

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Номер 6, 2021

---

---

Сравнение кристаллографической текстуры раковин современных, ископаемых и субфосильных двустворчатых моллюсков

*А. В. Пахневич, Д. И. Николаев, Т. А. Лычагина* 3

Ревизия семейства гастропод Gosseletinidae Wenz: роды Gosseletina Fischer, 1885, Globodoma Mazaev, 2006 и Nemaspira gen. nov.

*А. В. Мазаев* 15

Апт–альбские устрицы юго-западных отрогов Гиссарского хребта.  
Статья 1: род Amphidonte Fischer de Waldheim

*Е. К. Метелкин, И. Н. Косенко* 24

О первых находках Infragrantiana (Ammonoidea: Perisphinctidae) в зоне Niortense верхнего байоса (средняя юра) Северного Кавказа

*В. В. Митта* 33

Ревизия отряда Paterinida (брахиоподы) из нижнего и среднего кембрия Сибирской платформы

*Г. Т. Ушатинская, И. В. Коровников* 40

Новые Blattinopsidae (Insecta: Blattinopsida) из пермских отложений Печорского бассейна (Республика Коми, Россия) в контексте эволюции ландшафта и растительности

*Д. С. Аристов, А. П. Расницын, С. В. Наугольных* 55

Пермские триаплиды (Coleoptera, Triaplidae), еще одна мезозойская группа жуков в терминальной перми

*А. Г. Пономаренко* 63

Новые виды изограптин (Graptoleidea, Isograptidae) из среднего ордовика Горного Алтая

*Е. В. Лыкова, Н. В. Сенников* 76

Новый вид строматеевых рыб (Perciformes, Stromateoidei) рода Pinichthys из тархана (низы среднего миоцена) Северо-Западного Кавказа

*А. Ф. Банников* 84

Первая находка птерозавра в верхнем мелу Южного Урала

*А. О. Аверьянов, Н. Г. Зверьков, А. В. Никифоров* 91

Первая находка гриба семейства Mucosalicaceae в ровенском янтаре (Украина)

*М. Н. Сухомлин, В. П. Гелюта, Е. Э. Перковский, М. С. Игнатов, Д. В. Василенко* 98

Проблемы систематики пыльцевых органов рода Permotheca Zalessky из перми Субангариды

*Т. С. Форапонова, Е. В. Карасев* 104

\* \* \*

Александр Сергеевич Спиринов (1931–2020)

118

---

---

# Contents

---

No. 6, 2021

---

|   |     |
|---|-----|
| Comparison of the Crystallographic Texture of the Recent, Fossil and Subfossil Shells of Bivalves<br><i>A. V. Pakhnevich, D. I. Nikolayev, T. A. Lychagina</i>  | 3   |
| Revision of the Gastropods Family Gosseletinidae Wenz: Genera <i>Gosseletina</i> Fischer, 1885, <i>Globodoma</i> Mazaev, 2006, and <i>Nemaspira</i> gen. nov.<br><i>A. V. Mazaev</i>                            | 15  |
| Aptian–Albian Oysters from the Southwestern Spurs of the Gissar Ridge.<br>Part 1. Genus <i>Amphidonte</i> Fisher de Waldheim<br><i>E. K. Metelkin, I. N. Kosenko</i>  | 24  |
| On the First Record of <i>Infragarantiana</i> (Ammonoidea: Perisphinctidae) from the Upper Bajocian Niortense Zone (Middle Jurassic) of the North Caucasus, Russia<br><i>V. V. Mitta</i>                        | 33  |
| Revision of Order Paterinida (Brachiopoda) from the Lower and Middle Cambrian of the Siberian Platform<br><i>G. T. Ushatinskaya, I. V. Korovnikov</i>   | 40  |
| New Blattinopsidae (Insecta: Blattinopsida) in the Permian of Pechora Basin (Komi Rep., Russia) in the Context of Landscape and Vegetation Evolution<br><i>D. S. Aristov, A. P. Rasnitsyn, S. V. Naugolnykh</i> | 55  |
| Permian Triaplids (Coleoptera, Triaplidae), Yet Another Mesozoic Group of Beetles from Terminal Permian<br><i>A. G. Ponomarenko</i>   | 63  |
| New Species of Isograptines (Graptoloidea, Isograptidae) from the Middle Ordovician of the Gorny Altai<br><i>E. V. Lykova, N. V. Sennikov</i>   | 76  |
| A New Species of Stromateid Fish (Perciformes, Stromateoidei) of the Genus <i>Pinichthys</i> from the Tarkhanian (Lowermost Middle Miocene) of the Northwestern Caucasus<br><i>A. F. Bannikov</i>               | 84  |
| First Finding of a Pterosaur in the Upper Cretaceous of the Southern Urals<br><i>A. O. Averianov, N. G. Zverkov, A. V. Nikiforov</i>  | 91  |
| First Record of a Fungus of Mycolaliciaceae from Rovno Amber (Ukraine)<br><i>M. M. Sukhomlyn, V. P. Heluta, E. E. Perkovsky, M. S. Ignatov, D. V. Vasilenko</i>   | 98  |
| Systematic Problems of Pollen Organs of the Genus <i>Permotheca</i> Zalessky from the Permian of Subangara<br><i>T. S. Foraponova, E. V. Karasev</i>  | 104 |
| * * *   |     |
| Alexander Sergeevich Spirin (1931–2020)   | 118 |

