, прямой и обратный отпечатки неполного переднего крыла; Россия, Пермский край, Кишертский р-н, правый берег р. Барды у д. Матвеево, местонахождение Красная Глинка; нижняя пермь, кунгурский ярус, филипповский горизонт, лекская свита.

Описание (рис. 3, в, г). Мелкие насекомые. Передний край переднего крыла выпуклый. Костальное поле у оснований RS в 1.5 раза уже субкостального. SC заканчивается за серединой крыла, не параллельна его переднему краю, с простыми передними ветвями. RS начинается перед серединой крыла, отходит от R одним стволом, гребенчатый назад, более чем с пятью ветвями. M до дистальной трети крыла простая. CuA начинает ветвиться перед впадением M₅, гребенчатая. Задняя (отходящая перед вершиной M₅) ветвь CuA простая. Основание простой A₁ изогнуто S-образно, A₂ гребенчатая вперед, с четырьмя основными ветвями и более чем с 10 окончаниями. Поперечные жилки в интеррадиальном поле простые. Окраска в виде темной полосы в прерадиальном поле и темного пятна в основании анальной области.

Размеры в мм: ширина переднего крыла 4, длина около 10.

Сравнение. Новый вид наиболее сходен с *G. borea* Aristov, Rasnitsyn et Naugolnykh, 2021, от которого отличается простой задней ветвью CuA. У *G. borea* эта ветвь начинает ветвиться перед своей серединой (Аристов и др., 2021).

Материал. Голотип.

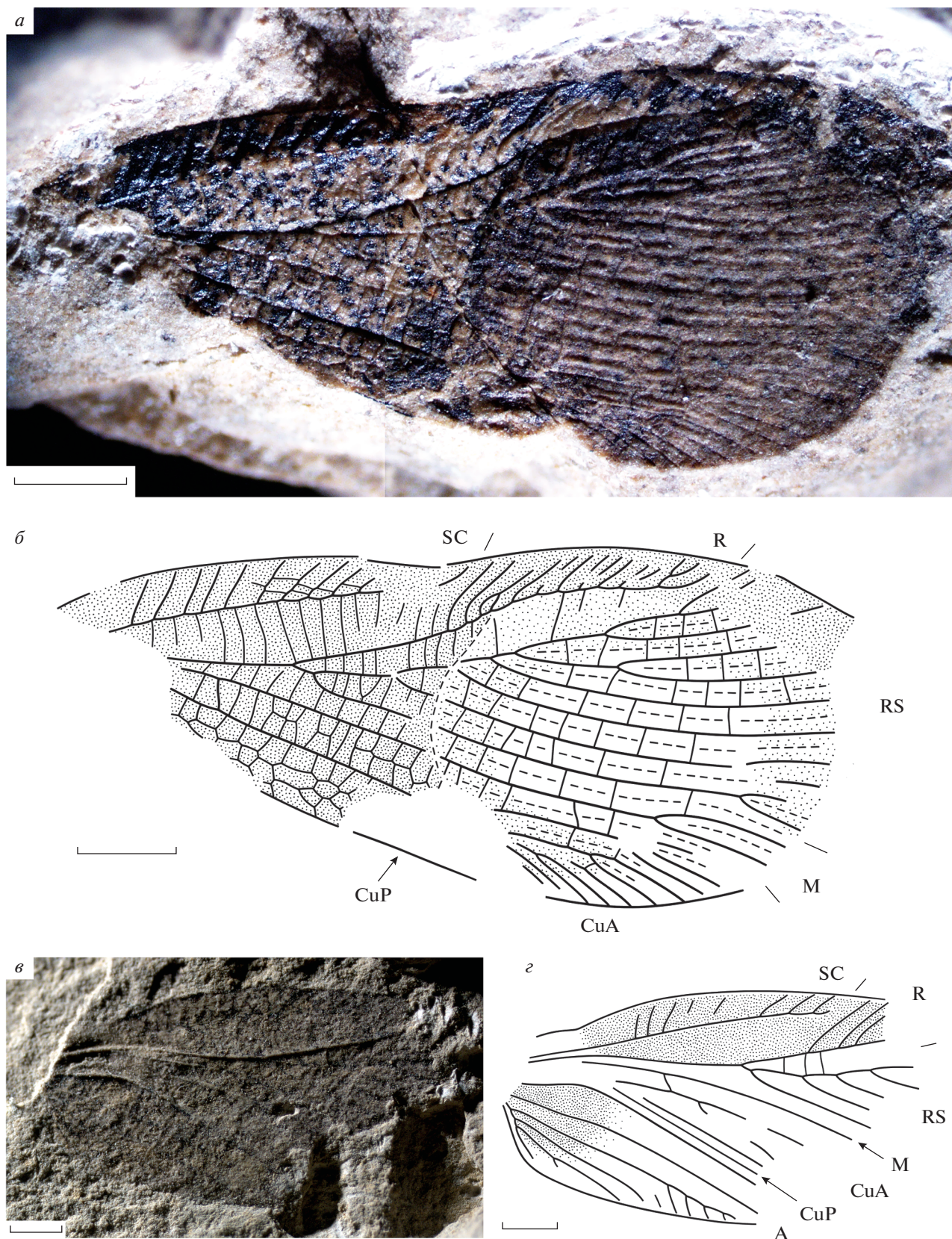


Рис. 3. Новые представители рода *Glarygrophlebia* из местонахождений Чекарда и Красная Глинка (нижняя пермь Пермского края России), передние крылья: *a, б* – *G. semirepna* sp. nov., голотип ПИН, № 1700/522: *a* – общий вид, *б* – прорисовка жилкования; *в, з* – *G. glinka* sp. nov., голотип ГГМ-1844-01/БП-12884: *в* – общий вид, *з* – прорисовка жилкования. Длина масштабной линейки 1 мм.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристов Д.С., Расницын А.П.* Новый и малоизвестные виды Blattinopsidae (Insecta: Blattinopsida) из средней перми России // Палеонтол. журн. 2021. № 3. С. 49–55.
- Аристов Д.С., Расницын А.П.* Новые Blattinopsidae (Insecta: Blattinopsida) из средней перми европейской части России // Палеонтол. журн. 2022. № 2. С. 69–73.
- Аристов Д.С., Расницын А.П., Наугольных С.В.* Новые Blattinopsidae (Insecta: Blattinopsida) из пермских отложений Печорского бассейна (республика Коми, Россия) в контексте эволюции ландшафта и растительности // Палеонтол. журн. 2021. № 6. С. 55–62.
- Деревягин В.С., Свидзинский С.А., Седлецкий В.И. и др.* Нижнепермская галогенная формация Северного Прикаспия. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 1981. 397 с.
- Жарков М.А.* Палеогеографические перестройки и обстановки седиментации в перми и раннем триасе // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / Ред. Семихатов М.А., Чумаков Н.М. М.: Наука, 2004. С. 158–180 (Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 550).
- Мартынов А.В.* Пермские ископаемые насекомые Чекарды // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1940. Т. 11. Вып. 1. С. 5–62.
- Наугольных С.В.* Новый лепидофит из кунгура Среднего Приуралья // Палеонтол. журн. 1994. № 4. С. 131–136.
- Наугольных С.В.* Viatcheslavia vorcutensis Zalessky (плауновидные): морфология, систематика, палеоэкология // Палеонтол. журн. 2001. № 2. С. 97–102.
- Наугольных С.В.* Ископаемые растения из верхней перми Пермского Приуралья (коллекция Г.Т. Мауэра) в Государственном Геологическом музее им. В.И. Вернадского РАН // VM-Novitates. Новости из Геол. музея им. В.И. Вернадского. 2005. № 13. 44 с.
- Наугольных С.В.* Пермские флоры Урала. М.: Геос, 2007. 322 с. (Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 524).
- Наугольных С.В.* Flora Permica. Растительный мир пермского периода. Приуралье. М.: Геос, 2016. 336 с. (Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 612).
- Наугольных С.В., Литвинова Т.В.* Условия формирования отложений соликамского горизонта (уфимский ярус) и новые данные о пермских строматолитах Среднего Приуралья (бассейн р. Чусовой, Пермский край) // Тр. Палеонтол. об-ва. Т. 4. М.: ПИН РАН, 2020. С. 57–72.
- Расницын А.П.* Надотряд Caloneuroidea. Отряд Blattinopsida // Историческое развитие класса насекомых / Ред. Родендорф Б.Б., Расницын А.П. М.: Наука, 1980. С. 38–41 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 178).
- Расницын А.П., Сукачева И.Д., Аристов Д.С.* Пермские насекомые воркутской серии Печорского бассейна и их стратиграфическое значение // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 63–75.
- Силантьев В.В.* Соликамский горизонт Пермского Приуралья // Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Поволжья и Прикамья. Казань: Экоцентр, 1996. С. 13–55.
- Сонин Г.В.* Морфогенез жизненных форм и эколого-морфологическая классификация строматолитов // Научные перспективы XXI века. Достижения и перспективы нового столетия. Часть 3. 5(12). Новосибирск, 2015. С. 158–166.
- Hörschemeyer T.* Fossil insects from the Lower Permian of Niedermoschel (Germany) // Proc. 1st Intern. Palaeontomol. Conf. Moscow. 1998. Bratislava: AMBA projects, 1999. P. 57–60.
- Hörschemeyer T., Stapf H.* Review of Blattinopsidae (Protrichoptera) with description of new species from the Lower Permian of Niedermoschel (Germany) // N. Jb. Geol. Paläontol. Abhand. 2001. V. 221. № 1. P. 81–109.
- Naugolnykh S.V.* Sporophyll morphology and reconstruction of the heterosporous lycopod Tomiostrobus radiatus Neuburg emend. from the Lower Triassic of Siberia (Russia) // Palaeobot. 2012. V. 61. P. 387–405.
- Naugolnykh S.V.* The heterosporous lycopodiophyte Pleuromeia rossica Neuburg, 1960 from the Lower Triassic of the Volga River basin (Russia): organography and reconstruction according to the ‘Whole-Plant’ concept // Wulfenia. 2013. V. 20. P. 1–16.
- Naugolnykh S.V.* Fossil flora and stratigraphy of the terrigenous Kungurian beds (Lower Permian) of the basin of the Barda River (Urals, Perm krai) // Stratigr. Geol. Correlation. 2014. V. 22. № 7. P. 680–707.
- Naugolnykh S.V.* Fossil flora from the Kazanian (Middle Permian) Iva-Gora locality, Soyana River, Arkhangelsk Region, Russia // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 11. P. 1193–1205.
- Naugolnykh S.V.* Lower Kungurian shallow-water lagoon biota of the Middle Cis-Urals, Russia: towards the paleoecological reconstruction // Global Geol. 2017. V. 20. № 1. P. 1–13.
- Naugolnykh S.V.* Lower Permian conifers of the Urals: taxonomic and morphological diversity and paleoecology // Paleontol. J. 2018. V. 52. № 7. P. 34–51.
- Naugolnykh S.V., Zavalova N.E.* Densoisporites polaznaensis sp. nov.: with comments on its relation to Viatcheslavia vorcutensis Zalessky // Palaeobot. 2004. V. 53. P. 21–33.
- Rasnitsyn A.P., Aristov D.S.* New species of the genus Blattinopsis Giebel, 1867 (Insecta: Blattinopsida: Blattinopsidae) from the Permian of Taimyr Peninsula, Russia // Far East. Entomol. 2021. № 437. P. 6–9.
- Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J.* (eds.). History of Insects. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. 417 p.
- Silantiev V.V.* Solikamskian Horizon of the Permian in the Fore-Urals // Stratotypes and reference sections of the Upper Permian in the regions of the Volga and Kama Rivers. Moscow: Geos, 1998. P. 11–31.
- Tang Z., Zhang Y., Naugolnykh S.V. et al.* Ufadendron elongatum sp. nov., an Angaran lycopsid from the Upper Permian of Inner Mongolia, China // J. Earth Sci. 2020. V. 31. № 1. P. 1–8.
- Zherikhin V.V.* Ecological history of terrestrial insects // History of Insects / Eds. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 331–388.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1, 8. Спорофиллы *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky; Пермский край, местонахождение Полазна; средняя пермь, уфимский ярус, соликамский горизонт.

Фиг. 2, 3, 5. Микроспоры *Densoisporites polaznaensis* Naugolnykh et Zavialova, принадлежавшие *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky; Пермский край, местонахождение Полазна. Диаметр микроспор равен 50 мкм.

Фиг. 4, 6, 7. *V. vorcutensis* Zalessky: 4, 7 – фрагменты коры различной степени декортикации; Пермский край, местонахождение Полазна; 6 – фрагмент ствола; местонахождение Устье Сылвы напротив пос. Старые Ляды; средняя пермь, уфимский ярус, соликамский горизонт.

Длина масштабной линейки на фиг. 1, 4, 6–8 соответствует 1 см.

Объяснение к таблице VII

Фиг. 1–4, 6. *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky, фрагменты коры различной степени декортикации; Пермский край, местонахождение Полазна; средняя пермь, уфимский ярус, соликамский горизонт.

Фиг. 5. *Laevigatisporites* sp., мегаспоры; Пермский край, местонахождение Мазуевка; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт.

Длина масштабной линейки на фиг. 1–4 соответствует 1 см, на фиг. 5, 6 – 1 мм.

Review of Blattinopsida (Insecta) and Flora of Latest Early and Early Middle Permian in European Part of Russia

D. S. Aristov^{1, 2}, A. P. Rasnitsyn^{1, 3}, S. V. Naugolnykh⁴

¹*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117997 Russia*

²*Cherepovets State University, Cherepovets, 162602 Russia*

³*Natural History Museum, London, SW7 5BD UK*

⁴*Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119017 Russia*

A composition of the order Blattinopsida (Insecta) and plants in the later Early and early Middle Permian of the European Russia is reviewed. *Glaphyrophlebia semipenna* sp. nov. and *G. glinka* sp. nov. are described as new taxa from the Lower Permian of Chekarda and Krasnaya Glinka localities in the Perm Region of Russia. Key to the genus *Glaphyrophlebia* is provided. Blattinopsida are hypothesized to feed on heterosporous lycopodiophytes using their spores.

Keywords: Insecta, Blattinopsida, Blattinopsidae, Lower and Middle Permian, Russia, heterosporous lycopodiophytes, *Viatcheslavia*

УДК 565.768.1

НОВЫЙ ВИД РОДА PSEUDAULETES VOSS (COLEOPTERA: RHYNCHITIDAE) ИЗ БАЛТИЙСКОГО ЯНТАРЯ

© 2022 г. А. А. Легалов^{a, b, c, *}^aИнститут систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, 630091 Россия^bАлтайский государственный университет, Барнаул, 656049 Россия^cТомский государственный университет, Томск, 634050 Россия

*e-mail: fossilweevils@gmail.com

Поступила в редакцию 27.01.2022 г.

После доработки 04.04.2022 г.

Принята к публикации 04.04.2022 г.

В статье описан новый вид жуков-ринхитид *Pseudauletes* (*Eoroseudauletes*) *balticus* sp. nov. из балтийского янтаря. Новый вид отличается от *P. (E.) championi* (Sharp, 1889) редко пунктированной переднепинкой, чья длина больше ширины, и усиками, прикрепленными ближе к основанию головотрубки. Обсуждаются возможные связи между фауной *Curculionoidea* балтийского янтаря и американской фауной *Limalophus* и *Toxorhynchus* в эоцене, а также современными *Pseudauletes*, *Caulophilus* и *Oxycraspedus* на родовом уровне и *Anypotactini* на уровне трибы.

Ключевые слова: Rhynchitinae, Auletini, Pseudauletina, поздний эоцен

DOI: 10.31857/S0031031X22050075

ВВЕДЕНИЕ

Представители трибы Auletini — самые базальные в надтрибе Rhynchitidae подсемейства Rhynchitinae (Legalov, 2015a). К этой надтрибе относятся шесть триб (Auletini, Cesauletini, Eugnamptini, Derogaini, Rhynchitini и Vuctiscini). Auletini отличаются от остальных триб совместно закругленными надкрыльями, как у Nemonychidae, самого древнего семейства долгоносикообразных жуков, известного с конца средней юры (Легалов, 2022). Хотя семейство Rhynchitidae появляется в палеонтологической летописи в сеномане (Legalov, 2015b), первые Auletini обнаружены в ранне-среднем эоцене Грин-Ривер (Legalov, 2020b). Остальные палеогеновые находки сделаны в позднеэоценовых балтийском и ровенском янтарях (Legalov, 2015b; Vukejs, Legalov, 2019, 2021), а также в терминальном эоцене Флориссанта (Scudder, 1893; Legalov, 2015b, 2020b). Неогеновые Auletini описаны из раннемиоценового доминиканского янтаря (Poinar, Legalov, 2015b).

Подтриба Pseudauletina включает в себя два рода: *Eoroseudauletes* Kania et Legalov, 2019 из балтийского янтаря (Kania, Legalov, 2019) и современный *Pseudauletes* Voss, 1922, включающий 14 видов (Legalov, 2007, 2018). В ископаемом состоянии виды этого рода не были известны.

В представленной работе описывается новый вид рода *Pseudauletes* из эоценового балтийского

янтаря, который является первой находкой рода в палеогене.

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 *Sciadopitys* семейства *Sciadopityaceae* (Sadowski et al., 2016). Возраст балтийского янтаря из этой прусской свиты датируют от среднего эоцена, бартонского яруса (Vukejs et al., 2019), до позднего эоцена, приабонского яруса (Perkovsky et al., 2007).

Типовой материал хранится в коллекции Ин-та систематики и экологии животных 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 М.В.Л. Баркли (M.V.L. Barclay) (Лондон), Л. Бэнэ (L. Behne) (Мюнхенберг), К.-Д. Класса (K.-D. Klass) (Дрезден), О. Йегера (O. Jaeger) (Дрезден), Р. Погги (R. Poggi) (Генуя), Й. Виллерс (J. Willers) (Берлин), и Д. Тельнова (Лондон) за возможность изучения материалов по роду *Pseudauletes*.

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО RHYNCHITIDAE GISTEL, 1848

ПОДСЕМЕЙСТВО RHYNCHITINAE GISTEL, 1848

Надтриба Rhynchitidae Gistel, 1848

Триба Auletini Desbrochers des Loges, 1908

Подтриба Pseudaultina Voss, 1933

Род Pseudaultes Voss, 1922

Подрод Eopseudaultes Legalov, 2007

Pseudaultes (Eopseudaultes) balticus Legalov, sp. nov.

Название вида — от Балтики.

Голотип — BA2019/10 (жук в янтаре хорошо виден, снизу покрыт белым налетом; возле верхней левой части переднеспинки янтарь поврежден); балтийский янтарь, поздний эоцен.