---

УДК 564.1+539.27

## СРАВНЕНИЕ КРИСТАЛЛОГРАФИЧЕСКОЙ ТЕКСТУРЫ РАКОВИН СОВРЕМЕННЫХ, ИСКОПАЕМЫХ И СУБФОСИЛЬНЫХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

© 2021 г. А. В. Пахневич<sup>a, b, \*</sup>, Д. И. Николаев<sup>b</sup>, Т. А. Лычагина<sup>b</sup>

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

<sup>b</sup>Объединенный институт ядерных исследований, Лаборатория нейтронной физики им. И.М. Франка, Дубна, Россия

\*e-mail: alvrb@mail.ru

Поступила в редакцию 12.05.2020 г.

После доработки 10.02.2021 г.

Принята к публикации 20.02.2021 г.

С помощью нейтронной дифракции изучена кристаллографическая текстура раковин современных, субфоссильных и ископаемых (верхний плейстоцен) двустворчатых моллюсков *Mytilus galloprovincialis*, современных и субфоссильных *M. trossulus*, а также современных и ископаемых (верхний плейстоцен) *Ostrea edulis*. Выявлено, что для раковин видов мидий различного возраста характерна высокая упорядоченность кристаллов кальцита — острая кристаллографическая текстура. Кристаллы арагонита распределены слабо упорядоченно, в зависимости от формы створок. В сухом и теплом климате у раковин *M. galloprovincialis* происходит расслоение раковинного вещества, что нарушает кристаллографическую текстуру. В условиях суши упорядоченность кристаллов кальцита в раковинах *M. galloprovincialis* падает. У субфоссильных *M. trossulus* и ископаемых *M. galloprovincialis* и *O. edulis* за сотни и тысячи лет изменяется интенсивность кристаллографической текстуры кальцита и арагонита.

**Ключевые слова:** кристаллографическая текстура, *Mytilus galloprovincialis*, *Mytilus trossulus*, *Ostrea edulis*, современные, субфоссильные, верхний плейстоцен

**DOI:** 10.31857/S0031031X21060118

### ВВЕДЕНИЕ

Для современной палеонтологии остается актуальным вопрос изменения минерального и органического вещества в процессе перехода остатков организмов из биосферы в литосферу. Поскольку минеральное вещество гораздо чаще сохраняется в виде раковин, костей, панцирей, то и возможностей изучать его значительно больше. У двустворчатых моллюсков раковины образуются клетками мантии. Эти клетки формируют микроструктурные элементы раковины — призмы, фибры, пластины (Золотарев, 1989; Попов, 1992). Если в прижизненном состоянии минеральное вещество контролируется клетками (Chesa et al., 2016), то после смерти контроль исчезает, и изменения могут произойти в различных направлениях. Возможна перекристаллизация раковинного вещества с изменением направления кристаллов, которая наблюдается визуально. Это было хорошо проиллюстрировано на примере эоценовых фораминифер Танзании и Центральной Пацифики (Pearson et al., 2015). Диагенез вмещающей породы может привести к ее уплотнению, литификации, цементации. Это сопровождается ро-

стом кристаллов внутри породы, образованием конкреций, изменением содержания воды и т.д. Зачастую меняется исходный минеральный состав осадка, его плотность. С увеличением плотности возрастает давление на окаменевшие остатки, что тоже может влиять на кристаллографическую текстуру. В дальнейшем может происходить метаморфизация горной породы, что значительно изменит текстуру как ископаемых остатков, так и ее самой. С окаменелостями в породе происходят различные преобразования, помимо перекристаллизации. Хорошо известны случаи замещения остатков диагенетическими минералами, растворение. Малой посмертной устойчивостью обладают арагонитовые раковины (Жирков, 2017). Часто после смерти животных они растворяются. При замещении диагенетическими минералами часто сохраняется форма скелета, при этом замещаются минералы с одной кристаллической решеткой минералами с другой, например, тригональный кальцит — кубическим пиритом. Иногда химический состав раковинного вещества остается тот же, но меняется его кристаллическая решетка, например, ромбический арагонит переходит в тригональный кальцит.