Описание (рис. 1). Тело черное, блестящее, покрытое длинными торчащими темными щетинками. Головотрубка длинная, слабоизогнутая, явственно расширяющаяся на вершине, уплощенная сверху, мелко пунктированная. Длина головотрубки в 1.7 раза больше длины переднеспинки, в 4.1 раза больше ширины на вершине, в 7.3 раза больше ширины на середине и в 5.0 раз больше ширины на основании. Мандибулы с зубцом на внешнем крае. Глаза округленные, явственно выступают из контура головы, мелкофасеточные. Лоб довольно широкий, слабовыпуклый, мелко пунктированный. Ширина лба немного больше ширины головотрубки на основании. Длина висков примерно в 1.4 раза больше длины глаза. Темя слабовыпуклое, пунктированное. Усики не коленчатые, прикреплены перед серединой головотрубки. Первый—восьмой членики усиков удлинненно-конические. Длина первого членика в 1.8 раза больше его ширины на вершине. Длина второго членика примерно в 2.8 раза больше его ширины на вершине и равна длине первого членика. Ширина второго членика составляет примерно 0.6 ширины первого членика. Длина третьего членика в 5.2 раза больше его ширины на вершине и примерно в 1.4 раза больше длины второго членика. Ширина третьего членика составляет примерно 0.8 ширины второго членика. Длина четвертого членика примерно в 4.0 раза больше его ширины на вершине и составляет примерно 0.8 длины третьего членика. Ширина четвертого членика равна ширине третьего членика. Пятый—седьмой членики примерно равной ширины. Длина пятого членика примерно в 3.2 раза больше его ширины на вершине и немного меньше длины четвертого членика. Ширина пятого членика в 1.2 раза больше ширины четвертого членика. Длина шестого членика примерно в 2.2 раза больше его ширины на вершине и составляет примерно 0.7 длины пятого членика. Длина седьмого членика вдвое больше его ширины на вершине и немного меньше дли-

ны шестого членика. Длина восьмого членика примерно в 1.4 раза больше его ширины на вершине и составляет примерно 0.8 длины седьмого членика. Ширина восьмого членика примерно в 1.2 раза больше ширины седьмого членика. Булава крупная, не компактная. Длина девятого членика примерно в 1.5 раза больше его ширины на вершине и в два раза больше длины восьмого членика. Ширина девятого членика в 1.9 раза больше ширины восьмого членика. Длина десятого членика в 1.5 раза больше его ширины на вершине и составляет 0.9 длины девятого членика. Ширина десятого членика немного меньше ширины девятого членика. Длина 11-го членика примерно в 2.2 раза больше его ширины на вершине и примерно в 1.4 раза больше длины десятого членика. Ширина 11-го членика равна ширине десятого членика. Гулярный шов одинарный. Переднеспинка колоколовидная, редко и мелко пунктированная. Длина переднеспинки примерно вдвое больше ширины на вершине, немного больше ширины на середине и в 1.4 раза больше ширины на основании. Диск переднеспинки слабовыпуклый. Бока слабо округленные. Щиток явственный, примерно равной длины и ширины, пятиугольный. Надкрылья явственно выпуклые, почти прямоугольные, с наибольшей шириной за серединой. Плечи выпуклые. Длина надкрылий в два раза больше длины переднеспинки, примерно в 1.2 раза больше ширины на основании, в 1.2 раза больше ширины на середине и в 1.6 раза больше ширины в вершинной четверти. Надкрылья в спутанной пунктировке из редких и крупных точек. Промежутки между точками широкие, уплощенные, гладкие. Вершины надкрылий закруглены совместно. Эпиплевры явственные. Переднегрудь без заглазничных лопастей, пунктированная. Пре- и посткоккальные части переднегруды очень короткие. Тазиковые впадины переднегруды соединенные, расположены на середине переднегруды. Заднегрудь слабовыпуклая, пунктированная; ее длина равна длине заднего тазика. Эпистерны заднегруды узкие, в 4.0 раза больше ширины на середине. Брюшко выпуклое, пунктированное. Первый и второй вентриты удлинненные и сросшиеся, равной длины. Длина первого вентрита примерно равна максимальной длине заднего тазика. Длина третьего вентрита составляет 0.8 длины второго вентрита. Длина четвертого вентрита составляет 0.75 длины третьего вентрита. Длина пятого вентрита примерно в 1.6 раза больше длины четвертого вентрита. Ноги длинные. Передние тазики конические. Бедралавовидные, без зубцов. Голени узкие и длинные, расширенные к вершине, с мелкозубренным килем на наружном крае, без ункуса и мукро. Лапки длинные, немного короче половины дли-



Рис. 1. *Pseudauletes (Eopseudauletes) balticus* sp. nov., голотип ВА2019/10, общий вид: *а* – дорсально; *б* – вентрально; *в* – латерально; балтийский янтарь, поздний эоцен. Длина масштабного отрезка 1.0 мм.

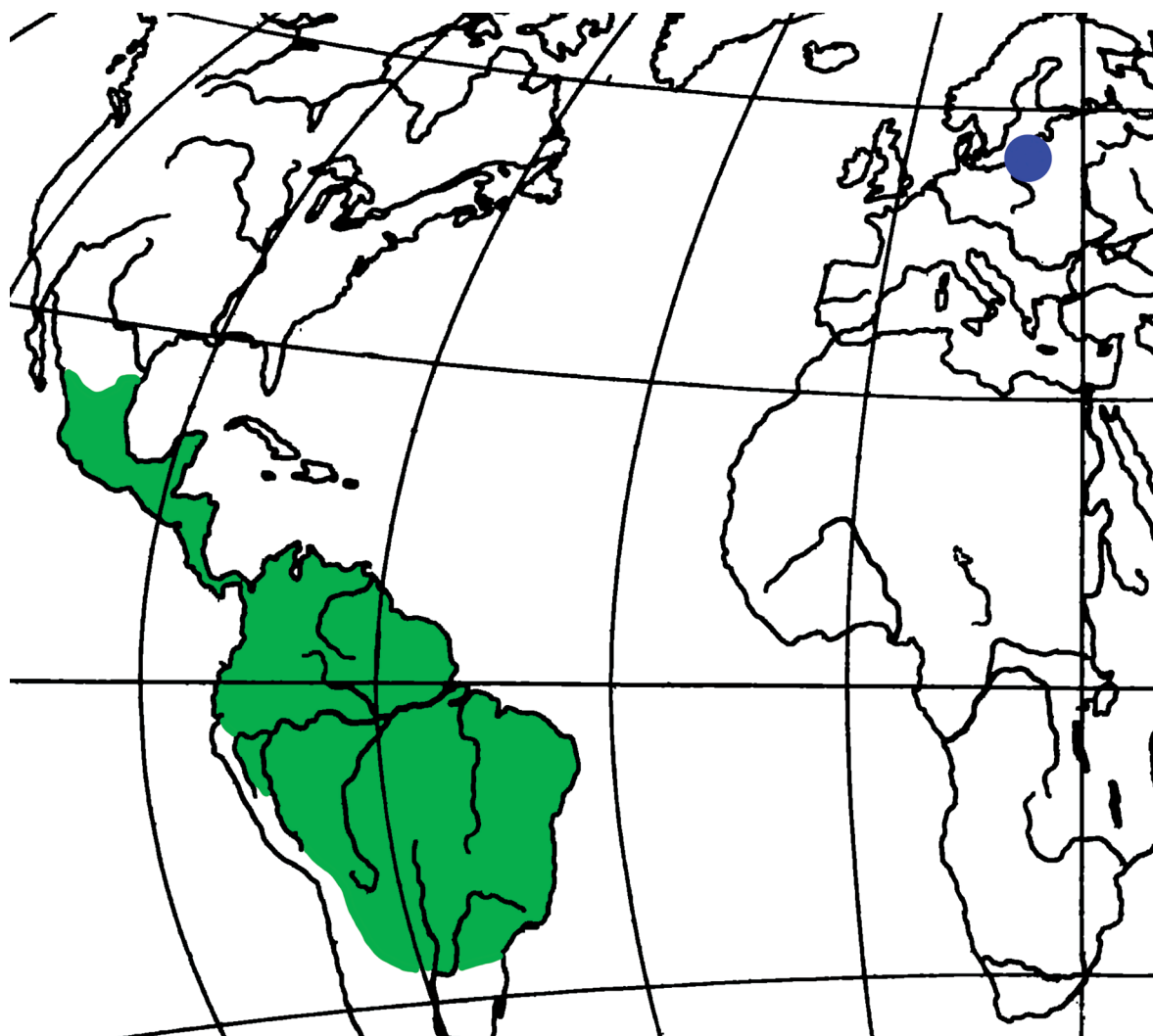


Рис. 2. Распространение рода *Pseudauletus*: синяя точка — ископаемая находка; зеленая область — современное распространение.

ны голени. Первый и второй членики лапок удлинено-трапециевидные. Третий членик лапок двухлопастный. Коготки не сросшиеся, слабо расставленные, с зубцами.

Размеры в мм: длина тела без головотрубки — 4.7; длина головотрубки — 2.5.

Сравнение. Новый вид широкими надкрыльями сходен с центральноамериканским *P. (Eopseudauletus) championi* (Sharp, 1889), но отличается редко пунктированной переднеспинкой, чья длина больше ширины, и усиками, прикрепленными ближе к основанию головотрубки.

Замечания. Новый вид отнесен к семейству Rhynchitidae, поскольку у него почти гомонимные вентриты брюшка, не сросшиеся коготки лапок, одинарный гулярный шов, и голени без ункуса. Слабо расставленные коготки лапок являются признаком подсемейства Rhynchitinae. Новый вид помещен в надтрибу Rhynchititae, по-

скольку обладает мандибулами с зубцом на внешнем крае. Совместно закругленные вершины надкрылий указывают на принадлежность к трибе Auletini. Размещение нового вида в подтрибе *Pseudauletina* подтверждается голениями с килем на наружном крае и коготками с зубцами. Новый вид относится к роду *Pseudauletus*, поскольку характеризуется телом, покрытым густыми торчащими щетинками, а также длинной, уплощенной сверху головотрубкой. Темное брюшко и усики, прикрепленные перед серединой головотрубки, указывают на принадлежность к подроду *Eopseudauletus* Legalov, 2007.

Материал. Голотип.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Находка нового вида из современного неотропического рода позволяет обсудить связи фауны

долгоносикообразных жуков балтийского янтаря и Нового Света. Виды рода *Pseudauletes* распространены от Мексики до Аргентины (рис. 2). Они не заходят на севере на территорию США и в Чилийско-Патагонскую область на юге. Сходное современное распространение имеет род *Saulophilus* Wollaston, 1854, представленный тремя видами в балтийском янтаре (Legalov, 2020a) и двумя в ровенском (Legalov et al., 2019). Род *Toxorhynchus* Scudder, 1893 [один вид в балтийском и один вид в ровенском янтарях (Bukejs, Legalov, 2020; Legalov, 2021)] имеет более широкий ареал, охватывающий небореальную Северную Америку и Южную Америку. Представители этого рода описаны из позднего эоцена США и раннего миоцена Эспаньолы (Poinar, Legalov, 2015a). Связи с Чилийско-Патагонской областью демонстрирует род *Oxucraspedus* Kuschel, 1955, вымерший вид которого был обнаружен в балтийском янтаре (Legalov, 2016). Самые обычные долгоносики в балтийском янтаре – виды рода *Raonauractus* Voss, 1953, который относится к преимущественно неотропической (на север до Техаса) трибе *Aпуротастини*. Наряду с современными фаунистическими связями, *Limalophus* *poinari* Legalov, 2020 из балтийского янтаря (Legalov, 2020a), относящийся к вымершему роду *Limalophus* Scudder, 1893 из среднего–позднего эоцена США, подтверждает сходство эоценовых фаун Америки и Европы. Вероятно, связь между фаунами Северной Америки и Европы в эоцене осуществлялась через сухопутный “мост”, включавший Гренландию и располагавшийся в поясе теплых температур (Boucot et al., 2013), что позволяло долгоносикообразным жукам перемещаться с одного континента на другой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Legalov A.A. Новые жуки-долгоносики семейства Brentidae (Coleoptera) из балтийского янтаря // Палеонтол. журн. 2021. № 1. С. 99–103.
- Legalov A.A. Обзор юрских долгоносиков рода *Belonotaris* Arnoldi (Coleoptera: Nemonychidae) с прямой головотрубкой // Палеонтол. журн. 2022. № 2. С. 79–88.
- Boucot A.J., Chen X., Scotese C.R. Phanerozoic paleoclimate: an atlas of lithologic indicators of climate. SEPM, 2013. 478 p. (Concepts in Sedimentol. and Paleontol. № 11).
- Bukejs A., Alekseev V.I., Pollock D.A. Waidelotinae, a new subfamily of Pyrochroidae (Coleoptera: Tenebrionoidea) 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.
- Bukejs A., Legalov A.A. The first record of Rhynchitidae (Coleoptera) from Rovno amber // Entomol. Fennica. 2019. V. 30. № 4. P. 168–172.
- Bukejs A., Legalov A.A. The first record of Brentidae (Coleoptera) in Eocene Rovno amber with description of a new fossil species of *Toxorhynchus* Scudder, 1893 // Fossil Rec. 2020. V. 23. P. 169–177.
- Bukejs A., Legalov A.A. Two new species of the family Rhynchitidae (Coleoptera: Curculionoidea) from Eocene Baltic amber, with key to species and assumed trophic relationships // Fossil Rec. 2021. V. 24. P. 117–127.
- Kania J., Legalov A.A. A new genus of tooth-nosed snout weevils (Coleoptera: Rhynchitidae) in Baltic amber // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 10. P. 1040–1044.
- Legalov A.A. Leaf-rolling Weevils (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) of the World Fauna. Novosibirsk: Agro-Siberia, 2007. 523 p.
- Legalov A.A. The family Rhynchitidae (Insecta: Coleoptera) in the Himalayas // Biodiv. und Naturausst. im Himalaya. 2015a. Bd 5. P. 479–486.
- Legalov A.A. Fossil Mesozoic and Cenozoic weevils (Coleoptera, Obrienioidea, Curculionoidea) // Paleontol. J. 2015b. V. 49. № 13. P. 1442–1513.
- Legalov A.A. Two new genera and four new species of fossil weevils (Coleoptera: Curculionoidea) in Baltic amber // Entomol. Fennica. 2016. V. 27. № 2. P. 57–69.
- Legalov A.A. Annotated key to weevils of the world. Part 1. Families Nemonychidae, Anthribidae, Belidae, Ithyceridae, Rhynchitidae, Brachyceridae and Brentidae // Ukr. J. Ecol. 2018. V. 8. № 1. P. 780–831.
- Legalov A.A. A review of the Curculionoidea (Coleoptera) from European Eocene ambers // Geosciences. 2020a. V. 10. № 1(16). P. 1–74.
- Legalov A.A. Fossil history of Curculionoidea (Coleoptera) from the Paleogene // Geosciences. 2020b. V. 10(9). № 358. P. 1–50.
- Legalov A.A., Nazarenko V.Yu., Perkovsky E.E. New weevils (Coleoptera: Curculionidae) from Rovno amber // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 10. P. 1045–1059.
- 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. 2015a. V. 27. № 2. P. 134–157.
- Poinar G.Jr., Legalov A.A. Two new species of the genus *Rhynchitobius* Sharp, 1889 (Coleoptera: Rhynchitidae) in Dominican amber // Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.). 2015b. V. 51. № 1. P. 70–77.
- 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.
- Scudder S.H. Tertiary rhynchophorus Coleoptera of the United States // Monogr. US Geol. Surv. Terr. 1893. V. 21. P. 1–206.

A New Species of the Genus *Pseudauletes* Voss (Coleoptera: Rhynchitidae) from Baltic Amber

A. A. Legalov^{1, 2, 3}

¹*Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia*

²*Altai State University, Barnaul, 656049 Russia*

³*Tomsk State University, Tomsk, 634050 Russia*

A new species of rhynchitid beetle *Pseudauletes* (*Eopseudauletes*) *balticus* sp. nov. is described from Baltic amber. The new species differs from *P. (E.) championi* (Sharp, 1889) in the sparsely punctate pronotum, which longer than wide, and in the antennae inserted closer to the base of the rostrum. Possible faunistic relationships are discussed. Possible faunistic relationships between the Curculionoidea of Baltic amber and the fauna of *Limalophus* and *Toxorhynchus* in the Eocene, as well as the Recent *Pseudauletes*, *Caulophilus* and *Oxy-craspedus* at the generic level and Anypotactini at the tribe level are discussed.

Keywords: Rhynchitinae, Auletini, Pseudauletina, Late Eocene

УДК 567.4:551.736(470.1/.6)

К РЕВИЗИИ ПЕРМСКИХ ЛУЧЕПЕРЫХ РЫБ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ. ЧАСТЬ 1

© 2022 г. А. С. Бакаев*

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

*e-mail: alexandr.bakaev.1992@mail.ru

Поступила в редакцию 09.03.2022 г.

После доработки 28.03.2022 г.

Принята к публикации 28.03.2022 г.

Ревизована часть оригиналов пермских лучеперых рыб европейской части России из коллекции Д.Н. Есина, переданной в Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН. Приведены описания и изображения таксонов, сохранивших оригинальный (присвоенный при первом описании) систематический статус: *Acropholis kamensis*, *A. silantievi*, *Kazanichthys golyushermensis*, *K. viatkensis*, *Boreolepis tataricus*. При этом изображение голотипа *Kazanichthys viatkensis* публикуется впервые.

Ключевые слова: Actinopterygii, чешуя, пермь, Восточная Европа, стратиграфия

DOI: 10.31857/S0031031X2205004X

ВВЕДЕНИЕ

Д.Н. Есин сыграл важнейшую роль в изучении лучеперых рыб перми Европейской России. Свою коллекцию Дмитрий Николаевич собирал на базе Московского государственного ун-та (МГУ), однако после его смерти в 2003 г. она была передана в Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН и до последнего момента не подвергалась ревизии, а хранилась под устаревшими номерами МГУ.

Всего в коллекции Есина находились оригиналы 12 описанных им видов рыб: *Wardichthys inobilis* Esin, 1993 (Есин, 1993), *Acropholis kamensis* Esin, 1995, *Kazanichthys golyushermensis* Esin, 1995, *Koinichthys ivachnenkoi* Esin, 1995, *Elonichthys contortus* Esin, 1995 (Есин, 1995), *Acropholis silantievi* Esin, 1996, *Kazanichthys viatkensis* Esin, 1996, *Boreolepis tataricus* Esin, 1996, *Reticulolepis insolita* Mashin et Esin, 1996, *Acroctenolepis nikolaevae* Esin, 1996, *Amblypterina grandicostata* Esin, 1996 и *A. pectinata* Esin, 1996 (Есин, Машин, 1996). При осмотре переданной коллекции оригинальные экземпляры *Koinichthys ivachnenkoi* и *Elonichthys contortus* обнаружить не удалось. Среди оставшихся таксонов некоторые сохранили свой систематический статус (*Acropholis kamensis*, *A. silantievi*, *Kazanichthys golyushermensis*, *K. viatkensis*, *Boreolepis tataricus*), а другие изменили его (*Wardichthys inobilis*, *Reticulolepis insolita*, *Acroctenolepis nikolaevae*, *Amblypterina grandicostata*, *A. pectinata*). В настоящей статье рассматриваются те таксоны, которые не изменили своего систематического статуса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изученный материал представлен изолированными чешуями хорошей и удовлетворительной сохранности, а также неполным скелетом *Kazanichthys viatkensis*, из четырех местонахождений (рис. 1). Оригиналы *Acropholis silantievi* происходят из местонахождения Печора (Дозмер). Чешуи *Acropholis kamensis* и *Kazanichthys golyushermensis* извлечены из местонахождения Голушерма-2. Голотип *Kazanichthys viatkensis* был обнаружен в местонахождении Шихово-Чирки. Оригиналы *Boreolepis tataricus* происходят из местонахождения Пронькино.