Чтобы интерпретировать особенности вымерших организмов, важно знать, всегда ли происходит изменение минерального вещества и, если есть изменения, то как быстро после смерти организма они начинаются. Не исключено, что исходное состояние остается устойчивым и сохраняется в течение миллионов лет. Современные методы исследования позволяют значительно расширить диапазон знаний о строении минерального вещества. Помимо традиционных подходов, с помощью которых изучается морфология объектов (микроструктура с разрешением в микро- и нанометры), томографических методов, существуют возможности исследования объектов на уровне ангстремов. Например, это атомно-силовая микроскопия, дифракция обратно рассеянных электронов (EBSD), текстурный анализ на основе рентгеновской дифракции, текстурный анализ на основе нейтронной дифракции. Если с помощью первых трех методов анализируется небольшая часть участка на поверхности образца (Frýda et al., 2010; Jacob et al., 2019), то последним методом — весь образец или сразу несколько скрепленных образцов, т.е. небольшая выборка. По результатам анализа ориентации миллионов кристаллов формируются дифракционные минералогические спектры и полюсные фигуры. По показателям остроты текстуры определяется упорядоченность кристаллов. Метод нейтронной дифракции выбран для анализа текстуры (Brockmeier, 1994) раковин современных, субфоссильных и ископаемых двустворчатых моллюсков одних и тех же видов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве материала были выбраны крупные створки взрослых двустворчатых моллюсков родов *Mytilus* и *Ostrea*, часто встречающихся как в современных, так и в голоценовых и древних плейстоценовых отложениях.

Створки современных и живших 40 лет назад моллюсков *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 были собраны на берегу Казантипского залива (Азовское море, п-ов Крым) напротив с. Песочное в 2009–2013 и в 2016 гг. А.В. Пахневичем. Современные — собирались на поверхности береговых отложений около уреза воды и на расстоянии до 2 м от него. Створки сорокалетней давности были обнаружены на расстоянии около 500 м от берега под слоем почвы. В 1970-х гг. около с. Песочное находился песчаный карьер (по устным сообщениям местных жителей), засыпанный в целях рекультивации береговыми отложениями, большую часть которых составляют раковины моллюсков. На поверхности отложений были высажены сосны. Информация, полученная от жителей с. Песочное, подтверждается возрастом сосен, который был определен по кольцам роста на свежих спилах деревьев. Таким образом, ракови-

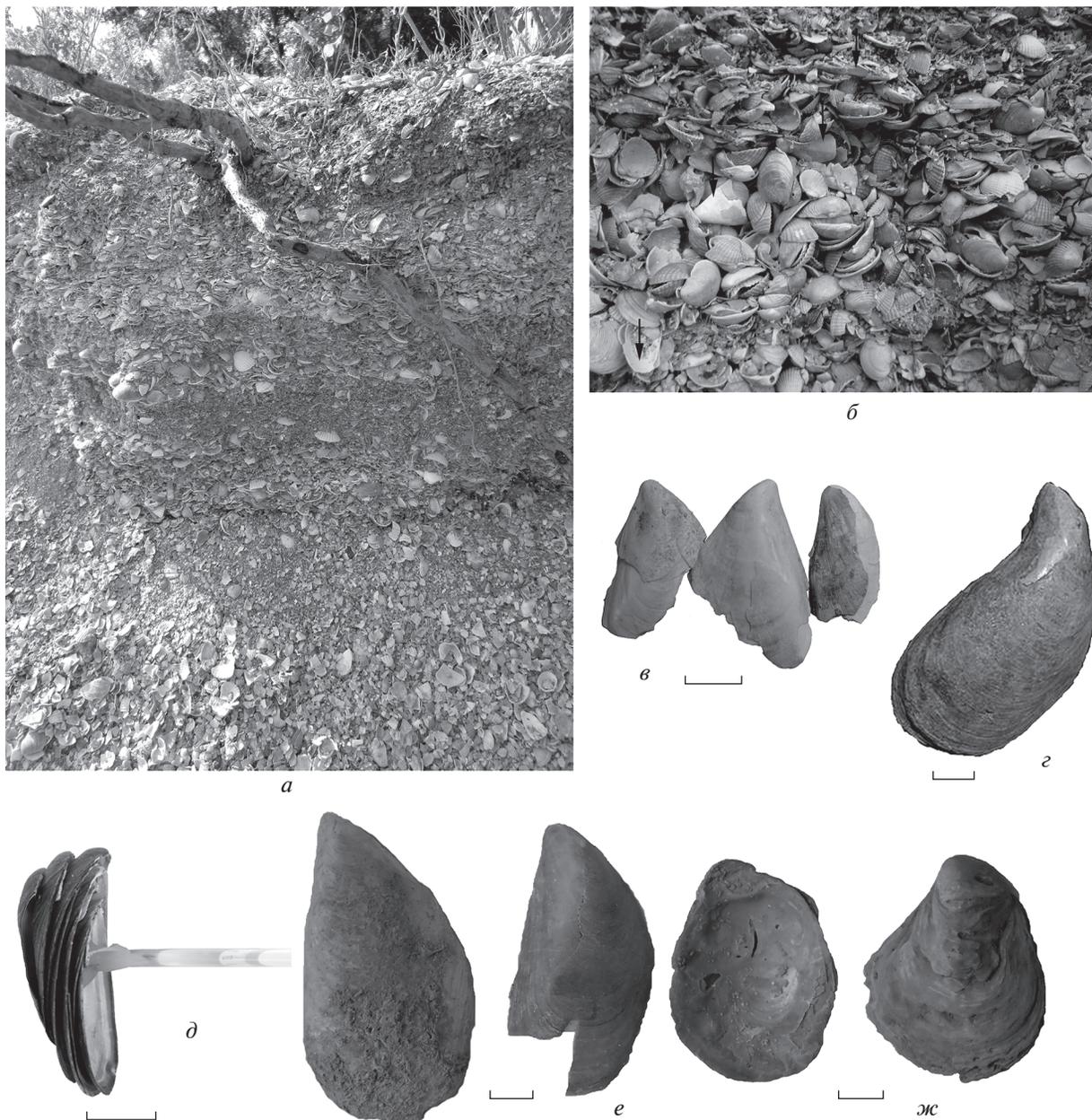
ны моллюсков пролежали под почвенным слоем до момента сбора примерно 40 лет (рис. 1, а, б).

Большинство раковин современных и субфоссильных *Mytilus trossulus* Gould, 1850 происходят с побережья о. Адак (Алеутские о-ва). Современные мидии собраны на литорали узкой каменистой бухты Свипер. На берегу той же бухты было обнаружено и изучено древнеалеутское поселение ADK-009 (Антипушина и др., 2009). Здесь в кухонной куче (midden) найдены раковины субфоссильных *M. trossulus*. Отложения стоянки формировались с перерывом, слои разделены гумусово-золистыми прослойками. Слои с раковинным и костным материалом датированы радиоуглеродным методом в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (ИПЭЭ), в группе исторической экологии. Радиоуглеродные датировки производились по коллагену из костей рыб (Антипушина и др., 2009). Исследованные нами раковины моллюсков отобраны из слоя возрастом около 400 л.н. Материал предоставлен А.Б. Савинецким (ИПЭЭ) и Ж.А. Антипушиной (Государственный биологический музей им. К.А. Тимирязева). Дополнительный материал по *M. trossulus* из Охотского моря был передан Е.М. Крыловой (Ин-т океанологии им. П.П. Ширшова РАН).

Раковины плейстоценовых моллюсков *M. galloprovincialis* и *Ostrea edulis* L., 1758 происходят из карангатских отложений (верхний плейстоцен) п-ова Тамань. Устрицы собраны в отложениях косы Чушки, а мидии — в отложениях косы Тузлы. Они были переданы нам на исследование А.В. Гужовым (лаб. моллюсков, ПИН РАН). Другие образцы *O. edulis* из карангатских отложений собраны А.В. Пахневичем на побережье Арабатского залива Азовского моря в г. Щелкино (п-ов Крым).

Створки современных *O. edulis* были собраны Пахневичем на побережье Черного моря, около пос. Малый Утриш, и А.А. Козловой и О.А. Козловой — в береговых выбросах в районе Лагоса (Португалия).