Для описания общей морфологии использована терминология, предложенная Есиным (1995а). При описании изолированных чешуй использовалась предложенная Есиным (1990) методика. Терминология, применяемая в статье для описания ультраструктуры свободного поля чешуи, взята по Т. Мярсс (Märss, 2006). Снимки отдельных чешуй выполнены в кабинете приборной аналитики ПИН РАН на микроскопах TESCAN VEGA-II XMU и TESCAN VEGA-III XMU (без напыления). Общее фото голотипа *Kazanichthys viatkensis* выполнено при помощи фотоаппарата Canon EOS 650D.

ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ

Печора (Дозмер). Республика Коми, Троицко-Печорский р-н; правый берег р. Печоры, в 0.5 км ниже устья р. Дозмера (Ефремов, Вьюшков, 1955;

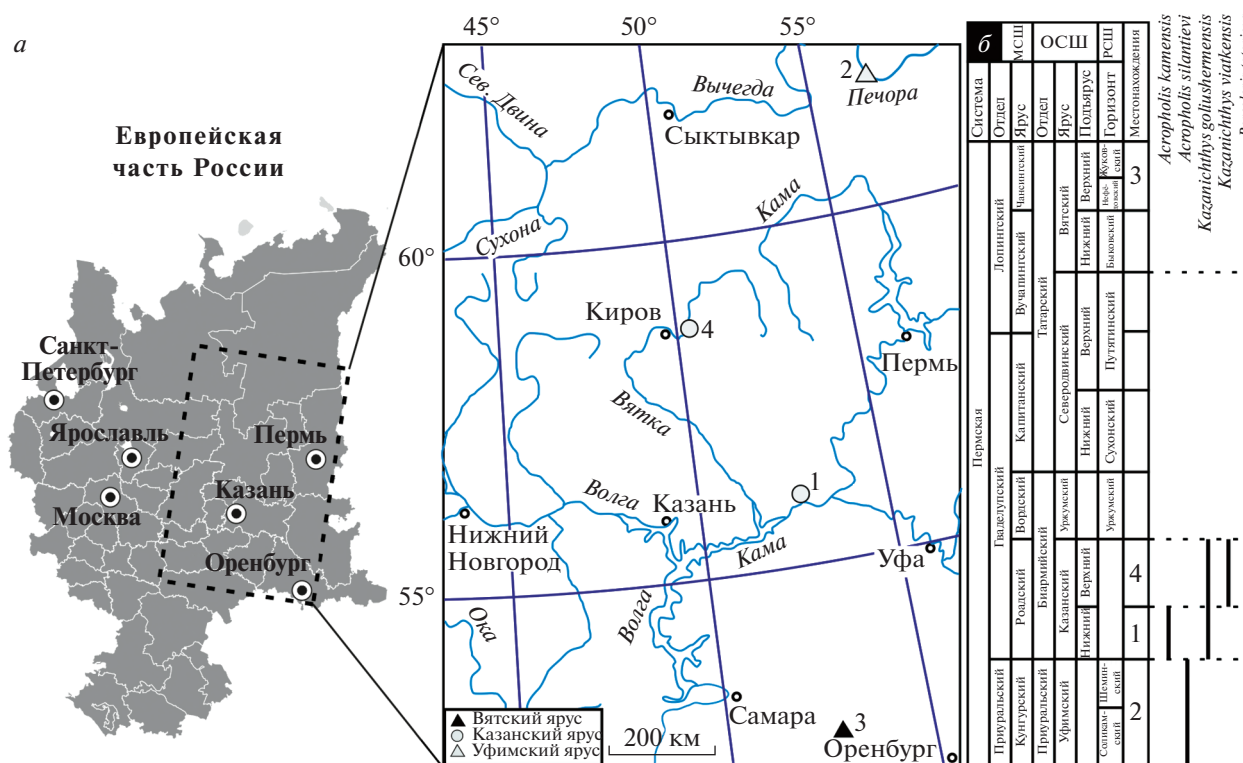


Рис. 1. Географическое и стратиграфическое распространения описываемых рыб: *а* – карта европейской части России с местонахождениями: 1 – Голюшерма-2; 2 – Печора (Дозмер); 3 – Пронькино; 4 – Шихово-Чирки; *б* – стратиграфическая шкала и распространение описанных таксонов. Сокращения: МСШ – международная стратиграфическая шкала; ОСШ – общая стратиграфическая шкала; РСШ – региональная стратиграфическая шкала.

Ивахненко и др., 1997), в 7 км к северу от пос. Знаменка.

Костеносный уровень: слой 6. Известняк, черный, тонкоплитчатый, битуминозный с обильными обугленными остатками растений. Видимая мощность 0.6 м (Ефремов, Вьюшков, 1955).

Палеонтологический материал: рыбы: *Acropholis silantiewi*, *Grygorichthys muchisoni* (Fischer), *Acropholis* sp., *Kazanichthys* sp., *Platysomus* sp., *Palaeostrugia* cf. *rhombifera* (Eichwald), *Acrolepis* cf. *sedgwicki* Agassiz, cf. *Plegmolepis* sp., *Elonichthys* sp., *Kargalichthys* sp., *Alilepis* sp. (Есин, 1995а); тетраподы *Clamorosaurus nocturnus* Gubin, *Nyctiboetus* cf. *kassini* Tchudinov, *Riabininus uralensis* (Riabinin) (Ивахненко и др., 1997).

Стратиграфический уровень: нижнепермский (приуральский) отдел, уфимский ярус (Ивахненко и др., 1997).

Голюшерма-2. Удмуртская Республика, Алнашский р-н; овраг Первые Прудки, недалеко от дер. Благодать, левая ветвь оврага Тахташур (Шахтерский), правый берег р. Голюшерминка, правого притока р. Иж (Голубев, 2001).

Костеносный уровень: слой 14. Уголь с просями и линзами глины темно-серой, в различ-

ной степени углистой. Мощность 1 м (Голубев, 2001).

Палеонтологический материал: рыбы: *Acropholis kamensis*, *A. stensioei*, *Kazanichthys golyushermensis* (Есин, 1995а); двусторчатые моллюски; растения: макро остатки *Paracalamites* sp., спорово-пыльцевой комплекс *Striatohaplopinites perfectus*–*Limitisporites* (Голубев, 2001).

Стратиграфический уровень: среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, нижнеказанский подъярус, байтуганские слои, пачка В (Голубев, 2001).

Пронькино. Оренбургская обл., Сорочинский р-н; левый коренной склон долины р. Боровка, в 1 км от центральной площади с. Пронькино, примерно на половине высоты склона (Ефремов, Вьюшков, 1955).

Костеносный уровень: слой 31. Песчаник светло-серый или зеленоватый, реже красноватый, пестрый, неравномерно уплотненный, сильно глинистый, мелкозернистый, переслаивающийся с глинистым алевритом. Мощность 0.5 м (Ефремов, Вьюшков, 1955).

Палеонтологический материал: рыбы: *Gnathorhiza* cf. *otschevi* Minich, *Boreolepis tataricus*, *Toyemia blumentalis* Minich, *Isadia aristoviensis*

Minich, I. cf. suchonensis Minich, *Varialepis vitalii* Minich, *Acropholis* cf. *stensioei*, *Isadia* sp. (Есин, 1995а; Tverdokhlebov et al., 2005); тетраподы: *Dvinosaurus primus*, *Karpinskiosaurus ultimus*, *Chroniosuchus paradoxus*, *Kotlassia* cf. *prima*, *Leogorgon klimovensis*, *Pareiasaurida* fam. indet., *Peramodon* sp. (Ивахненко и др., 1997); конхостраки *Esteria lineata* Lutk., *E. angulata* Lutk., *E. rotunda* Lutk. и *E. elongata* Netsch. (Ефремов, Вьюшков, 1955).

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, кутулукская свита (Голубев, Наумчева, 2019).

Шихово-Чирки. Кировская обл., Слободской р-н; правый берег р. Вятки, выше устья р. Чепцы, ниже дер. Чирки, 22 км от г. Кирова. Костеносная зона расположена в северо-восточном углу карьера, около границы полей Шихово-Чирков и земель известкового завода. Подробное описание см. (Гоманьков и др., 1993).

Костеносный уровень: слой 4. Известняк светлый или серый, плотный или мягкий, переслаивающийся с мергелями серыми, иногда слоистыми. Мощность до 9 м (Ефремов, Вьюшков, 1955).

Палеонтологический материал: рыбы: *Kazanichthys viatkensis*, *Samarichthys nikolaevae*, *Palaeoniscum kasanense*, *Platysomus biarmicus*, *Elonichthys* cf. *contortus*, *Palaeoniscum freiselebeni*, *Kargalichthys pritokensis* (Есин, 1995а); двустворчатые моллюски: *Palaeomutela viatkensis*, *Prilukiella* sp., *P. lata*; тетраподы: *Leptoropha talonophora*, *Melosaurus platyrhinus*, *Nyctiboetus kassini*, *Platyoposaurus watsoni*; растения: *Phyllothesa* sp., *Catamites* sp. (Голубев, 1995).

Стратиграфический уровень: среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, верхнеказанский подъярус, верхнеуслонские слои (Стратотипический ..., 2001).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ
НАДКЛАСС OSTEICHTHYES
КЛАСС ACTINOPTERYGII
ОТРЯД ELONICHTHYIFORMES
СЕМЕЙСТВО ACROLEPIDIDAE ALDINGER, 1937
Род *Acropholis* Aldinger, 1937

***Acropholis kamensis* Esin, 1995**

Табл. VIII, фиг. 9–13 (см. вклейку)

Acropholis kamensis: Есин, 1995б, с. 124, табл. 11, фиг. 21, 22, 25, 26, 29; 1995в, с. 80, рис. 2а, б; Миних, Миних, 2009, с. 65, табл. 2, фиг. 1–5.

Голотип – ПИН, № 5798/1 (ранее – МГУ, № 263-401/1-1), чешуя участка В; Удмуртская Республика, Алнашский р-н, местонахождение Голюшерма-2 (сл. 14); среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, нижнеказанский подъярус, байтуганские слои.

Описание (по: Есин, 1995б, с изменениями). Чешуя крупная, толстая, почти прямоугольная. Антеродорсальный угол высокий и направленный прямо вверх. Антеровентральный угол скошен. Шип короткий, развит слабо. Киль в виде округлого валика. Свободное поле широкое, у чешуи участка В занимает около 1/2 длины чешуи. Погруженное поле может нести небольшие желобки и отверстия, вмещавшие сосуды; оно немного выпуклое, благодаря чему передняя граница плоского в своей передней части свободного поля хорошо заметна. Окончания языковидных выступов округлые или слегка заостренные. Скульптура свободного поля в виде узких, стремящихся к слиянию у постеровентрального угла высоких гребней, треугольно-округлых в сечении. Борозды, разделяющие гребни, широкие, особенно у переднего края свободного поля; в них расположены мелкие поры. У заднего края гребни могут сливаться, образуя единый зубец, но также могут кончаться несколькими отдельными зубцами. Некоторые гребни начинают сливаться у самого начала свободного поля. Гребни почти параллельны большой диагонали чешуи и начинают сходиться вместе лишь у постеровентрального угла.

Размеры. Реконструируемая длина голоти́па (изолированной чешуи) равна примерно 0.5 см, а высота – 0.45 см. Размеры всей рыбы восстановить затруднительно, но при сравнении с близким *A. stensioei*, для которого известны целые скелеты, можно реконструировать общую длину тела *A. kamensis* до 1 м.

Сравнение. От *A. stensioei* Aldinger отличается более узкими и высокими, менее многочисленными гребнями скульптуры и значительно более широкими бороздами между ними.

Замечания. Имеются существенные противоречия между номерами чешуи, указанными в статье (Есин, 1995б) и в кандидатской диссертации (Есин, 1995а). Так, в диссертации, для трех разных чешуи (Есин, 1995а, табл. II, фиг. 4–6) указаны одинаковые номера (МГУ, № 263-401/1-5), но в статье (Есин, 1995б) все три чешуи получили собственные номера. Поэтому в настоящей работе автор ориентируется на нумерацию, представленную в статье.

Распространение. Казанский ярус верхней перми Среднего Прикамья.

Материал. Кроме голоти́па, также из типового местонахождения в колл. ПИН образцы МГУ, №№ 263-401/1-2, 263-401/1-3, 263-401/1-5, 263-401/1-6, получившие, соответственно, ПИН, №№ 5798/2, 5798/3, 5798/4, 5798/5. А также еще пять чешуи, получивших №№ 5798/6–10.

Acropholis silantievi Esin, 1996

Табл. VIII, фиг. 1–8

Acropholis silantievi: Есин, Машин, 1996, с. 280, рис. 5.5-7, табл. 5.5-1, фиг. 1–3; Миних, Миних, 2009, с. 65, табл. 2, фиг. 14–16.

Голотип – ПИН, № 5839/24 (ранее – МГУ, № 201/1-1), чешуя участка А из боковой линии; Республика Коми, Троицко-Печорский р-н, местонахождение Печора (Дозмер); нижнепермский (приуральский) отдел, уфимский ярус; соликамский горизонт.

Описание (по: Есин, Машин, 1996). Чешуи квадратной или прямоугольной формы, крупного и среднего размера. Антеродорсальный угол хорошо развит и направлен вертикально вверх. Киль широкий и плоский или в виде округлого вздутия. Ямка и шип маленькие. Шип сближен с передним верхним углом. Погруженное поле широкое и составляет 1/3 от длины чешуи. На поверхности свободного поля располагаются отчетливые гребни, округленные или округло-треугольные в сечении. Передние окончания языковидных выступов, располагающиеся по переднему краю свободного поля, обычно заостренные. Гребни направлены параллельно большей диагонали чешуи. Часто наблюдается попарное слияние гребней, обычно это происходит в средней части свободного поля. Наблюдается перемычка, соединяющие два или три параллельно располагающихся гребня. Помимо длинных гребней, протягивающихся от переднего до заднего края свободного поля, имеются и короткие зубцевидные гребешки. Они расположены преимущественно вблизи заднего края и в заднем верхнем углу свободного поля. Задние окончания гребешков узкие, вытянутые, остро оканчивающиеся, нередко выступают за задний край чешуи, образуя зубцы. Бороздки, разделяющие гребни, не широкие, но глубокие.

Размеры. Длина голотипа (изолированной чешуи) равна примерно 0.5 см, а высота – 0.6 см. Размеры всей рыбы восстановить затруднительно, но при сравнении с близким *A. stensioei*, для которого известны целые скелеты, можно реконструировать общую длину тела *A. silantievi* до 1 м.

Сравнение. От наиболее близкого вида *A. kamensis* отличается более узкими и многочисленными гребнями скульптуры, более узкими разделяющими их бороздками, наличием перемычек между гребнями, более узкими передними окончаниями гребней, наличием коротких гребешков вблизи заднего края чешуи.

Замечание. При первоописании не была приведена фотография чешуи голотипа, однако ее схематический рисунок (Есин, Машин, 1996, рис. 5.5-7) позволил опознать типовой образец.

Распространение. Уфимский ярус среднепермского (биармийского) отдела пермской системы; север и восток европейской части России.

Материал. Кроме голотипа, в колл. ПИН переданы образцы МГУ, №№ 201/1-4, 201/1-6, 201/1-12, 201/1-13, получившие, соответственно, номера ПИН, №№ 5839/25, 5839/26, 5839/27, 5839/28; и образцы без номеров, получившие номера ПИН, №№ 5839/29, 5839/30, 5839/31; все из типового местонахождения. Обр. МГУ, № 201/1-1 (Есин, Машин, 1996; табл. 5.5-1, фиг. 1) был сильно поврежден при транспортировке, и отдельного номера в колл. ПИН не получил.

Род *Kazanichthys* Esin, 1995*Kazanichthys golyushermensis* Esin, 1995

Табл. IX, фиг. 1–6 (см. вклейку)

Kazanichthys golyushermensis: Есин, 1995б, с. 125, табл. X, фиг. 1–11; Миних, Миних, 2009, с. 67, табл. 3, фиг. 1–9.

Голотип – ПИН, № 5798/11 (ранее – МГУ, № 263-401/2-2), чешуя участка В; Удмуртская Республика, Алнашский р-н, местонахождение Голюшерма-2 (сл. 14); среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, нижнеказанский подъярус, байтуганские слои.

Описание (по: Есин, 1995б, с изменениями). Чешуи относительно мелкие, тонкие. Антеродорсальный угол очень высокий, сильно оттянутый вверх. Антеровентральный угол сильно скошен, постероventральный угол заострен, немного оттянут назад и вниз, постеродорсальный тупой. Сочленовный шип и ямка невысокие, расположены в середине длины. Сочленовный шип имеет широкое основание, существенно ниже антеродорсального угла. Киль плоский, смещен вперед. Погруженное поле широкое; развито как у переднего края, так и у верхнего, может достигать 1/2 длины чешуи. Языковидные выступы малочисленные, имеют заостренные окончания. Гребни скульптуры невысокие, округло-треугольные или плоско-треугольные в сечении; доходят до половины свободного поля и либо сливаются, либо доходят до заднего края и кончаются короткими зубцами, не выходящими за задний край чешуи. Гребни и разделяющие их борозды в центральной части свободного поля имеют диагональное направление, а на периферии расположены концентрически, почти параллельно краям. Ганоин не доходит до краев чешуи, поэтому задний и нижний края чешуи имеют кант не перекрытой кости.

Размеры. Длина голотипа (изолированной чешуи) равна примерно 0.3 см, а высота – 0.4 см. Размеры всей рыбы восстановить затруднительно, но при сравнении с близким *K. viatkensis*, для которого известны целые скелеты, можно реконструировать общую длину тела *K. golyushermensis* до 0.5 м.

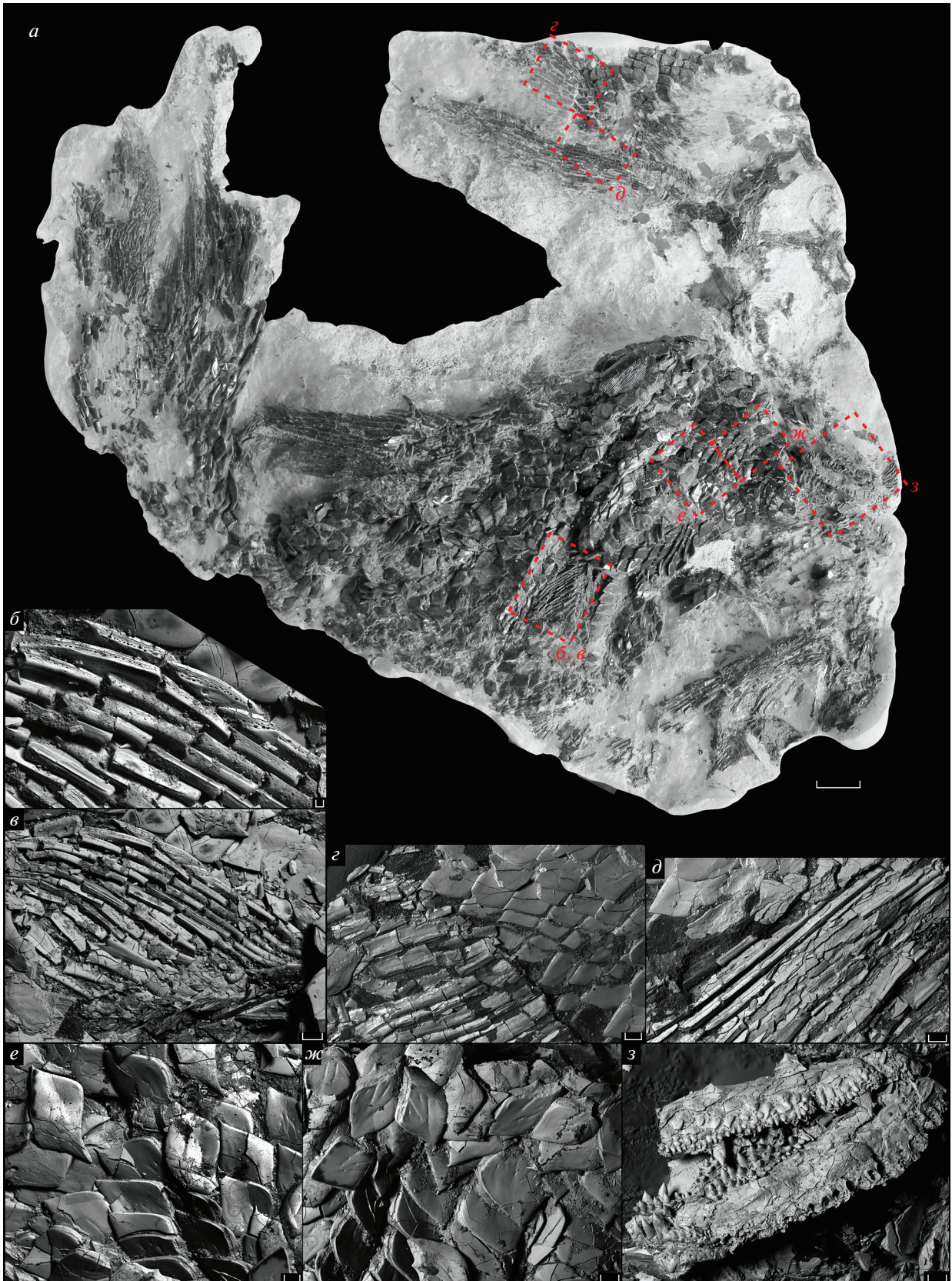


Рис. 2. *Kazanichthys viatkensis* Esin, 1995, голотип ПИН, № 5802/15: *a* – общий вид; *б–з* – детали строения при большем увеличении; Кировская обл., Слободской р-н, местонахождение Шихово-Чирки; среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, верхнеказанский подъярус, верхнеуслонские слои. Длина масштабной линейки – 5 (*a*), 0.5 мм (*б–з*).

Сравнение. От *K. viatkensis* и *K. uralensis* A. Minich *K. golyushermensis* отличается более высокими и резкими гребнями скульптуры, более рассеченным свободным полем, широкими и длинными бороздами между гребнями.

Распространение. Весь нижнеказанский и нижняя часть верхнеказанского (вплоть до приказанских слоев стратотипического разреза Печищи включительно) подъярусов среднепермского (биармийского) отдела пермской системы; Восточно-Европейская платформа и Приуралье.

Материал. Кроме голотипа, в колл. ПИН переданы образцы МГУ, №№ 263-401/2-3, 263-401/2-5, 263-401/2-6, 263-401/2-9, 263-401/2-12, получившие, соответственно, номера ПИН, №№ 5798/12, 5798/13, 5798/14, 5798/15, 5798/16; а также еще 14 чешуй, получивших номера ПИН, №№ 5798/16–30; все из типового местонахождения. Экземпляры МГУ, №№ 263-503/1-1, 263-501/1-4, 263-501/1-2, 263-501/1-8, 263-501/1-8 (Есин, 1995б, табл. X, фиг. 1, 5, 8, 10, 11) обнаружить не удалось.

Kazanichthys viatkensis Esin, 1996

Kazanichthys viatkensis: Есин, Машин, 1996, с. 281, табл. 5.5-1, фиг. 4–6, рис. 5.5-8; Миних, Миних, 2009, с. 67, табл. 3, фиг. 10–12; табл. 4, фиг. 1; табл. 11, фиг. 5–8.

Голотип – ПИН, № 5802/15 (ранее – МГУ, № ШЧ-4/2), неполный скелет рыбы, без головы, с плохо сохранившимися грудными, брюшными и анальным плавниками; Кировская обл., Слободской р-н, местонахождение Шихово-Чирки; среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, верхнеказанский подъярус, верхнеуслонские слои.

Описание (по: Есин, Машин, 1996, с изменениями) (рис. 2). Чешуи среднего размера, прямоугольной и ромбической формы. Антеродорсальный угол сильно развит и вытянут вверх. Антеровентральный угол скошен. Киль широкий и плоский. Ямка и шип нормально развиты, средних размеров. Шип широкий у основания и с заостренной вершиной. Погруженное поле широкое, обычно составляет 1/2 или более длины чешуи в передней части тела. Задний нижний угол заострен и отогнут вниз. Языковидные выступы малочисленные, имеют округлые окончания. Гребни скульптуры в основном плоскоокруглые. Отдельные гребни у чешуй в передней части тела треугольные в сечении; доходят до конца первой трети свободного поля, где сливаются, и только единичные доходят до заднего края и кончаются короткими зубцами. Гребни и разделяющие их бороздки, берущие начало от антеродорсальной части свободного поля, имеют диагональное направление, а на периферии расположены концентрически, почти параллельно краям. У заднего края ганоин образует пару зубцов, не выходя-

щих за край чешуи; задний и вентральный края чешуи имеют кант не перекрытой кости.

Размеры. Длина тела голотипа неизвестна из-за значительной деформации. Однако реконструируемая длина была примерно равна 25 см. Для этого вида известны более целые экземпляры; например, хранящийся в коллекции Пермского государственного национального исследовательского университета (ПГНИУ) целый, почти не деформированный скелет № 6014 (Бакаев и др., 2021, рис. 4, фиг. 1) имеет длину тела 24 см.

Сравнение. От *K. golyushermensis* *K. viatkensis* отличается менее выраженными гребнями скульптуры, слаборассеченным свободным полем, очень короткими межгребневыми бороздками. От *K. uralensis* отличается меньшими размерами выступающей из-под ганоинового покрова вдоль нижнего и заднего края чешуи полоски кости и меньшим количеством пор на свободном поле.

Замечания. При первоописании (Есин, Машин, 1996) голотип был указан, но не был изображен в форме рисунка или фотографии. Однако он был изображен в диссертации Есина (1995а, табл. VIII, фиг. 6), что позволило обнаружить его в коллекции и безошибочно установить принадлежность. Несмотря на то, что изображение голотипа при описании желательнее, “Международный кодекс зоологической номенклатуры” (2004) не запрещает подобный тип опубликования, т.е. *Kazanichthys viatkensis* является валидным таксоном с момента публикации первого описания (Есин, Машин, 1996).

Распространение. Пермь, среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, верхнеказанский подъярус европейской части России.

Материал. В коллекции не удалось обнаружить ни одной из опубликованных чешуй, кроме тех, что содержатся на голотипе. Однако опубликованные изображения и чешуи голотипа позволяют безошибочно отнести многие чешуи из типового местонахождения (Шихово-Чирки) к этому виду.

СЕМЕЙСТВО BOREOLEPIDIDAE ALDINGER, 1937

Род *Boreolepis* Aldinger, 1937

***Boreolepis tataricus* Esin, 1996**

Табл. IX, фиг. 7–14

Boreolepis tataricus: Есин, Машин, 1996, с. 282, рис. 5.5–9, табл. 5.5-II, фиг. 8–10; Миних, Миних, 2009, с. 63, табл. 1, фиг. 8–10.

Голотип – ПИН, № 5784/11 (ранее – МГУ, № PR 203/1-2), чешуя участка В; Оренбургская обл., Сорочинский р-н, местонахождение Пронькино; среднепермский (татарский) отдел, вятский ярус, кутулукская свита.

О п и с а н и е (по: Есин, Машин, 1996, с изменениями). Чешуи удлинненно-ромбической формы. Погруженное поле составляет до 1/3 чешуи (участки А и В). На чешуях некоторых участков (А, В, С) оно протягивается тонкой полосой также по верхнему краю чешуи. На нем имеются отчетливые отпечатки сети кровеносных сосудов. Поверхность свободного поля сильно рассечена более или менее широкими бороздами (в которых расположены многочисленные поры), и фактически представлена лишь извилистыми гребешками, задние окончания которых свободны или сливаются попарно на большой диагонали чешуи. Гребешки начинаются как на переднем крае свободного поля, так и на верхнем крае чешуи. Их поперечное сечение треугольное или округленно-треугольное. На поверхности гребней обычно наблюдаются тонкие гребешки второго порядка. Шип и ямка, как правило, невелики либо отсутствуют. Передний край прямой. Антеровентральный угол у чешуй в передней части тела немного скошен. Киль плоский, выражен слабо.

Р а з м е р ы. Длина голотипа (изолированной чешуи) равна 1.7 см, а высота — 1.3 см. Размеры всей рыбы восстановить затруднительно, но при сравнении с близким *V. jenseni*, для которого известны целые скелеты, можно реконструировать общую длину тела *V. tataricus* до 1 м.

С р а в н е н и е. От *V. jenseni* Aldinger отличается более широким погруженным полем, а также расположением и ориентацией гребешков скульптуры чешуй: у *V. tataricus* гребешки направлены от переднего и верхнего края свободного поля к заднему нижнему углу чешуи, часто сливаясь на линии большей диагонали, а борозды между гребнями более широкие.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхнесеверодвинский подъярус северодвинского яруса и весь вятский ярус верхнепермского (татарского) отдела перми; Восточно-Европейская платформа.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, в колл. ПИН переданы образцы МГУ, №№ PR 203/1-1, а также от 203/1-3 до 203/1-29 включительно, получившие, соответственно, номера ПИН, №№ от 5784/12 до 5784/39; все из типового местонахождения.

* * *

Автор благодарен Т.В. Кузнецовой и Е.К. Сычевской за передачу сборов Д.Н. Есина, а также ценную информацию. Исследование осуществлено при поддержке грантов РФФИ №№ 19-34-90040 и 21-54-10003. Работа выполнена за счет средств субсидии, выделенной Казанскому федеральному ун-ту (КФУ) для выполнения государственного задания № 671-2020-0049 в сфере научной деятельности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакаев А.С., Буланов В.В., Илалудинов И.Я. и др.* Проблема возрастной датировки разреза Куеда-Ключики — уникального местонахождения пермских позвоночных (Пермский край) // Уч. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2021. Т. 163. Кн. 3. С. 444–465.
- Голубев В.К.* Новые виды *Melosaurus* (Amphibia, Labyrinthodontia) из казанских отложений Прикамья // Палеонтол. журн. 1995. № 3. С. 86–97.
- Голубев В.К.* Событийная корреляция морских отложений казанского яруса стратотипической области // Стратигр. Геол. корреляция. 2001. Т. 9. № 5. С. 40–58.
- Голубев В.К., Наумчева М.А.* Новые данные о возрасте местонахождения пермских тетрапод Пронькино (Оренбургская область) // Палеострат-2019. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М.: ПИН РАН, 2019. С. 23.
- Гоманьков А.В., Голубев В.К., Есин Д.Н. и др.* Палеонтологическая характеристика верхнепермских отложений местонахождения Шихово-Чирки (бассейн р. Вятка) // Бюлл. Региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской платформы. 1993. Вып. 2. С. 93–96.
- Ефремов И.А., Вьюшков Б.П.* Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 185 с.
- Есин Д.Н.* Чешуйный покров *Amblypteria costata* (Eichwald) и таксономия палеонисцид по изолированным чешуям // Палеонтол. журн. 1990. № 2. С. 89–96.
- Есин Д.Н.* Новые виды высокотельных актинопертигий (Platysomidae) из верхней перми Восточно-Европейской платформы // Палеонтол. журн. 1993. № 3. С. 128–132.
- Есин Д.Н.* Поднепермские палеонисциды европейской части России. Дис. ... канд. геол.-мин. наук. М., 1995а. 350 с.
- Есин Д.Н.* Раннеказанские палеонисциды севера европейской части России и Прикамья // Палеонтол. журн. 1995б. № 2. С. 119–132.
- Есин Д.Н.* Некоторые верхнепермские палеонисциды из коллекции геолого-минералогического музея Казанского университета // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1995в. Т. 70. Вып. 1. С. 69–90.
- Есин Д.Н., Машин В.Л.* Ихтиолиты // Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Поволжья и Прикамья / Ред. Н.К. Есаулова, В.Р. Лозовский. Казань: Экоцентр, 1996. С. 270–293.
- Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др.* Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: ГЕОС, 1997. 216 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268). Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4-е. М.: КМК, 2004. 223 с.
- Миних А.В., Миних М.Г.* Ихтиофауна перми Европейской России. Саратов: Изд. центр “Наука”, 2009. 244 с.
- Стратотипический разрез татарского яруса на реке Вятке. М.: ГЕОС, 2001. 140 с. (Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 532).
- Märss T.* Exoskeletal ultrastructure of early vertebrates // J. Vertebr. Paleontol. 2006. V. 26. № 2. P. 235–252.
- Tverdokhlebov V.P., Tverdokhlebova G.I., Minikh A.V. et al.* Upper Permian vertebrates and their sedimentological context in the South Urals, Russia // Earth Sci. Rev. 2005. V. 69. P. 27–77.

Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1–8. *Acropholis silantievi* Esin, 1996, изолированные чешуи различных участков тела, вид с внешней стороны: 1 – голотип ПИН, № 5839/24, чешуи участка А из боковой линии; 2 – экз. ПИН, № 5839/28, чешуи участка F, рядом с участком А; 3 – экз. ПИН, № 5839/26, чешуи участка С; 4 – экз. ПИН, № 5839/25, чешуи участка С; 5 – экз. ПИН, № 5839/29, чешуи участка С, рядом с участком В, из боковой линии; 6 – экз. ПИН, 5839/30, чешуи участка С, рядом с участком D; 7 – экз. ПИН, № 5839/31, чешуи участка F, рядом с участком С; 8 – экз. ПИН, № 5839/27, чешуи участка А; Республика Коми, Троицко-Печорский р-н, местонахождение Дозмер; нижнепермский (приуральский) отдел, уфимский ярус, соликамский горизонт.

Фиг. 9–13. *Acropholis kamensis* Esin, 1995, изолированные чешуи различных участков тела, вид с внешней стороны: 9 – голотип ПИН, № 5798/1, чешуи участка В; 10 – экз. ПИН, № 5798/3, чешуи участка С; 11 – экз. ПИН, № 5798/4, чешуи участка С, рядом с участком F; 12 – экз. ПИН, № 5798/5, чешуи участка С; 13 – экз. ПИН, № 5798/2, чешуи участка В, рядом с участком F; Удмуртская Республика, Алнашский р-н, местонахождение Голюшерма-2; среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, нижеказанский подъярус, байтуганские слои.

Длина масштабной линейки 0.5 мм.

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–6. *Kazanichthys goliushermensis* Esin, 1995, изолированные чешуи различных участков тела, вид с внешней стороны: 1 – голотип ПИН, № 5798/11, чешуи участка В; 2 – экз. ПИН, № 5798/12, чешуи участка В; 3 – экз. ПИН, № 5798/13, чешуи участка С; 4 – экз. ПИН, № 5798/16, чешуи участка F; 5 – экз. ПИН, № 5798/1, чешуи участка В, рядом с участком С, из боковой линии; 6 – экз. ПИН, 5798/14, чешуи участка F, рядом с участком В; Удмуртская Республика, Алнашский р-н, местонахождение Голюшерма-2; среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, нижеказанский подъярус, байтуганские слои.

Фиг. 7–14. *Boreolepis tataricus* Esin, 1996, изолированные чешуи различных участков тела, вид с внешней стороны: 7 – экз. ПИН, № 5784/11, чешуи участка А; 8 – голотип ПИН, № 5784/12, чешуи участка В; 9 – экз. ПИН, № 5784/28, дериальная кость; 10 – экз. ПИН, № 5784/14, чешуи участка В, рядом с участком С; 11 – экз. ПИН, № 5784/13, чешуи участка В; 12 – экз. ПИН, № 5798/17, коньковая чешуя; 13 – экз. ПИН, № 5798/23, чешуи участка С; 14 – экз. ПИН, № 5784/15, чешуи участка С; Оренбургская обл., Сорочинский р-н, местонахождение Пронькино; верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, кутулукская свита.

Длина масштабной линейки 0.5 мм.

On the Revision of the Permian Ray-Finned Fishes from European Russia. Part 1

A. S. Bakaev

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

Part of the Permian ray-finned fishes originals from the European Russia from the collection of D.N. Esin, which was transferred to the Borissiak Paleontological Institute RAS, are revised. The diagnoses and images of taxa that retained the original (assigned at the first description) systematic statuses are given: *Acropholis kamensis*, *A. silantievi*, *Kazanichthys golyushermensis*, *K. viatkensis*, *Boreolepis tataricus*. At the same time, the image of the holotype of *Kazanichthys viatkensis* is published for the first time.

Keywords: Actinopterygii, scales, Permian, East Europe, stratigraphy

УДК 567.587.2:551.782.12(470.6)

НОВЫЙ ВИД СКУМБРИЙ (SCOMBER, SCOMBROIDEI) ИЗ ТАРХАНА (НИЗЫ СРЕДНЕГО МИОЦЕНА) СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

© 2022 г. А. Ф. Банников^{а, *}, И. Г. Еребака^{а, б, **}^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия^бМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

*e-mail: aban@paleo.ru

**e-mail: erebakan.ivan@mail.ru

Поступила в редакцию 06.04.2022 г.

После доработки 11.04.2022 г.

Принята к публикации 12.04.2022 г.

Из тархана (низы среднего миоцена) Северо-Западного Кавказа (Краснодарский край, р. Пшеха) по нескольким скелетам описана скумбрия *Scomber collettei* sp. nov. (Percomorpha, Scombroidei, Scombridae). Это первая достоверная находка ископаемого представителя рода *Scomber* в тарханском региоярсе. Новый вид отличается от более древних позднеолигоценовых–раннемиоценовых скумбрий Восточного Паратетиса – *S. cubanicus* и *S. gnarus* – иным соотношением туловищных и хвостовых позвонков (14 + 17 вместо 15 + 16) и более разделенными спинными плавниками. *S. collettei* sp. nov. также характеризуется относительно крупными зубами и lacrimale.