Информация о кристаллографической текстуре — преимущественных ориентировках слагающих поликристалл кристаллитах — может быть получена из полюсных фигур (Bunge, 1982). Полюсная фигура поликристаллического вещества представляет собой проекцию нормалей к данной атомной плоскости, построенную для всех кристаллов исследуемого образца. Если образец изотропен (текстура отсутствует), то выходы нормалей плоскости равномерно покрывают сферу. В текстурованном образце распределение нормалей к плоскости неравномерно и бывает представлено линиями постоянной интенсивности (изолиниями). Если спроектировать такое распределение на экваториальную плоскость сферы,

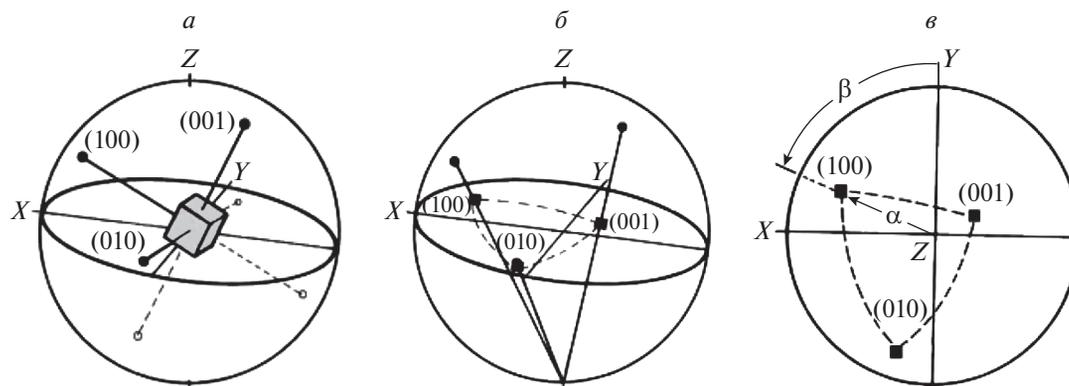


**Рис. 1.** Исследованный материал: *а, б* – в засыпанном карьере: *а* – внешний вид разреза с субфоссильными раковинами моллюсков, мощность 1 м; *б* – плотные скопления раковин моллюсков, стрелками показаны створки *Mutilus galloprovincialis*; *в* – неполные створки субфоссильных *M. galloprovincialis* с обломанными краями и расслоившейся раковиной; берег Казантипского залива (Азовское море, п-ов Крым) напротив с. Песочное, около 500 м от берега; *г* – субфоссильная створка *M. trossulus*; берег бухты Свипер, о. Адак (Алеутские о-ва), древнеалеутское поселение ADK-009, кухонная куча; *д* – створки современных *M. galloprovincialis*, подготовленные для исследования с помощью нейтронной дифракции; берег Казантипского залива (Азовское море, п-ов Крым) напротив с. Песочное, от 0 до 2 м от уреза воды; *е* – ископаемые створки *M. galloprovincialis*; п-ов Тамань, коса Тузла; карангатские отложения, верхний плейстоцен; *ж* – створки ископаемых *Ostrea edulis*; п-ов Тамань, коса Чушка; карангатские отложения, верхний плейстоцен. Размерная линейка 1 см.

то эта стереографическая проекция и будет полюсной фигурой (рис. 2). Исследования текстуры традиционно проводят с помощью рассеяния рентгеновских лучей или электронов. Однако из-за небольшой глубины проникновения в вещество с помощью этих методов невозможно получить ин-

формацию, необходимую для полного описания текстуры. Полные полюсные фигуры могут быть измерены только методом дифракции тепловых нейтронов.

Полюсные фигуры, представленные в данной работе, были измерены в Лаб. нейтронной физи-



**Рис. 2.** Представление нормалей к плоскостям  $\{100\}$  кубического кристалла на стереографической проекции: *a* – кристалл в единичной сфере; *b* – проекция нормалей к плоскостям  $\{100\}$  на плоскость экватора; *в* – полюсная фигура  $\{100\}$  и определение углов  $\alpha$  и  $\beta$  для нормали к плоскости  $\{100\}$ . *X*, *Y*, *Z* – обозначения осей.

ки им. И.М. Франка Объединенного ин-та ядерных исследований (г. Дубна, Россия). Использовалась установка СКАТ (спектрометр для количественного анализа текстуры), расположенная на канале 7А-2 импульсного реактора ИБР-2 (Nikolayev et al., 2019). Для анализа применялся метод нейтронной дифракции по времени пролета. С его помощью были получены дифракционные рефлексы, соответствующие минералам, которые входят в состав раковин.