Ключевые слова: Percomorpha, Scombroidei, Scombridae, Scomber, новый вид, низы среднего миоцена, Северо-Западный Кавказ

DOI: 10.31857/S0031031X22050051

ВВЕДЕНИЕ

Семейство Scombridae (скумбриевые) представлено эпипелагическими морскими преимущественно хищными рыбами с веретеновидным либо немного сжатым с боков телом и тонким хвостовым стеблем. Семейство Scombridae традиционно помещают в подотряд Scombroidei отряда окунеобразных (Perciformes) (Берг, 1940; Collette et al., 1984; Банников, 1985, 2010; Nelson, 2006 и др.). В последнее время, однако, на смену традиционной классификации организмов зачастую приходит формальная кладистическая систематика, построенная на компьютерной обработке молекулярных данных и часто противоречащая морфологическим свидетельствам. В кладистической систематике скумбриевидным придается ранг отряда (Wiley, Johnson, 2010; Near et al., 2012, 2013; Betancur-R. et al., 2013, 2017; Nelson et al., 2016 и др.) в “отделе (division) Percomorphaea” (Wiley, Johnson, 2010), “кладе Pelagia” (Miya et al., 2013) или “серии Pelagiaria” (Betancur-R. et al., 2017). По данным молекулярной систематики (Betancur-R. et al., 2017), отряд Scombriformes включает в себя 17 семейств, в т.ч. и семейство Scombridae. К семейству скумбриевых относят около 34 родов, включая вымершие (Банников, 2010, 2020б). Первые представители скумбриевых встречаются уже в позднем палеоцене, но их ос-

новное время диверсификации приходится на олигоцен и миоцен (Банников, 2010).

Исходя из морфологического сходства, принято делить семейство Scombridae на несколько подсемейств (Starks, 1910; Банников, 1985, 2010), либо триб Scombrini (настоящие скумбрии), Scomberomorini (королевские макрели), Sardini (пелакиды), Thunnini (тунцы) (Collette, Nauen, 1983; Collette et al., 1984 и др.). Систематика, построенная на молекулярных данных, противоречит подобной классификации, почти все трибы рассматриваются как парафилетические (Collette et al., 2001). Исходя из некоторых современных данных, единственной непарафилетической группой скумбриевых считается лишь триба Scombrini, включающая в себя род *Scomber* и сестринский род *Rastrelliger* (Santini et al., 2013). К скумбриям рода *Scomber* относят от двух (Fraser-Brunner, 1950) до четырех (Collette, 1999; Froese, Pauly, 2019) современных видов и около 11 ископаемых видов: *S. antiquus* Heckel in Heckel et Kner, 1861; *S. calabrensis* Landini et Bannikov, 1983; *S. caucasicus* (Bogatshov, 1933); *S. cubanicus* Daniltschenko, 1960; *S. gnarus* Bannikov, 1979; *S. nomurai* Niino, 1951; *S. priscus* Kramberger-Gorjanović, 1882; *S. saadii* Arambourg, 1967; *S. sanctaemonicae* (Jordan, 1919); *S. susedanus* Steindachner, 1860 и *S. voitstii* Paucă, 1929, не считая не определенные до

вида экземпляры ископаемых *Scomber* (напр., Nazarkin, Bannikov, 2014). Кроме того, несколько миоценовых форм скумбриевых, описанных с территории бывшей Югославии (Хорватия, Словения) как относящиеся к роду *Auxis* (Kramberger-Gorjanović, 1882; Gorjanović-Kramberger, 1895; Andelković, 1989), на самом деле должны быть отнесены к *Scomber* (Банников, 1985; Nam et al., 2021). Большинство из перечисленных выше видов скумбрий, кроме позднеэоценового иранского *S. saadii*, миоценовых японского *S. pomurai* и калифорнийского *S. sanctaemonicae*, а также плиоценового средиземноморского *S. calabrensis*, обитали в олигоцене—среднем миоцене в Центральном и Восточном Паратетисе. До недавнего времени *Scomberidae* не были известны из морских тарханско-чокракских (низы среднего миоцена) отложений Восточного Паратетиса, однако в ходе полевых работ Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН (2018–2021 гг.) на местонахождении тарханских рыб на северо-западе Кавказа (Краснодарский край, р. Пшеха) были обнаружены первые скумбриевые. Изучение находок показало, что они представляют пелагиду *Sarda* sp. и новый вид скумбрий *Scomber collettei* sp. nov., описание которого приведено ниже. Местонахождение на р. Пшеха является самым богатым из достоверно тарханских местонахождений рыб Восточного Паратетиса (Банников, 2020a).

При всей противоречивости современной систематики подотряда *Scombroidei*, парафилетического по некоторым данным молекулярной систематики, семейство *Scomberidae* обычно считается монофилетическим. Хотя эволюционные взаимоотношения таксонов более низкого ранга внутри семейства пока остаются под вопросом, триба *Scombrini* выглядит монофилетической как по морфологическим признакам (Банников, 1985, 2010; Monsch, Bannikov, 2012), так и по данным молекулярной систематики (Miya, 2013; Santini et al., 2013; Friedman et al., 2019).

По сравнению с другими трибами (или подсемействами) скумбриевых, *Scombrini* выглядят несколько генерализованными, имея меньшее число позвонков (всегда 31, против 32–64 у скумбриевых других триб) и две гипуральные пластинки (кроме *Grammatocynus*, у которого они срастаются). В отличие от эволюционно продвинутых *Sardini* и *Thunnini*, у *Scombrini* нет костного кия на хвостовом стебле и “корсета” из увеличенных чешуй. Два современных рода *Scombrini*, *Scomber* и *Rastrelliger*, образуют сестринскую пару. В отличие от эоцен—олигоценевого *Auxides* (= *Scombrosarda*) и современного *Grammatocynus*, у *Scomber* и *Rastrelliger* спинные плавники не слиты, а широко разделены. Перешедший к планктоноядности род *Rastrelliger* отличается от *Scomber* более высоким и сжатым с боков телом, более мелкими зубами в челюстях и их отсутствием на *vomere* и

palatinum, а также сильным развитием жаберных тычинок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили девять отпечатков скелета рыб стандартной длиной тела (SL) 12.5–>90 мм из тонкослоистых глин аргунских слоев тарханского региояруса, собранных на правом берегу р. Пшеха (Краснодарский край) выше ст. Ширванской. Пиритизация, в разной степени выраженная в образовании обильных фрамбоидов сульфида железа по органическим тканям скелетов скумбрий, свидетельствует о периодическом формировании бескислородного придонного слоя в данном бассейне (Liu et al., 2019).

Образцы изучались с помощью бинокулярных микроскопов Leica M165C, МБС-9 и Микромед MC2 ZOOM 1CR, а также сканирующего микроскопа TESCAN VEGA в ПИН РАН. В качестве сравнительного материала использовались образцы ранее описанных ископаемых видов скумбриевых рыб из колл. ПИН РАН, а также остеологические коллекции и рентгенограммы скелетов современных скумбрий. Фотографии выполнены С.В. Багировым (ПИН РАН) (рис. 1 и табл. X, см. вклейку) и Р.А. Ракитовым (ПИН РАН) (рис. 2). Замечания рецензента М.В. Назаркина позволили улучшить текст статьи.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-27-00162, <https://rscf.ru/project/22-27-00162/>. Полевые раскопки 2019–2021 гг. производились при финансовой поддержке грантов PalSIRP Sepkoski (США).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО SCOMBRIDAE RAFINESQUE, 1815

Род *Scomber* Linnaeus, 1758

Scomber collettei Bannikov et Erebakan, sp. nov.

Табл. X, фиг. 1, 2

Название вида — в честь известного эксперта по современным скумбриевым Б. Коллетта (Национальная служба морского рыболовства, Смитсоновский ин-т, Вашингтон, США).

Голотип — ПИН, № 5599/6, двусторонний отпечаток скелета без хвостового плавника и передней части черепа (табл. X, фиг. 1); Краснодарский край, Апшеронский р-н, правый берег р. Пшеха выше ст. Ширванской (44.368442° N; 39.796874° E); низы среднего миоцена, тарханский региоярус.

Описание (рис. 1–3). Тело удлинненное, веретеновидное, с тонким, коротким хвостовым стеблем; вероятно, почти не сжатое с боков (на что косвенно указывает захоронение крыши черепа паратипа ПИН, № 5599/8 не латерально, а в

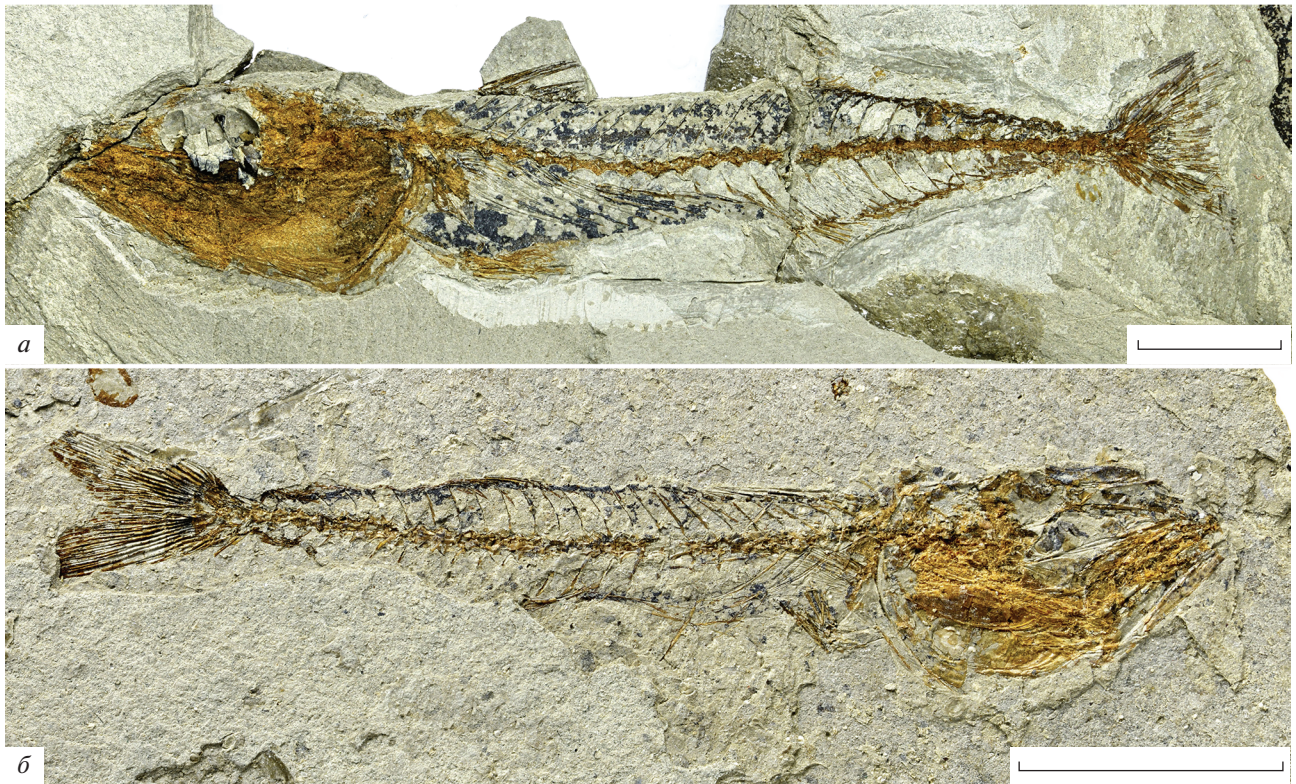


Рис. 1. *Scomber collettei* sp. nov., полные скелеты: *а* – паратип ПИН, № 5599/7; *б* – паратип ПИН, № 5599/8; Краснодарский край, Апшеронский р-н, р. Пшеха выше ст. Ширванской; низы среднего миоцена, тархан. Масштабная линейка – 1 см.

дорсо-вентральном положении; рис. 1, *б*). Максимальная высота тела совпадает с высотой головы. Длина головы (HL) 3–3.1 раза укладывается в стандартной длине тела (SL) и в 1.6–1.7 раза превосходит наибольшую высоту тела. HL примерно соответствует длине 14 передних хвостовых позвонков. Глаза относительно крупные, горизонтальный диаметр орбиты почти равен длине рыла и в 1.4 раза меньше заглазничного расстояния. Длина рыла примерно равна длине четырех передних хвостовых позвонков.

Голова коническая, со слегка заостренным рылом. Высота головы в 1.6–1.7 раза уступает ее длине. Передний конец нижней челюсти слегка выступает вперед. Окостенение костей черепа относительно слабое (рис. 2, *а*). Нейрокраний довольно низкий; тонкий, почти прямой парасфеноид проецируется в нижней половине орбиты. Гребень supraoccipitale низкий и относительно короткий. Frontalia в дорсо-вентральном аспекте относительно широкие над орбитой, плавно сужаются кпереди; при этом их сейсмосенсорные каналы слегка расходятся (рис. 1, *б*). Frontale (возможно, и rterosphenoideum) выступают вниз в орбиту. Этмоидный район черепа невысокий, удлиненный. Кости ушного отдела черепа не различимы; отолит сохранился лишь у паратипа ПИН,

№ 5599/8, где видна только его наружная выпуклая сторона, а данных о sulcus acusticus нет. Окостенения склеротики занимают всю орбиту, состоят из передней и задней полукруглых частей. Подглазничные кости не видны, кроме lacrimalia, смещенных из их естественного положения на паратипе ПИН, № 5599/9 (табл. X, фиг. 2). Lacrimale довольно плотное, округлое сзади и тупо приостренное антеровентрально, со слегка вогнутым нижним краем. Lacrimale крупное, его длина лишь едва уступает длине верхней челюсти. Высота lacrimale втрое меньше его длины.

Рот умеренно крупный, конечный; нижнечелюстное сочленение расположено примерно под серединой орбиты. Рот явно не выдвижной: кости обеих ветвей верхней челюсти, смещенных из их естественного положения на паратипе ПИН, № 5599/9, находятся в сочленении. Восходящий отросток праеахилларе умеренной высоты, слит с сочленовным отростком. Альвеолярная ветвь праеахилларе почти прямая, постепенно утоньшается каудально, несет ряд из примерно 30 зубов. Зубы конические, крупные относительно других представителей рода *Scomber*, почти прямые, с немного загнутой внутрь вершиной (рис. 2). Махилларе довольно широкое, на трети своей длины немного загнуто задним концом вниз. Задний ко-

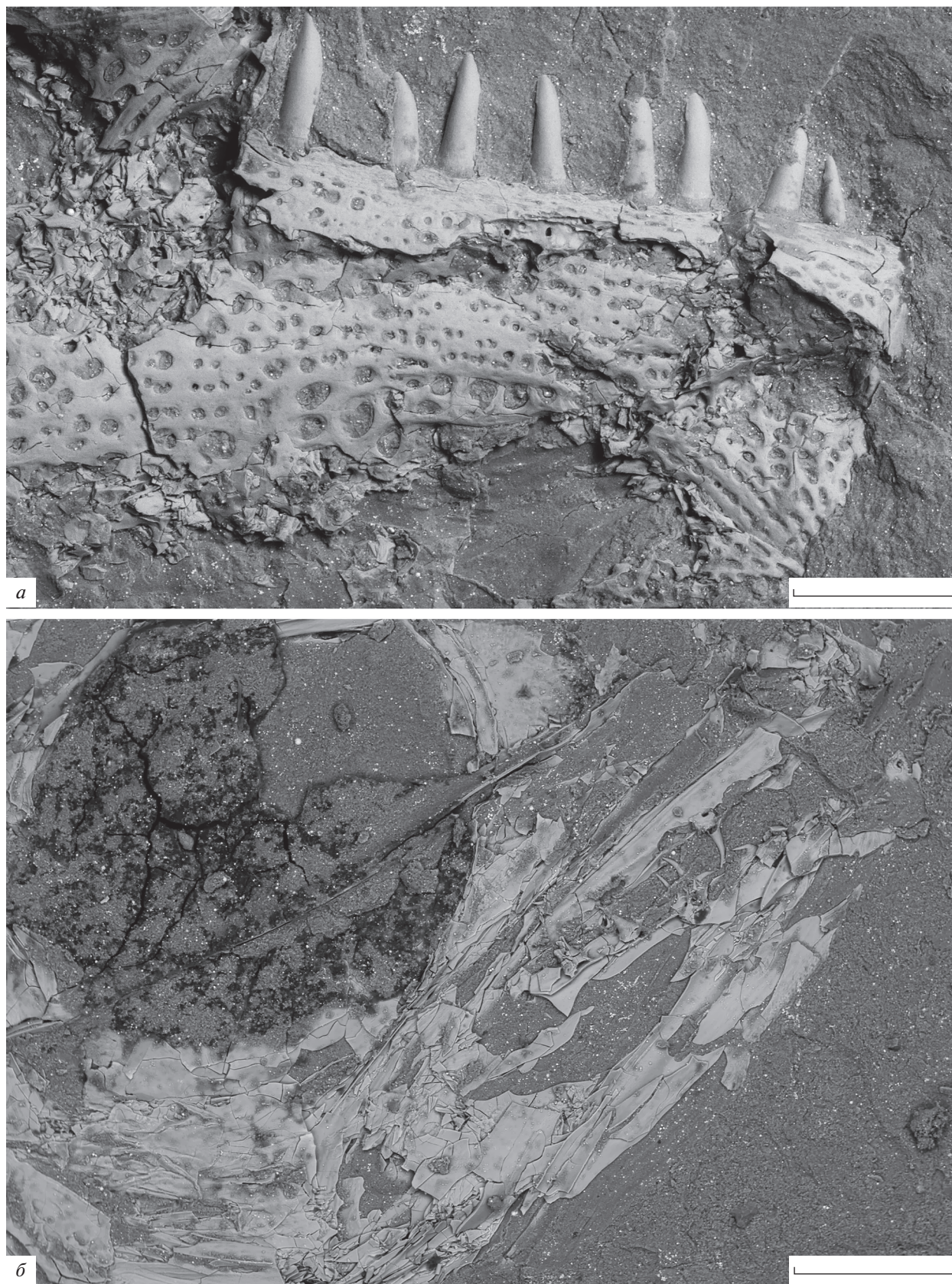


Рис. 2. *Scomber collettei* sp. nov.: *a* – экз. ПИН, № 5599/10, передняя часть нижней челюсти, СЭМ; *б* – экз. ПИН, № 5599/11, передняя часть черепа малька, СЭМ. Масштабная линейка – 0.5 мм.

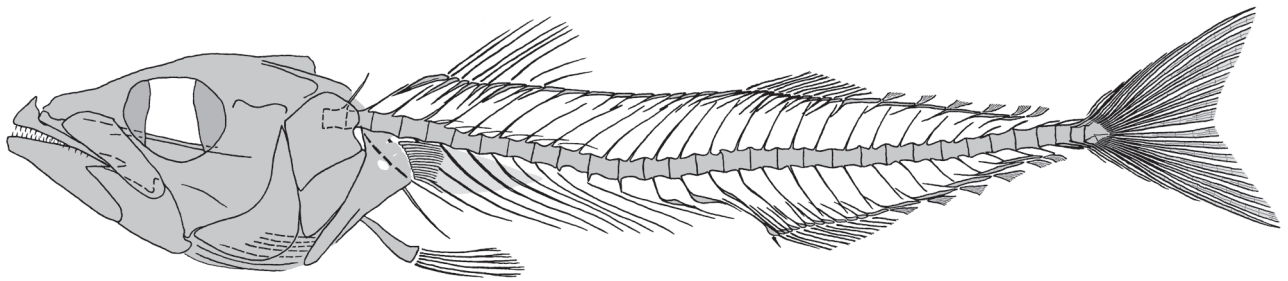


Рис. 3. *Scomber collettei* sp. nov., реконструкция скелета по голотипу и паратипам, чешуя не показана.