СКАТ состоит из детекторного кольца (диаметр 2 м), на котором расположено 19 детекторно–коллиматорных комплексов под одинаковым углом рассеяния  $2\theta = 90^\circ$ . Детекторные модули установлены на окружности кольца таким образом, что шаг на полюсной фигуре имеет величину  $5^\circ$ . Образец вращается с шагом  $5^\circ$  вокруг горизонтальной оси, имеющей угол  $45^\circ$  относительно падающего пучка нейтронов. Вращение осуществляется с помощью гониометра. Таким образом, для каждой полюсной фигуры регистрируется  $19 \times 72 = 1368$  дифракционных спектров. Необходимо отметить, что благодаря времяпролетной методике полюсные фигуры от всех минералов (фаз), имеющих в образце, измеряются одновременно, т.е. извлекаются из одних и тех же спектров. Сечение пучка нейтронов  $50 \times 90$  мм дает возможность измерять крупные образцы. Наиболее интенсивные обособленные дифракционные рефлексы на каждом из зарегистрированных спектров анализировались с помощью программы *Pole Figure Extractor* (Nikolayev et al., 2005) для выяснения характера распределения соответствующих кристаллографических плоскостей в створках. Интенсивность одного рефлекса, соответствующего кристаллографической плоскости с определенными индексами Миллера, дает одну точку на полюсной фигуре, обозначенной этими индексами. Все полюсные фигуры были

отнормированы и сглажены с одинаковым параметром (Nikolayev, Ullemeyer, 1994). Анализировались наиболее интенсивные дифракционные рефлексы, соответствующие кристаллографическим плоскостям с индексами Миллера (0006) для кальцита и (012)/(121) для арагонита. Чем более упорядоченно располагались кристаллы минералов, тем выше была интенсивность на полюсной фигуре (полюсная плотность), выражающаяся в единицах изотропного распределения (multiple random distribution, mrd – это сокращение используется в англоязычной литературе без расшифровки и не имеет русского аналога). Увеличение интенсивности на полюсной фигуре интерпретируется как усиление текстуры. Значение полюсной плотности, равное единице, означает, что соответствующие кристаллографические плоскости равномерно распределены в образце по всем направлениям.

Для исследования отбирались створки размером не менее 30 мм длиной и массой не менее 30 г. Створки соединялись по три–четыре с помощью специального двухкомпонентного клея. Это делалось для того, чтобы набрать объем материала, достаточный для проведения измерений. Далее подготовленный таким образом образец прикреплялся к стеклянному штифту и закреплялся в гониометре установки (рис. 1, д). Время измерения каждого образца составляло 22 ч.

Использовались или только левые, или только правые створки. Они изучались целиком, а не микрофрагментами на поверхности створок, как это происходит при исследовании с помощью дифракции обратно рассеянных электронов и текстурным анализом на основе рентгеновской дифракции. Таким образом, результаты оказывались более репрезентативными, так как анализировались сотни тысяч и миллионы кристаллов.

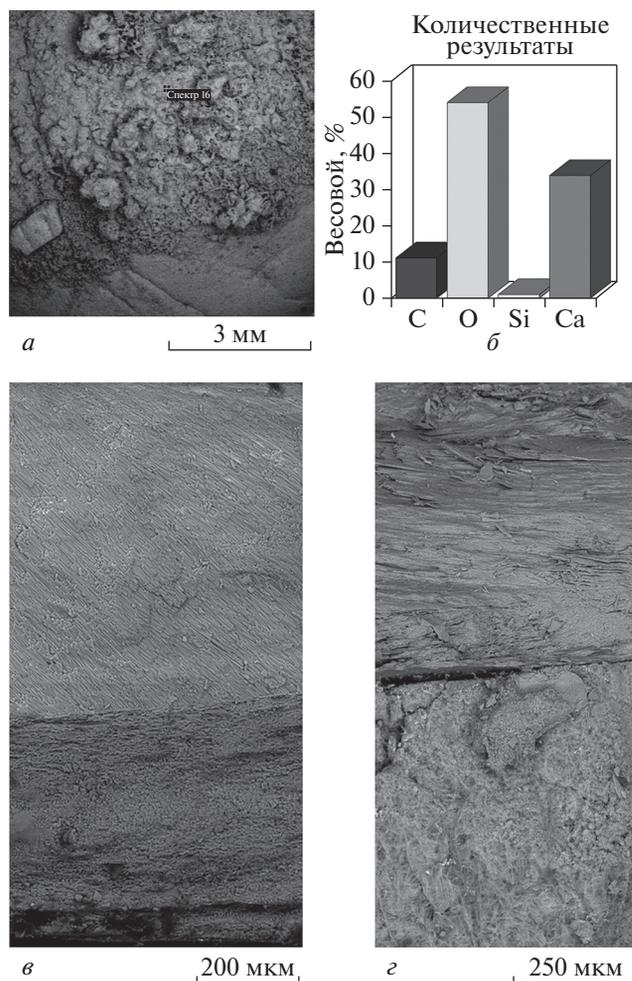
Авторы выражают сердечную благодарность всем, кто передал материал на исследование: А.Б. Савинецкому (ИПЭЭ), Ж.А. Антипушиной (Государственный биологический музей им. К.А. Тимирязева), А.В. Гужову (ПИН РАН), Е.М. Крыловой (Ин-т океанологии им. П.П. Ширшова РАН), А.А. Козловой (Российский национальный исследовательский медицинский университет им. Н.И. Пирогова) и О.А. Козловой (ГБОУ Школа № 1502 “Энергия”).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Условия фоссилизации и сохранность субфоссильных образцов*