нец maxillare расширен книзу в форме лопатки. Нижняя челюсть невысокая, ее высота в 3.5–3.7 раза уступает длине. Длина нижней челюсти составляет около 0.58 длины головы и превышает длину семи последних туловищных позвонков. Симфизная часть нижней челюсти невысокая, слегка отогнута книзу, но без подбородочного выступа. Dentale V-образное, в его заднюю вырезку входит angulo-articulare. Верхний задний отросток dentale примерно одной длины с нижним, но значительно его уже. Зубы на dentale однорядные, сходны с верхнечелюстными по форме и размеру; их не менее 25 у наиболее крупных экземпляров. Angulo-articulare по площади немного меньше, чем dentale; имеется промежуток между верхними отростками этих костей. Сочленовный отросток angulo-articulare короткий, retroarticulare не различимо. Nuomandibulare имеет форму перевернутой буквы L, с удлинённым передним мыщелком (для сочленения со sphenoticum); ось кости очень слабо наклонена вперед от вертикали. Quadratum относительно широкое, субтреугольное, с небольшим сочленовным мыщелком. От palatinum различима лишь передняя часть на паратипе ПИН, № 5599/9, где кость выявляет крепкий отросток для сочленения с maxillare. Жаберная крышка умеренно широкая. Праеоперкулум довольно крупное, плоское, полукруглой формы: выпуклое сзади, вогнутое спереди. Нижняя ветвь предкрышки шире и немного короче верхней ветви. Передненижний край кости образует с передневерхним краем угол около 120°. Свободный край предкрышки ровный у крупных экземпляров, у мальков этот район сохранился плохо. Оперкулум крупное, плоское, широкое; его нижний край приострен, а в постеродорсальной части имеется небольшая выемка. Кости гиоидного комплекса и жаберного аппарата сохранились плохо; точное число тонких radii branchiostegi неизвестно. На нескольких экземплярах частично сохранились минерализованные жаберные лепестки и тычинки, а на голотипе – также тонкие, заостренные, слегка изогнутые глоточные зубы.

Позвонков 31, из них 14 – туловищные и 17 – каудальные. Длина туловищной части позвоноч-

ника в 1.11–1.23 раза короче хвостовой его части. Линия позвоночника слегка изогнута, приподнята спереди. Тела позвонков продольно вытянутые в латеральном аспекте, пережатые посередине, несут по латеральному гребню с каждой стороны. Презигапофизы развиты сильнее постзигапофизов. Большинство остистых отростков очень тонкие и относительно длинные, прямые или слегка изогнутые. Из невральных отростков наименьший угол наклона назад имеют таковые передних хвостовых позвонков. Гемальный отросток первого хвостового позвонка слегка утолщен и изогнут в средней части. Парапофизов не менее четырех, они удлиняются назад в ряду. Два последних парапофиза длинные, изогнутые посередине и с расширенной медиально дистальной частью. Ребра тонкие и длинные, сильно отклонены назад, передние и средние из них почти доходят до брюшного края тела; два последних ребра короткие. Ребра начинаются со второго позвонка. Тонкие epineuralia различимы у оснований невральных отростков туловищных позвонков.

Хвостовой скелет почти полностью скрыт гипуростегией (раздвоенными основаниями лучей хвостового плавника). Тела позвонков хвостового стебля не несут костного латерального кия. Второй преуральный позвонук укорочен. Гипуральная пластинка подразделена на эпаксиальную и гипаксиальную части, разделенные швом. Хвостовой плавник относительно небольшой, глубоко вырезанный, состоит из 17 главных лучей (18–71). Верхние и нижние дополнительные лучи относительно многочисленные, их по девять с каждой стороны.

Posttemporale – плоская кость с двумя относительно тонкими передними отростками, связывающими грудной пояс с нейрокранием. Cleithrum крупное, почти прямое, с загнутым вперед верхним концом. Границы coracoideum, scapula и пекторальных radialis различимы плохо. Postcleithrum тонкое, длинное, ребровидное, заканчивается у вентрального края тела позади тазовых костей. Грудной плавник среднего размера, его полная длина неясна. Точное число лучей в грудном плавнике неизвестно, но их не менее 18–20. Ос-

нование грудного плавника расположено высоко, сразу под линией позвоночника, против четвертого—пятого позвонка.

Тазовые кости узкие, клиновидные, ориентированы под углом около 45° к оси тела. Брюшные плавники умеренно длинные, прикрепляются под грудными, каждый состоит из слабой колючки и пяти мягких лучей.

Спинные плавники широко разделены — на расстояние, равное длине шести противоположащих позвонков, и в 1.4 раза превышающее длину основания первого спинного плавника. Первый спинной плавник начинается над пятым позвонком; в нем девять тонких колючек, третья или четвертая из которых самая длинная (в 1.6–1.7 раза длиннее первой колючки). Четыре последних шипа быстро укорачиваются. Высота плавника превышает длину его основания, но существенно меньше высоты тела под ним. Первая колючка сверхштатная на переднем птеригофоре. Птеригофоров первого спинного плавника восемь; они узкие, клиновидные, с косо ориентированной проксимальной частью. Девять свободных, не несущих лучей птеригофоров расположены между спинными плавниками, образуя непрерывный ряд дорсальных птеригофоров.

Второй спинной плавник начинается на вертикали второго-третьего хвостового позвонка, в нем один жесткий и II довольно коротких мягких лучей. Лучи расположены очень тесно, в задней части плавника несколько более разрежены. Передний мягкий луч самый длинный, каудально лучи укорачиваются. Высота второго спинного плавника не превышает длину его основания. Дорсальных дополнительных плавничков шесть. Птеригофоры второго спинного плавника очень тонкие. В каудальном направлении птеригофоры постепенно укорачиваются. Межневральные промежутки под вторым спинным плавником обычно вмещают проксимальные концы двух птеригофоров каждый. У птеригофоров дополнительных плавничков дистальная часть сопоставима по длине с проксимальной, при этом кзади птеригофоры распрямляются.

Анальный плавник сходен со вторым спинным по форме и размерам, но немного сдвинут назад относительно начала второго спинного. Длина его основания уступает длине четырех противоположащих позвонков. В анальном плавнике две колючки (передняя, короткая, но крепкая — сверхштатная) и II мягких лучей. Передний ветвящийся луч самый длинный, каудально лучи укорачиваются. Вентральные дополнительных плавничков шесть. Птеригофоры анального плавника очень тонкие, сходны по форме с противоположащими птеригофорами второго спинного плавника и также укорачиваются спереди назад. Первый анальный птеригофор слегка вогнут спереди.

Проксимальные концы двух—трех птеригофоров входят в межгемальные промежутки над анальным плавником. Птеригофоры нижних дополнительных плавничков сходны с противоположащими птеригофорами верхних дополнительных плавничков.

Чешуя очень мелкая, тонкая, циклоидная, несет *sigculi*, образует сплошной покров на теле. Боковая линия не прослеживается.

Следов первоначального рисунка пигментации на теле или плавниках достоверно не выявлено, но пигментация брюшины хорошо выражена.

Размеры. SL целых экземпляров — 12.5–>90 мм. В процентах к SL паратипа ПИН, № 5599/7 (SL 77 мм): длина головы — 32.5; максимальная высота тела — 20; минимальная высота тела — 3.5; первое преддорсальное расстояние — 38; второе преддорсальное расстояние — 65; преанальное расстояние — 68; высота первого спинного плавника — 13; длина второго шипа анального плавника — 2.5; длина брюшного плавника — 10; длина наибольших лучей хвостового плавника — 13; горизонтальный диаметр орбиты — 9; предглазничное расстояние — 9.5; заглазничное расстояние — 14; длина нижней челюсти — 18.5.

Возрастные изменения. У мальков относительная длина головы существенно больше, чем у взрослых рыб (2.7 раза укладывается в SL), а голова более высокая; с возрастом уменьшается относительная длина зубов, а их число увеличивается.

Сравнение. Неполнота сведений о морфологии некоторых миоценовых видов *Scomber* [*S. antiquus*, *S. sanctaemonicae* и *S. caucasicus*, а также виды, первоначально описанные (Kramberger-Gorjanović, 1882; Gorjanović-Kramberger, 1895) в составе рода *Auxis*] до дополнительного их изучения не позволяет адекватно сравнить их с новым видом. *S. collettei* sp. nov. отличается от многих современных и ископаемых видов рода *Scomber* соотношением числа позвонков в туловищном и хвостовом отделах (14 + 17 против 13 + 18 у *S. scombrus* и *S. saadii*, и 15 + 16 у *S. cubanicus*, *S. gnarus*, *S. nomurai* и *S. priscus*) (см. табл. 1). От большинства скумбрий, имеющих по пять верхних и нижних дополнительных плавничков (кроме *S. saadii*, *S. voitestii* и *S. cubanicus*), новый вид отличается наличием шести дополнительных плавничков сверху и снизу. Девять колючек в первом спинном плавнике, как у *S. collettei* sp. nov., у скумбрий бывает довольно редко — обычно их 10 или больше, реже восемь или семь (у *S. voitestii* и *S. calabrensis*). Спинные плавники нового вида разделены сильнее, чем у большинства других видов, примерно как у *S. scombrus* и *S. calabrensis*; свободных птеригофоров между спинными плавниками у других видов обычно менее девяти. У *S. collettei* sp. nov. отчетливо различимы два ши-

Таблица 1. Меристические признаки современных и большинства известных ископаемых (отмечены †) видов скумбрий (по: Kramberger-Gorjanović, 1882; Niino, 1951; Arambourg, 1967; Landini, Bannikov, 1983; Банников, 1985; Froese, Pauly, 2019)

Название таксона	Число позвонков в туловищном и хвостовом отделах	ID	IID	A
<i>Scomber scombrus</i> L.	13 + 18	X–XIV	I, 12–13 + 5	I, 12–13 + 5
<i>S. colias</i> Gmelin	14 + 17	IX–X	I, 12 + 5	I, 12–14 + 5
<i>S. japonicus</i> Houttuyn	14 + 17	IX–X	I, 12 + 5	I, 12–14 + 5
<i>S. australasicus</i> Cuvier	14 + 17	X–XIII	12 + 5	12 + 5
† <i>S. saadii</i> Arambourg	13 + 18	VIII–X	?	12–13 + 6–7
† <i>S. voitestii</i> Paucă	14 + 17	VIII	I, 10–11 + 6	II, 11–13 + 6
† <i>S. cubanicus</i> Daniltshenko	15 + 16	IX–X	I, 9–10 + 6	II, 10–11 + 6
† <i>S. nomurai</i> Niino	15 + 16	XI	I, 13 + 5	I, 11 + 5
† <i>S. gnarus</i> Bannikov	15 + 16	XI–XII	I, 11 + 5	II, 10–11 + 5
† <i>S. priscus</i> Kramberger-Gorjanović	15? + 16	X–XI	10–12 + 5	12 + 5
† <i>S. susedanus</i> Steindachner	14? + 17	X–XI	11 + 5	12 + 5
† <i>S. calabrensis</i> Landini et Bannikov	14 + 17	VII	12 + 5	I, 12 + 5
† <i>S. collettei</i> sp. nov	14 + 17	IX	I, 11 + 6	II, 11 + 6

Примечания: ID – первый спинной плавник, IID – второй спинной плавник, A – анальный плавник.

па в анальном плавнике (как у *S. voitestii*, *S. cubanicus* и *S. gnarus*), тогда как у большинства других видов имеется лишь одна анальная колючка.

З а м е ч а н и я. В фауне рыб тарханского комплекса с р. Пшеха пока не отмечено эласмобранхий, а из костистых рыб доминируют либо таксоны мелкого размера (светящаяся рыба *Vinciguergia merklini* Dan.), либо мальки других видов (Банников, 2020а). Сходную по размерному составу среднеэоценовую ихтиофауну Месселя (ФРГ) Н. Миклих назвал “детским садом” рыб (Micklich, 2002). Тарханские скумбриевые представлены как мальками, так и взрослыми рыбами небольшого размера (молодь?). Причем если у нового вида *Scomber* преобладают юные взрослые экземпляры, то хищники-пелагиды *Sarda* sp. известны почти исключительно по малькам.

М а т е р и а л. 9 экз. из типового местонахождения, колл. ПИН, № 5599.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банников А.Ф. Ископаемые скумбриевые СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1985. Т. 210. 111 с.

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

Банников А.Ф. Новое местонахождение тарханских (нижний–средний миоцен) костистых рыб на Северо-Западном Кавказе // Биогеография и эволюционные процессы. Матер. LXVI сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2020а. С. 214–216.

Банников А.Ф. Новый род и вид скумбриевых рыб (Perciformes, Scombroidei, Scombridae) из нижнего олигоцена Кавказа // Палеонтол. журн. 2020б. № 1. С. 56–65.

Берг Л.С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых // Ежегодн. Зоол. музея АН СССР. 1940. Т. 5. С. 87–517.

Andelković J.S. Tertiary fishes of Yugoslavia. A stratigraphic-paleontologic-paleoecological study // Palaeontol. Jugosl. 1989. Sv. 38. S. 1–121.

Arambourg C. Résultats scientifiques de la Mission C. Arambourg en Syrie et en Iran (1938–1939). II. Les poissons oligocènes de l’Iran // Notes Mém. Moyen-Orient. 1967. T. 8. P. 9–210.

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

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

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

Collette B.B. Mackerels, molecules, and morphology // Proc. 5th Indo-Pac. Fish Conf., Nouméa, 1997 / Ed. Séret B., Sire J.-Y. P.: Soc. Fr. Ichtyol., 1999. P. 149–164.

Collette B.B., Nauen C.E. FAO species catalogue. Vol. 2. Scombrids of the World. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos, and related species known to date. Rome: FAO, 1983. VII + 137 p. (FAO Fish. Synop. № 125. V. 2).

Collette B.B., Potthoff T., Richards W.J. et al. Scombroidei: development and relationships // Ontogeny and systematics of fishes / Eds. Moser H.G., Richards W.J., Cohen D.M. et al. Lawrence: Allen Press, 1984. P. 591–620 (Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. № 1).

Collette B.B., Reeb C.A., Block B.A. Systematics of the tunas and mackerels (Scombridae) // Tuna: Physiology, Ecology,

- and Evolution / Eds. Block B.A., Stevens E.D. San Diego: Acad. Press, 2001. P. 1–33. (Ser. Fish Physiol. V. 19).
- Fraser-Brunner A. The fishes of the family Scombridae // Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 12. 1950. V. 3. № 26. P. 131–163.
- Friedman M., Feilich K.L., Beckett H.T. et al. A phylogenetic framework for pelagiarian fishes (Acanthomorpha: Percomorpha) highlights mosaic radiation in the open ocean // Proc. Roy. Soc. B. 2019. V. 286: 20191502. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1502>
- Froese R., Pauly D. (eds.). FishBase. 2019. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (12/2019).
- Gorjanović-Kramberger D. Fosilne ribe Komena, Mrzleka, Hvara i M. Libanona i dodatak o oligocenskim ribama Tüffera, Zagora i Trifalja // Djela Jugosl. Akad. Znan. Umjetn. 1895. V. 16. S. 1–67.
- Kramberger-Gorjanović D. Die jungtertiäre Fischfauna Croatiens // Beitr. Paläontol. Geol. Österr.-Ungarns Oriens. 1882. Bd 2. S. 86–136.
- Landini W., Bannikov A.F. Scomber calabrensis (Osteichthyes, Scombridae), nuova specie del Pliocene italiano // Atti Soc. Toscana Sci. Natur. Mem. Ser. A. 1983. V. 90. P. 191–198.
- Liu Z., Chen D., Zhang J. et al. Pyrite morphology as an indicator of paleoredox conditions and shale gas content of the Longmaxi and Wufeng shales in the middle Yangtze area, South China // Minerals. 2019. V. 9. № 7: 428. <https://doi.org/10.3390/min9070428>
- Micklich N. The fish fauna of Messel Pit: a nursery school? // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 2002. Bd 237. P. 97–127.
- Miya M., Friedman M., Satoh T.P. et al. Evolutionary origin of the Scombridae (tunas and mackerels): Members of a Paleogene adaptive radiation with 14 other pelagic fish families // PLoS One. 2013. V. 8. № 9. P. e73535: 1–19.
- Monsch K.A., Bannikov A.F. New taxonomic synopses and revision of the scombroidei fishes (Scombroidei, Perciformes), including billfishes, from the Cenozoic of territories of the former USSR // Earth and Environ. Sci. Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 2012 (2011). V. 102. P. 253–300.
- Nam G.-S., Nazarkin M.V., Bannikov A.F. First discovery of the genus Auxis (Actinopterygii: Scombridae) in the Neogene of South Korea // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 2021. V. 60. № 1. P. 61–67. <https://doi.org/10.4435/BSPI.2021.05>
- Nazarkin M.V., Bannikov A.F. Fossil mackerel (Actinopterygii: Scombridae: Scomber) from the Neogene of southwestern Sakhalin, Russia // Zoosyst. Ross. 2014. V. 23. № 1. P. 158–163.
- Near T.J., Dornburg A., Eytan R.I. et al. Phylogeny and tempo of diversification in the superradiation of spiny-rayed fishes // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2013. V. 110. P. 12738–12743.
- Near T.J., Eytan R.I., Dornburg A. et al. Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2012. V. 109. P. 13698–13703.
- Nelson J.S. Fishes of the World. 4th ed. Hoboken, NJ: Wiley, 2006. 601 p.
- Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. Fishes of the World. 5th ed. Hoboken, NJ: Wiley, 2016. 707 p.
- Niino H. Description of some fossil fishes and prawns from Japan // J. Tokio Coll. Fish. 1951. V. 38. № 1. P. 47–58.
- Santini F., Carnevale G., Sorenson L. First molecular scombrid timetree (Percomorpha: Scombridae) shows recent radiation of tunas following invasion of pelagic habitat // Ital. J. Zool. 2013. V. 80. P. 210–221.
- Starks E.C. The osteology and mutual relationships of the fishes belonging to the family Scombridae // J. Morphol. 1910. V. 21. P. 77–100.
- Wiley E.O., Johnson G.D. A teleost classification based on monophyletic groups // Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts / Eds Nelson J.S., Schultz H.-P., Wilson M.V.H. Munich: Verl. Dr. F. Pfeil, 2010. P. 123–182.

Объяснение к таблице X

Фиг. 1, 2. *Scomber collettei* sp. nov.: 1 – голотип ПИН, № 5599/6, почти полный скелет; 2 – паратип ПИН, № 5599/9, полный скелет, расчлененный спереди; Краснодарский край, Апшеронский р-н, р. Пшеха выше ст. Ширванской; низы среднего миоцена, тархан. Масштабная линейка – 1 см.