Современные раковины пролежали на берегу морей не более года или были собраны при жизни моллюска (*M. trossulus* в бухте о. Адак). Раковины карангатских моллюсков (верхний плейстоцен) были отобраны из песчаных морских отложений (соленость моря – 20–24‰) (Федоров, 1963), т.е., они не захоранивались на берегу. Субфоссильные раковины с побережья Казантипского залива пролежали в условиях суши около 40 лет. При этом на них воздействовали совсем иные абиотические факторы, нежели в морских осадках. Мощность слоев, где залегали раковины, составляет 0.2–1.70 м. Для данного района Керченского п-ова характерны годовые перепады температур от –2 до +25.1°C (в среднем, для самого холодного месяца января и для июля), среднегодовая температура +10...+11°C. Количество осадков небольшое, от 150–200 мм в холодный период (ноябрь–март) до 350–375 мм в теплый летний период (Ведь, 2000; Горбунов и др., 2014; Křivoguz, Vespalova, 2018). Створки *M. galloprovincialis* почти все с обломанными краями (рис. 1, в). Происходит отслоение перламутрового слоя от верхних слоев, вероятно, из-за разных коэффициентов расширения арагонита и кальцита. При этом органический слой частично сохраняется. На поверхности створок образуются минеральные корки, которые по составу соответствуют карбонату кальция с примесью кремнезема (рис. 3, а, б).

Иная климатическая ситуация на о. Адак, где мидии пролежали на суше около 400 лет. Раковины *M. trossulus* располагались в кухонной куче вперемешку с раковинами других моллюсков, усонюгих раков, панцирями морских ежей, костями позвоночных животных на глубине около 1 м от поверхности, мощность всего разреза 1.6 м (Антипушина и др., 2009). На о. Адак среднегодовые температуры ниже – +4.7°C, а количество осадков выше: среднегодовой показатель – 1544 мм (Leslie, 1989). Створки, в основном, целые. Органический слой разрушен (рис. 1, г). Перламутр



**Рис. 3.** Участки раковин современных и субфоссильных двустворчатых моллюсков, изученные с помощью СЭМ: а – створки субфоссильной *Chamelea gallina* (L., 1758) с минеральной коркой; б – гистограмма элементного состава этой корки; берег Казантипского залива (Азовское море, п-ов Крым) напротив с. Песочное, около 500 м от берега; в – микроструктура современной створки *Mutilus galloprovincialis*, состоящей из двух слоев карбоната кальция, представленного в верхнем слое кальцитом, а в нижнем арагонитом; берег Казантипского залива (Азовское море, п-ов Крым) напротив с. Песочное, от 0 до 2 м от уреза воды; г – микроструктура современной створки *Ostrea edulis*, состоящей из двух слоев кальцита; побережье Черного моря, около пос. Малый Утриш.

отшелушивается в виде микрофрагментов, образуя белую пудру.

### *О связи микроструктуры и кристаллографической текстуры*

Можно предполагать, что диагенетические изменения ископаемого объекта затронут, прежде всего, микроструктурные элементы раковины, что отразится и на кристаллографической текстуре. Но эта связь не является явной. Ранее с помо-

шью метода рентгеновской дифракции на примере 50 видов современных моллюсков из классов Monoplacophora, Bivalvia, Gastropoda и Cephalopoda было показано (Chateigner et al., 2000), что одному из девяти упомянутых в цитируемой статье типов микроструктуры могут соответствовать несколько типов кристаллографической текстуры, так как кристаллы в одних и тех же микроструктурных элементах, например, в призмах, могут быть ориентированы по-разному. Поскольку не существует прямой строгой связи между типом микроструктуры и кристаллографической текстурой, мы далее никак не связываем эти два различных уровня организации биоминеральных объектов: микронный и ангстремный.