A New Species of Mackerels (*Scomber*, Scombroidei) from the Tarkhanian (Lowermost Middle Miocene) of the Northwestern Caucasus

A. F. Bannikov¹, I. G. Erebakan^{1,2}

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

²Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

A fossil mackerel *Scomber collettei* sp. nov. (Percomorpha, Scombroidei, Scombridae) is described from the Tarkhanian (lowermost Middle Miocene) of the northwestern Caucasus (Krasnodar Region, Pshexha River) based on several skeletons. This is the first discovery of a fossil representative of the genus *Scomber* in the Tarkhanian regional stage. The new species differs from the more ancient, late Oligocene to early Miocene mackerels from the Eastern Paratethys—*S. cubanicus* and *S. gnarus*—in having a different ratio of the abdominal and caudal vertebrae (14 + 17 vs. 15 + 16), and wider separated dorsal fins. *S. collettei* sp. nov. is also characterized by its unusually large teeth and lachrymal.

Keywords: Percomorpha, Scombroidei, Scombridae, *Scomber*, new species, lowermost Middle Miocene, northwestern Caucasus

УДК 567/569:551.761.1(47)

ПЕРВАЯ НАХОДКА РЕПТИЛИЙ В ПРИБРЕЖНО-МОРСКОМ НИЖНЕМ ТРИАСЕ ГОРЫ БОЛЬШОЕ БОГДО (ПРИКАСПИЙСКАЯ ВПАДИНА)

© 2022 г. И. В. Новиков^{a, *}, А. Г. Сенников^{a, **}, А. В. Ульяхин^{a, b, ***}^aПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия^bМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

*e-mail: inovik@paleo.ru

**e-mail: sennikov@paleo.ru

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

Поступила в редакцию 01.03.2022 г.

После доработки 18.03.2022 г.

Принята к публикации 18.03.2022 г.

Приводятся ревидованные и новые данные по позвоночным (рыбы, темноспондильные амфибии, рептилии) из нижнего триаса горы Большое Богдо (Прикаспийская впадина), а также история их находок. Впервые описываются остатки (фрагмент parietale) наземных рептилий из этого разреза, приуроченные к прибрежно-морской по генезису богдинской свите и предположительно отнесенные к архозаврам из семейства Erythrosuchidae.

Ключевые слова: рептилии, темноспондильные амфибии, рыбы, прибрежно-морские отложения, нижний триас, гора Большое Богдо, Прикаспийская впадина

DOI: 10.31857/S0031031X22050105

Гора Большое Богдо в Ахтубинском р-не Астраханской области (рис. 1) является уникальным геологическим объектом, с которым связана история геологического и палеонтологического изучения триасовых отложений России. Именно на основании изучения геологического строения этой горы в первой половине XIX в. было доказано присутствие отложений достоверно триасового возраста в Европейской России.

Разрез горы Большое Богдо относится к нижнему триасу, в составе которого здесь в настоящее время (Актуализированная..., 2016) выделяют следующие стратиграфические подразделения (снизу вверх): конгломерато-песчаниковая бугринская свита (мощностью до 41 м), красноцветная глинисто-алевролитовая ахтубинская свита (до 55 м) и песчано-известняково-глинистая богдинская свита (до 59 м) (рис. 2). Индский возраст самой нижней, бугринской свиты основывается на находках остатков харовых водорослей (Актуализированная ..., 2016). Ахтубинская и богдинская свиты содержат богатый комплекс органических остатков (харофиты, листовая флора, остракоды, конхостраки, двустворки, аммониты, рыбы, темноспондильные амфибии), который указывает на оленекский возраст вмещающих отложений, причем присутствие в богдинской свите аммонитов зоны *Tirolites cassianus* [Dorikranites

bogdoanus (Buch), *D. acutus* (Mojsisovics) и *Tirolites cassianus* (Quenstedt)] позволяет непосредственно сопоставить эту часть разреза с низами верхнеоленекского подъяруса (Шевырев, 1990). Эта важная особенность ориктоценоза богдинской свиты, включающего остатки как морской (аммониты, двустворки и др.), так и континентальной (темноспондильных амфибий) биот, позволяет уверенно проводить корреляцию широко развитого на территории Европейской России континентального нижнего триаса (при расчленении которого ведущую роль играют как раз остатки темноспондильных амфибий) с глобальной стратиграфической шкалой, построенной по аммонитам. Аналогичных реперных местонахождений на планете единицы. На территории бывшего СССР это (кроме горы Большое Богдо) — местонахождения на п-ове Мангышлак (Казахстан), о. Русский (Дальний Восток) и в бассейне р. Оленек [Республика Саха (Якутия)] (Шишкин и др., 1986).

Первые находки позвоночных (рыб и темноспондильных амфибий) в разрезе горы Большое Богдо были сделаны геологом И.Б. Ауэрбахом (1871) в породах богдинской свиты. Этим исследователем были определены и описаны зубы акул (*Acrodus dunkeri* Auerbach, *Hybodus plicatilis* Agassiz), чешуи ганоидов (*Sphaerodus minimus* Agassiz)

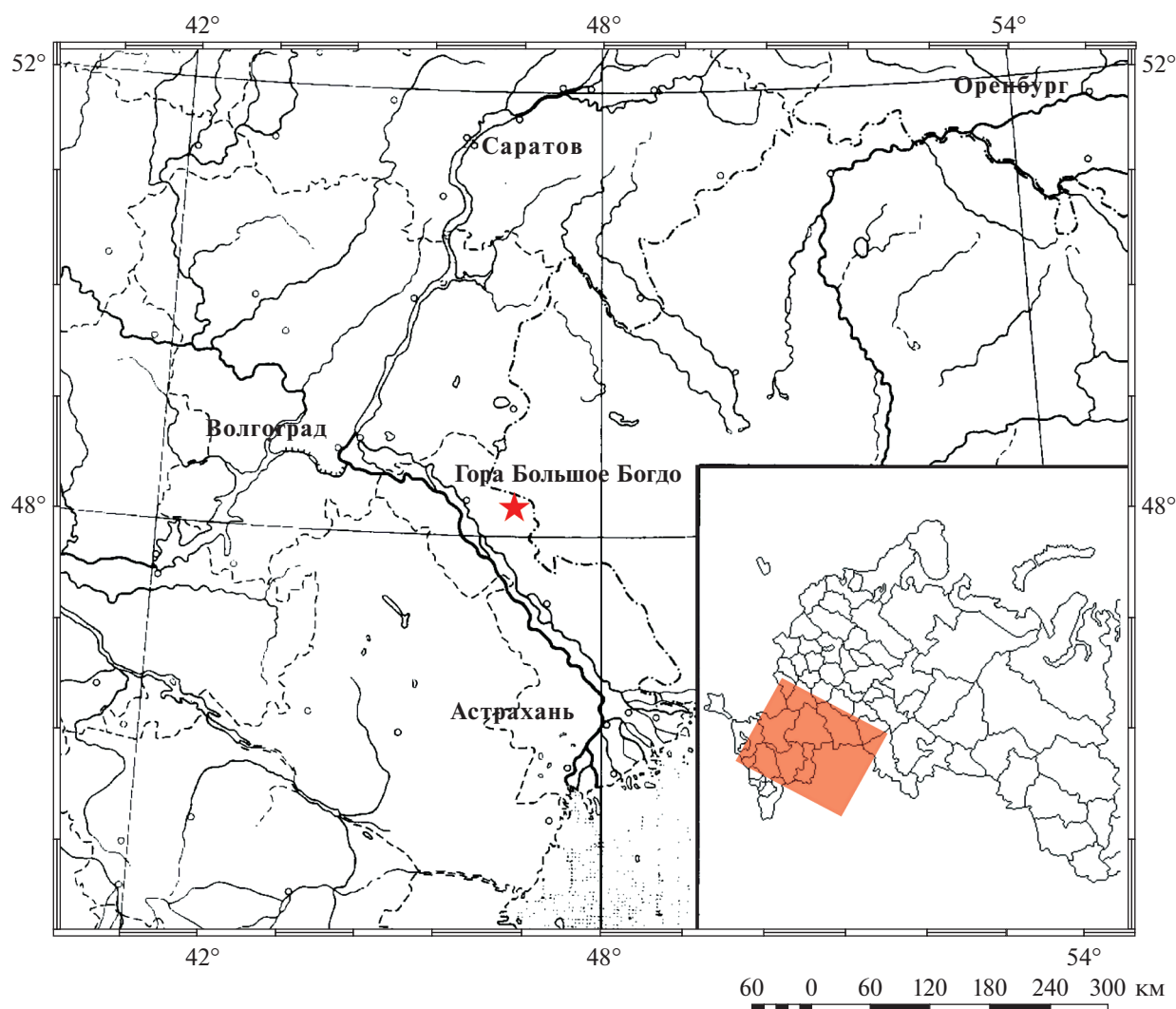


Рис. 1. Географическое положение горы Большое Богдо.

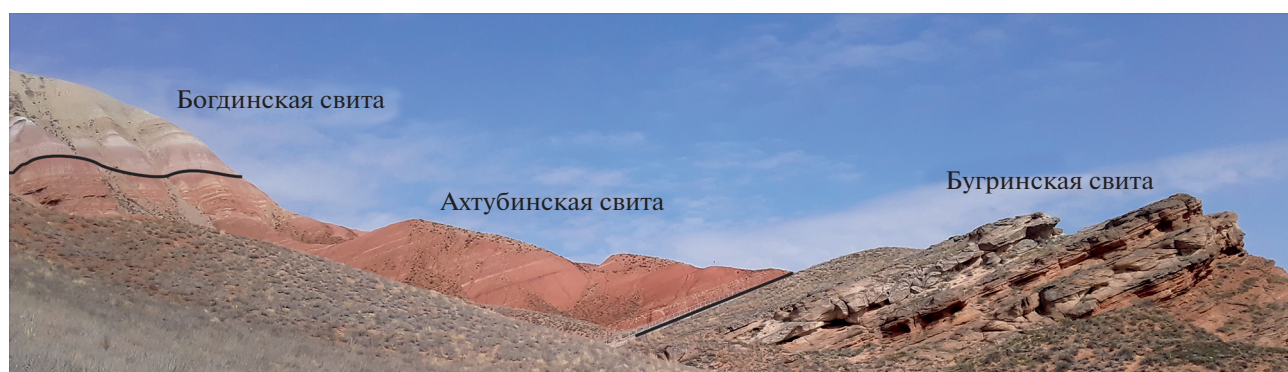


Рис. 2. Геологический разрез горы Большое Богдо.

и др. (Хабакон, 1932). Находки амфибий были представлены изолированными зубами лабиринтодонтового типа, которые Ауэрбах отнес к роду *Mastodonsaurus*. Следует отметить, что это было первое упоминание об остатках амфибий в триасе Европейской России.

Следующие находки остатков тетрапод в богдинской свите были сделаны в 1912 г. геологом М.В. Баярунасом. Наибольший интерес из них представляли два неполно сохранившихся черепа (мозговые коробки с фрагментами неба) темноспондильных амфибий, “близкие к *Capitosaurus* и

Metopias, хотя и не вполне сходны с ними” (Протоколы..., 1913). Позднее, в 1927 г. эти образцы были отпрепарированы и описаны П.П. Сушкиным как принадлежащие двум западноевропейским родам темноспондилов — *Capitosaurus* и *Trematosaurus* (Sushkin, 1927).

В 1926 и 1928 гг. по поручению Геологического музея Академии наук разрез горы Большое Богдо исследовал И.А. Ефремов; сначала самостоятельно (в 1926 г.), а затем (в 1928 г.) вместе с Ф.М. Кузьминым. За эти две экспедиции в осыпях по склону горы удалось собрать небольшое количество фрагментарных остатков темноспондильных амфибий, которые были позднее описаны (Ефремов, 1932). Наибольший интерес среди собранного материала представляют отпечаток крыши черепа, предположительно отнесенный Ефремовым к *Trematosaurus brauni*, и передняя половина правой ветви нижней челюсти, определенная им как *Capitosaurus* sp. В этой же работе Ефремов отнес описанный Сушкиным фрагмент черепа трематозавра к типовому виду *T. brauni*. Позднее В.Г. Очевым (1972) и И.В. Новиковым (2007) была обоснована принадлежность вышеуказанного фрагмента нижней челюсти и отпечатка крыши черепа к трематозавридному роду *Inflexosaurus* Shishkin, описанному из этого же местонахождения (см. ниже).

В справочнике К. Циттеля (Zittel, 1932) в разделе по амфибиям, отредактированном А. Вудвардом, по описанному Сушкиным образцу мозговой коробки [экз. ПИН, № 2246 (=1246)/1], отнесенному первоначально к *Capitosaurus*, был выделен новый вид последнего — *S. bogdoanus* Woodward, но без приведения конкретного диагноза. Позднее к этому же виду (уже в составе рода с преоккупированным названием *Parotosaurus* Jaekel) Очевым (1966, 1972) отнесен и фрагмент посторбитальной части черепа (экз. ПИН, № 2242/23) из типового местонахождения (сборы Пермского государственного ун-та (ПГНИУ), дата сборов неизвестна). Валидность этого вида была признана и М.А. Шишкиным (Каландадзе и др., 1968), но уже в составе рода *Parotosuchus* Otschev et Shishkin¹. Однако позднее (Ивахненко и др., 1997; Schoch, Milner, 2000; Shishkin et al., 2000; Новиков, 2018; Стародубцева, Новиков, 2018) видовая обособленность богдинского *Parotosuchus* вызывала сомнение. Переизучение краниального материала по этому виду, хранящегося в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), позволило М.А. Шишкину (2018) вновь сделать заключение о валидности *Parotosuchus bogdoanus* (Woodward). Более того, современное исследование ранее неизвестного образца (преорбитальная часть черепа темноспондильной

амфибии, первоначально отнесенная к роду *Wetlugasaurus*; дата и автор сбора неизвестны) из коллекции Геологического музея им. А.А. Штукенберга Казанского (Приволжского) федерального ун-та (КФУ) показало его вероятную принадлежность к *Parotosuchus bogdoanus* из богдинской свиты и позволило дополнить характеристику этого вида (Новиков и др., 2021).

Параллельно с изучением остатков тетрапод из богдинского разреза проводилось исследование и встреченной здесь ихтиофауны. Так, в 1932 г. А.В. Хабаков опубликовал статью с описанием двух зубных пластин двоякодышащих рыб семейства *Ceratodontidae* из богдинской свиты (Хабаков, 1932). По одной из них, найденной экспедицией Баярунаса, был установлен новый вид рода *Ceratodus* — *C. facetidens* Chabakov, а другой экземпляр, обнаруженный Ефремовым в 1926 г., из-за плохой сохранности был определен как *C. ex gr. kaupi* Agassiz.

Современный этап изучения ископаемых позвоночных горы Большое Богдо связан с именами Б.П. Вьюшкова, М.А. Шишкина, В.Г. Очева и их учеников — С.П. Рыкова, М.Г. Миниха и А.В. Миних. В 1957 г. экспедицией ПИН АН СССР под руководством Вьюшкова на горе были проведены кратковременные раскопки. В состав экспедиции входили также Очев и Шишкин. В результате работ на южном склоне горы были найдены разрушенный череп очень крупной темноспондильной амфибии и левая ветвь нижней челюсти, принадлежавшая более молодой особи. На основании этих материалов Шишкиным (1960) был описан новый род и вид трематозаврид *Inflexosaurus amplius* Shishkin. Позднее экспедицией Саратовского государственного ун-та под руководством Очева в штольне, пробитой в богдинской свите, была сделана еще одна находка черепа трематозавриды (Очев, 1976). В настоящее время место хранения как этого образца, так и указанных выше зубных пластин двоякодышащих рыб, к сожалению, неизвестно.

В 1965 г. саратовскими палеонтологами С.П. Рыковым и М.Г. Минихом было открыто первое местонахождение позвоночных в ахтубинской (тогда — тананынской) свите. Оно расположено в 5 м ниже кровли свиты и содержало богатый комплекс рыб, а также остатки темноспондилов (*Rhytidosteus* sp., сборы 1967 г.). Собранный из этого местонахождения материал по двоякодышащим рыбам стал основой для выделения Минихом трех новых форм в составе рода *Gnathorhiza* — *G. triassica* baskunchakensis Minich, *G. otschevi* Minich и *G. bogdensis* Minich (Миних, 1977). Помимо этих форм, в ихтиокомплекс ахтубинской свиты входят двоякодышащие *Ceratodus multicristatus multicristatus* Vorobyeva, акулы *Hybodus maximi* A. Minich, *H. spasskiensis* A. Minich и

¹ Название рода предложено Очевым и Шишкиным вместо преоккупированного *Parotosaurus*.

хрящевые ганоиды *Saurichthys* sp. (Миних, Миних, 2005, 2014). В целом, ихтиокомплекс из верхов ахтубинской свиты позволил отнести эту часть разреза (как и вышележащую богдинскую свиту) к верхнеоленекскому подъярусу (Актуализованная ..., 2016). В результате изучения остатков ихтиофауны, происходящих из богдинской свиты, А.В. Миних был описан новый вид акулых рыб из рода *Lissodus* — *L. aquilus* (Миних, 1996, 2001), а также определены (совместно с М.Г. Минихом) двоякодышащие (*Ceratodus multicristatus multicristatus* Vorobyeva, *C. multicristatus lipovensis* Minich, *C. cf. jechartiensis*), акулые [*Lissodus triaktis* A.Minich, *L. (?) angulatus* Stensjö, *Hybodus maximi* A.Minich, *H. plicatilis* Agassiz, *Acrodus dunkeri* Auerbach], костные *Colobodus varius* Giebel и *Saurichthys* sp. (Миних, Миних, 2005).

С 2002 г. комплексное и планомерное изучение разреза горы Большое Богдо и целенаправленные поиски здесь остатков позвоночных начались экспедициями ПИН РАН (с 2018 г. — совместно с Самарским палеонтологическим обществом) под руководством И.В. Новикова и при поддержке Государственного заповедника “Богдинско-Баскунчакский”. В результате этих исследований была собрана представительная коллекция органических остатков как из богдинской (темноспондильные амфибии, редкие архозавры, двоякодышащие рыбы, аммониты, двустворки), так и из ахтубинской (темноспондильные амфибии, палеониски) свит (рис. 3). Наибольшее биостратиграфическое значение среди собранного материала имеет находка (отпечаток ветви нижней челюсти) *Rhytidosteus* sp. в 14 м от подошвы ахтубинской свиты, которая может свидетельствовать о позднеоленекском возрасте всей свиты, а не только самых ее верхов (Новиков и др., 2019).

В 2019 г. первая находка остатков рептилий в разрезе горы Большое Богдо была сделана в нижней части известняково-глинистой пачки богдинской свиты. Она представляет собой фрагмент кости черепа (экз. ПИН, № 2242/57), вероятно, принадлежавшего представителю архозавров из семейства *Erythrosuchidae*, и описывается ниже.

Erythrosuchidae (?) gen. indet.

Кость светлая, желтовато-кремового цвета, уплощенная, в виде субтреугольной пластины 3.0 см в длину и 3.3 см в ширину (рис. 4, а, б). По одному краю, где ширина и толщина кости наибольшая, кость обломана, сужаясь и становясь тоньше к противоположному от обломанного края концу. Другие два края кости частично окатаные, но в различной степени, так что видна внутренняя губчатая костная ткань. Один из краев немного выпуклый, другой — слегка вогнутый, так что фрагмент слабо-волнообразно изогнут. Из-за окатанности и неполной сохранности судить об

общей форме кости можно лишь в общих чертах. Поверхности фрагмента гладкие, полого-волнистые за счет изгиба костной пластины. У узкого конца кости на одной из сторон на поверхности различим довольно узкий, длинный, немного углубленный, неровный участок с продольными тонкими гребнями, очевидно, для шовного налегания другой кости.

Форма описываемого фрагмента, а также наличие на нем длинного участка шовного налегания указывает на принадлежность его черепной кости, а асимметричное строение — на то, что это — фрагмент парной кости черепа, расположенной справа или слева симметрично относительно сагиттальной плоскости головы. В черепе ранне-триасовых амфибий не находится кости, морфологии которой соответствовал бы этот фрагмент. Более вероятно, что он принадлежал черепной кости рептилии. Две одинаково гладкие поверхности кости свидетельствуют о том, что они не выходили на наружную поверхность черепа (обычно в той или иной степени скульптурированную или ругозистую у рептилий), а также указывают на то, что этот участок кости был погружен в мягкие ткани. Неровный же вытянутый углубленный участок с продольными тонкими гребнями на одной из поверхностей у узкого конца кости, очевидно, является следом шовного налегания сужающегося отростка другой кости черепа при сочленении с описываемым фрагментом.

Среди краниальных костей рептилий схожее строение имеет один из затылочных флангов *parietale* у ранних архозавров — текодонтов. Если предположить принадлежность богдинского фрагмента именно к этому затылочному флангу, то широкий обломанный край фрагмента — это медиальная часть фланга *parietale*; один из естественных краев фрагмента, более выпуклый — дорсальный и образовывал задний край верхнего височного окна, а другой, немного вогнутый край — вентральный и прилегал сверху к *supraoccipitale* и *opisthoticum*.

Следует отметить, что в черепе ранних архозавров наблюдаются признаки метакинетизма, и их мозговая коробка не имела шовного соединения с крышей черепа, так что они, возможно, сохраняли небольшую взаимную подвижность. При этом метакинетическая ось проходила как раз между крышей черепа по вентральному краю затылочных флангов *parietale* сверху и костями мозговой коробки, *supraoccipitale* и *opisthoticum* снизу. Поэтому крыша черепа текодонтов при захоронении нередко отделялась от мозговой коробки. В связи с этим вполне вероятно, что одна гладкая поверхность описываемого фрагмента является верхней частью затылочной поверхности черепа (затылочного фланга *parietale*), тогда как противоположная гладкая поверхность со

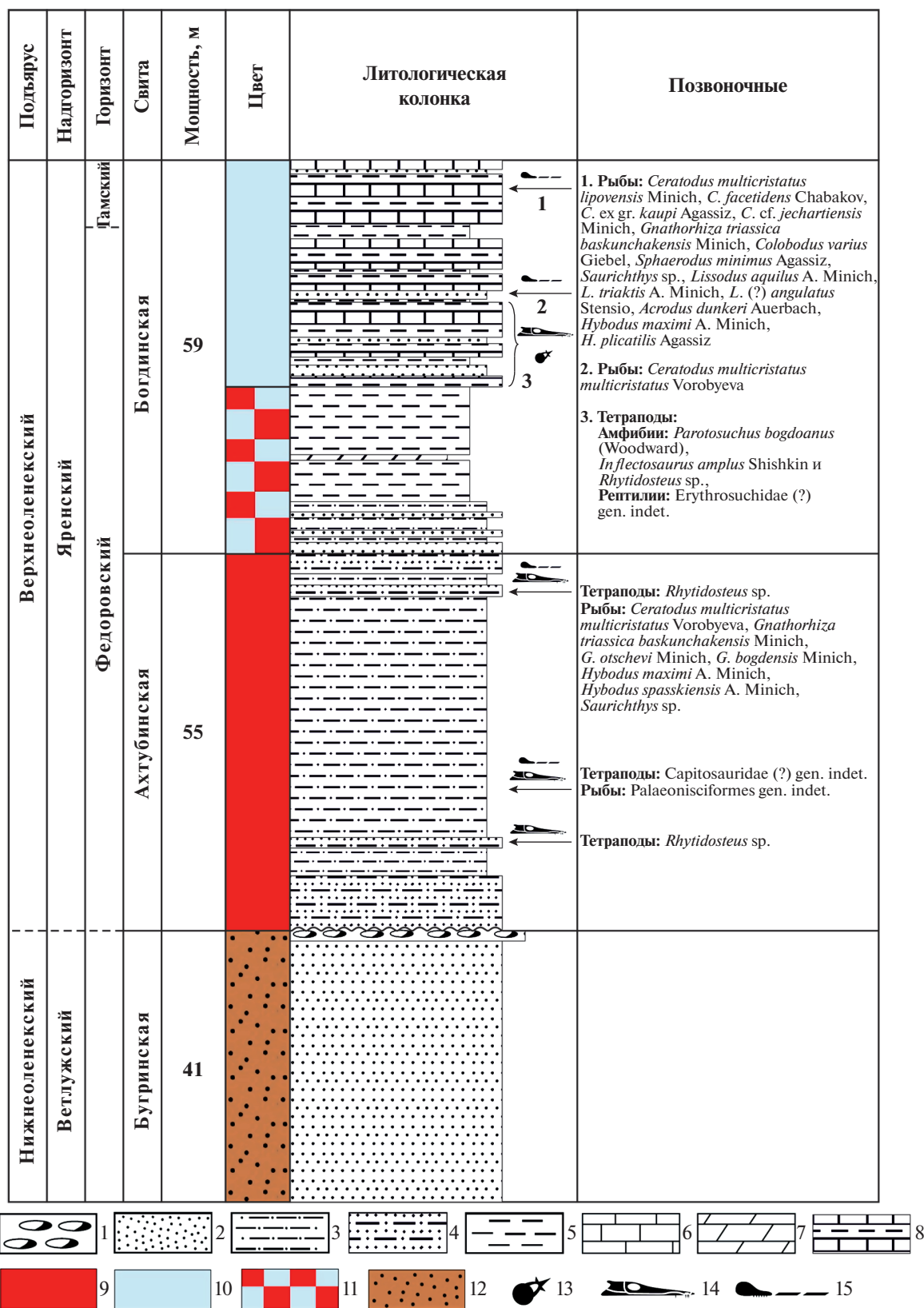


Рис. 3. Сводная литолого-стратиграфическая колонка горы Большое Богдо. Обозначения: 1 – гравелит и конгломерат; 2 – песчаник; 3 – алевролит; 4 – частое переслаивание песчаников и алевролитов; 5 – глина; 6 – известняк; 7 – мергель; 8 – частое переслаивание глин и известняков; 9 – красные, красновато-бурые породы; 10 – серые, зеленовато-серые, буровато-серые породы; 11 – пестрые породы; 12 – бурые песчаники; 13 – остатки рептилий; 14 – остатки амфибий; 15 – чешуи и кости рыб.

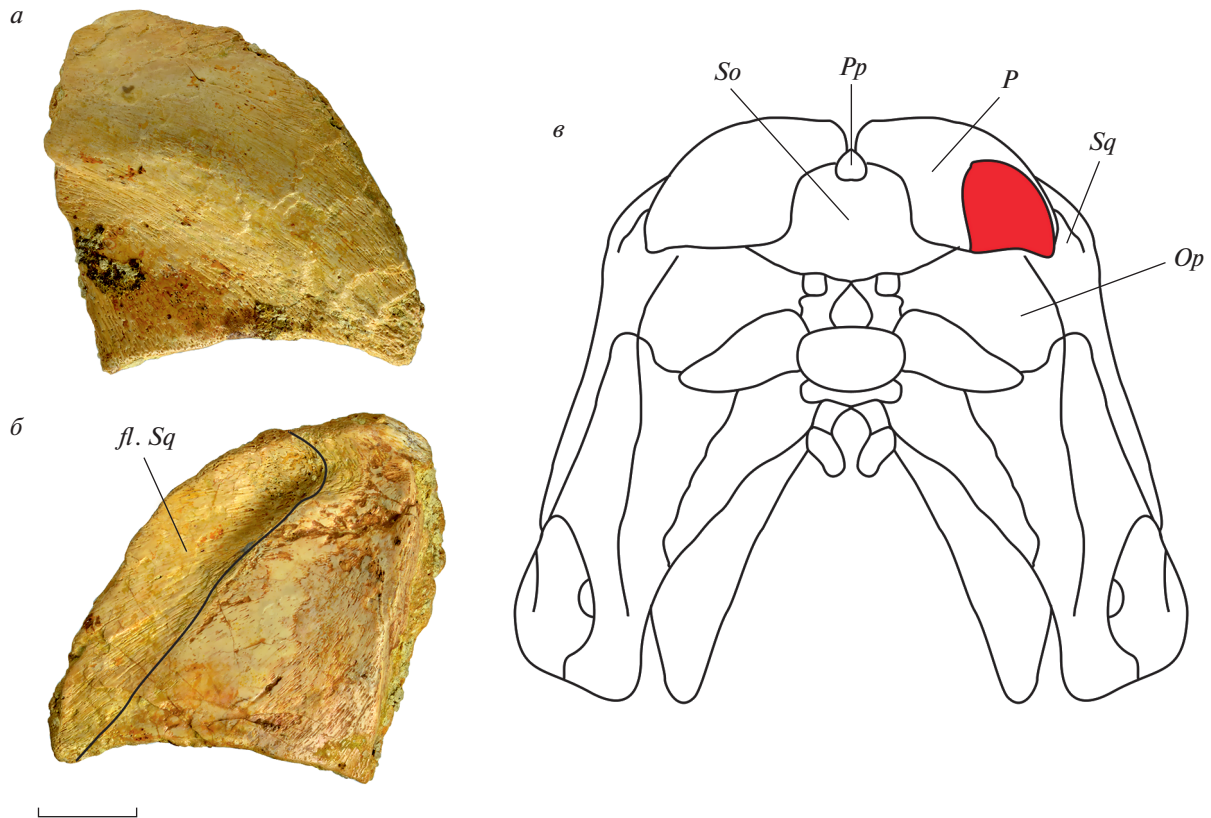


Рис. 4. Erythrosuchidae (?) gen. indet., экз. ПИН, № 2242/57, латеральная часть правого затылочного фланга parietale: *a* – вид с наружной стороны; *b* – вид с внутренней стороны; *c* – положение кости (выделена красным) в затылочной части черепа. Обозначения: *fl. Sq* – площадка налегания squamosum, *Op* – opisthoticum, *P* – parietale, *Pp* – postparietale, *So* – supraoccipitale, *Sq* – squamosum. Длина масштабной линейки 1 см.

следом шовного налегания – заднее обрамление верхнего височного окна, а неровный участок шовного налегания на ней – след от сочленения с задним отростком squamosum. В итоге; по совокупности признаков описываемый фрагмент может являться неполным правым затылочным флангом parietale какого-то текодонта (рис. 4, *c*).

Достоверное отнесение этого фрагмента к какому-то конкретному роду и виду или даже семейству представляется весьма затруднительным. В качестве сравнительного материала в нашем распоряжении имеются части черепов позднепермского протерозухида *Archosaurus rossicus* Tatarginov и раннетриасового эритрозухида *Garjainia prima* Otschev. Богдинский фрагмент резко отличается от затылочного фланга parietale *Archosaurus rossicus* значительно большей высотой и меньшей длиной. С другой стороны, по общей форме он обнаруживает сходство с относительно короткими и высокими затылочными флангами parietale у *Garjainia prima*, от которых все же отличается более длинным и узким участком шовного налегания parietale и волнообразным изгибом кости (у *Garjainia prima* затылочный фланг parietale более плоский). Исходя из вышесказанного, мож-

но предположить, что описываемый фрагмент кости принадлежал довольно крупному текодонту с высоким затылком и, соответственно, высоким черепом, подобно таковому у эритрозухид.

Находки различных текодонтов, в т.ч. не обнаруживающих явных признаков адаптации к водному образу жизни и плаванию, известны из прибрежно-морских и даже чисто морских отложений, охарактеризованных аммонитами, в различных частях света. Причем эти находки представлены не только фрагментарными остатками, но и (что особенно важно!) сочлененными скелетами, как это имело место, например, для рауизухида из среднего триаса Швейцарии – *Ticinosuchus ferox* (Krebs) и текодонтов из морского триаса Китая (Li et al., 2006, 2016). Очевидно, все ранние архозавры, даже специализированные к активной наземной локомоции и имеющие парасагитальную постановку конечностей, могли заплывать далеко в море, подобно современному гребнистому крокодилу (Krebs, 1965). В связи с этим находка фрагмента кости текодонта в прибрежно-морских отложениях Прикаспия представляется нам вполне закономерной. В любом случае, только новые, более полные материалы из

богдинского разреза смогут уточнить систематическую принадлежность описанного выше фрагмента.

* * *

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты №№ 20-05-00092-а, 20-04-00070-а и 20-04-00545-а). Фотография выполнена С.В. Багировым (ПИН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Актуализированная стратиграфическая схема триасовых отложений Прикаспийского региона. Объяснительная записка. М.: ФГБУ “ВНИГНИ”, 2016. 26 с.

Ауэрбах И.Б. Гора Богдо. Исследования, произведенные по поручению Императорского Русского географического общества в 1854 г. СПб., 1871. 81 с.

Ефремов И.А. Материалы по пермо-триасовым лабиринтодонтам // Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР. 1932. Т. 1. С. 57–67.

Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: ГЕОС, 1997. 216 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268).

Каландадзе Н.Н., Очев В.Г., Татаринов Л.П. и др. Каталог пермских и триасовых тетрапод СССР // Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука, 1968. С. 72–92.

Миних А.В. Новые таксоны акулловых рыб из триасовых отложений юга Европейской России. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 1996. 14 с. Деп. в ВИНТИ 09.04.1996. № 1127-В96.

Миних А.В. Акуловые рыбы из триасовых отложений Европейской России // Тр. НИИ геол. СГУ. Нов. сер. 2001. Т. 8. С. 46–54.

Миних М.Г. Триасовые двоякодышащие рыбы востока европейской части СССР. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1977. 97 с.

Миних М.Г., Миних А.В. Ихтиофауна в корреляции разрезов триаса Южного Приуралья, Воронежской и юго-востока Волго-Уральской антеклиз и Прикаспийской впадины // Недра Поволжья и Прикаспия. 2005. Вып. 42. С. 35–45.

Миних М.Г., Миних А.В. К биостратиграфии нижнетриасовых отложений горы Большое Богдо (Прикаспийская синеклиза) по ихтиофауне // Геологические науки – 2014: Матер. всеросс. научно-практич. конф., Саратов, 10–12 апреля 2014 г. Саратов: Изд-во СО ЕАГО, 2014. С. 48–50.

Новиков И.В. Новые данные по трематозавроидным лабиринтодонтам Восточной Европы. 1. Род *Inflexotosaurus Shishkin*, 1960 // Палеонтол. журн. 2007. № 2. С. 51–58.

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

Новиков И.В., Глаголев С.Б., Гунчин Р.А. и др. Новые находки позвоночных в разрезе горы Большое Богдо (Прикаспий) // Палеострат-2019. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. Тез. докл. / Ред. Алексеев А.С. М.: ПИН РАН, 2019. С. 53.

Новиков И.В., Уляхин А.В., Силантьев В.В. Ранее неизвестный образец темноспондильной амфибии *Pagotosuchus bogdoanus* (Woodward, 1932) из нижнего триаса Восточной Европы // Уч. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2021. Т. 163. Кн. 4. С. 581–590.

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

Очев В.Г. Капитозавроидные лабиринтодонты юго-востока европейской части СССР. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1972. 269 с.

Очев В.Г. Тайны пылающих холмов. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1976. 95 с.

Протоколы заседаний Киевского общества естествоиспытателей за 1912 г. Киев: Тип. АО Корчак-Новицкого, 1913. 51 с.

Шевырев А.А. Аммоноидеи и хроностратиграфия триаса. М.: Наука, 1990. 179 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 241).

Шишкин М.А. Новый триасовый трематозаврид *Inflexotosaurus amplus* // Палеонтол. журн. 1960. № 2. С. 130–148.

Шишкин М.А. Пионерные сообщества мезозойских тетрапод Южной Америки и их место в истории фауны раннего триаса Гондваны // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Всеросс. науч. конф., посвященная памяти проф. Виталия Георгиевича Очева. Тез. докл. / Ред. Новиков И.В., Иванов А.В. М.—Саратов: ПИН РАН — СГУ им. Ю.А. Гагарина — ООО “Кузница рекламы”, 2018. С. 78–83.

Шишкин М.А., Лозовский В.Р., Очев В.Г. Обзор местонахождений триасовых наземных позвоночных азиатской части СССР // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1986. Т. 61. Вып. 6. С. 51–63.

Хабаров А.В. Об остатках двоякодышащих (сем. *Ceratodontidae*) из нижнего триаса горы Богдо // Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР. 1932. Т. 1. С. 45–55.

Krebs B. *Ticinosuchus ferox* nov. gen., nov. sp., ein neuer Pseudosuchier aus der Trias des Monte San Giorgio // Schweiz. Paläontol. Abhandl. 1965. Bd 81. 140 S.

Li C., Wu X.-C., Cheng Y.-N. et al. An unusual archosaurian from the marine Triassic of China // Naturwiss. 2006. V. 93. Iss. 4. P. 200–206.

Li C., Wu X.-C., Zhao L.-J. et al. A new armored archosauriform (Diapsida: Archosauromorpha) from the marine Middle Triassic of China, with implications for the diverse life styles of archosauriforms prior to the diversification of Archosauria // Sci. Natur. 2016. V. 103. № 95. P. 1–23.

Schoch R.R., Milner A.R. Stereospondyli // Encyclopedia of Paleoherpitology. Pt. 3B. München: Pfeil, 2000. P. 1–203.

Shishkin M.A., Novikov I.V., Gubin Yu.M. Permian and Triassic temnospondyls of Russia // The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds Benton M.J., Shishkin M.A., Unwin D.M., Kurochkin E.N. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 35–59.

Sushkin P.P. On the modification of the mandibular and hyoid arches and their relations to the braincase in the early tetrapods // Paläontol. Z. 1927. Bd 8. № 4. P. 263–321.

Zittel K.V. Text-book in Palaeontology. V. 2 / Ed. A.S. Woodward. L.: MacMillan, 1932. 464 p.

First Find of Reptiles in the Nearshore Marine Lower Triassic of the Bolshoye Bogdo Mountain (CisCaspian Depression)

I. V. Novikov¹, A. G. Sennikov¹, A. V. Uliakhin^{1, 2}

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

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

The revised and new data on vertebrates (fishes, temnospondyl amphibians, reptiles) from the Lower Triassic of Bolshoye Bogdo Mountain (CisCaspian Depression), as well as the history of their finds are presented. The remains (fragment of parietal) of land reptiles from this section, confined to the nearshore marine Bogdo Formation and presumably attributed to archosaurs from the family Erythrosuchidae, are described for the first time.

Keywords: reptiles, temnospondyl amphibians, fishes, nearshore marine deposits, Lower Triassic, Bolshoye Bogdo mountain, CisCaspian Depression