#### *Анализ минерального состава и текстуры створок*

С помощью нейтронной дифракции в современных, субфоссильных и ископаемых раковинах *M. galloprovincialis* и *M. trossulus* обнаружены две минеральные фазы: кальцит и арагонит. Они формируют слои различных микроструктурных элементов (рис. 3, в). В современных и ископаемых раковинах *O. edulis* выявлен только кальцит (микроструктура скола створки современной *O. edulis* изображена на рис. 3, з). Замещения иными минералами не обнаружены.

Полюсные фигуры кальцита и арагонита в раковинах *M. galloprovincialis* сильно отличаются. Для кальцита характерно очень упорядоченное расположение кристаллов. Кристаллографическая текстура в створках этих мидий из Казантипского залива очень острая — 11.50 mrd (табл. I, фиг. 1). Это означает, что большая часть кристаллов кальцита ориентирована в одном направлении. Такие высокие значения возможны только у металлов, подвергнутых интенсивной деформации (Piane, Burlini, 2008). Острота текстуры у кальцита в мраморе 0.06 mrd — 2.62 mrd (Zeisig et al., 2002). Подобные высокие значения, как у *M. galloprovincialis*, получены для створок совре-

менной мидии *M. trossulus* с побережья о. Адак — 13.10 mrd. Таким образом, текстура кальцита видов рода *Mytilus* оказалась очень упорядочена и сходна (табл. I, фиг. 1–5). Остается вопрос о функциональности такой упорядоченной кристаллографической текстуры.

Иная ситуация с арагонитом. Его кристаллы ориентированы в различных направлениях, в зависимости от формы створок. Поэтому и текстура арагонита выглядит не так компактно, как это было на полюсных фигурах кальцита (табл. II). Она менее острая. У *M. galloprovincialis* (Казантипский залив) текстура достигает значения 2.48 mrd, а у *M. trossulus* (побережье о. Адак) — 2.46 mrd.

Кристаллографическая текстура кальцита в створках *O. edulis* с побережья Малого Утриша, сходная по остроте с текстурой арагонита у мидий, только 2.49 mrd. На примере устриц видно, что кристаллы кальцита могут образовывать текстуру разной степени остроты. Она отличается в семействах *Mytilidae* и *Ostreidae*. Для подтверждения этого необходимы дальнейшие сравнения текстур мидий и устриц различных родов и видов.

Интересные результаты получены для субфоссильных *M. galloprovincialis* и *M. trossulus*. В обоих случаях выявлена высокая острота текстуры кальцита, как и у современных моллюсков. Полюсные фигуры и кальцита, и арагонита выглядят сходно с таковыми для современных представителей видов.

В случае *M. galloprovincialis* по результатам дифракции было обнаружено изменение соотношения кальцита и арагонита в створках в сторону увеличения арагонита (рис. 4). Оказалось, что эта особенность никак не связана с перекристаллизацией кальцита в арагонит. Из-за расслоения раковин в изученных створках частично потерян отслоившийся кальцит. Вероятно, этот же процесс привел и к незначительному уменьшению остроты его текстуры. Она достигает 10.86 mrd. А острота текстуры арагонита — 2.76 mrd (табл. II,

#### Объяснение к таблице I

Полюсные фигуры кальцита в раковинах *Mytilus galloprovincialis*, *M. trossulus* и *Ostrea edulis*.

Фиг. 1. Створки современных *M. galloprovincialis*; берег Казантипского залива (Азовское море, п-ов Крым) напротив с. Песочное, от 0 до 2 м от уреза воды.

Фиг. 2. Створки субфоссильных *M. galloprovincialis*; берег Казантипского залива (Азовское море, п-ов Крым) напротив с. Песочное, около 500 м от берега.

Фиг. 3. Створки современных *M. trossulus*; литораль бухты Свипер, о. Адак (Алеутские о-ва).

Фиг. 4. Створки субфоссильных *M. trossulus*; берег бухты Свипер, о. Адак (Алеутские о-ва), древнеалеутское поселение ADK-009, кухонная куча.

Фиг. 5. Створки ископаемых *M. galloprovincialis*; п-ов Тамань, коса Тузла; карангатские отложения, верхний плейстоцен.

Фиг. 6. Створки ископаемых *O. edulis*; п-ов Тамань, коса Чушка; карангатские отложения, верхний плейстоцен.

Фиг. 7. Створки современных *O. edulis*; побережье Черного моря, около п. Малый Утриш.

Фиг. 8. Створки ископаемых *O. edulis*; п-ов Крым, Арабатский залив; карангатские отложения, верхний плейстоцен.

Таблица I

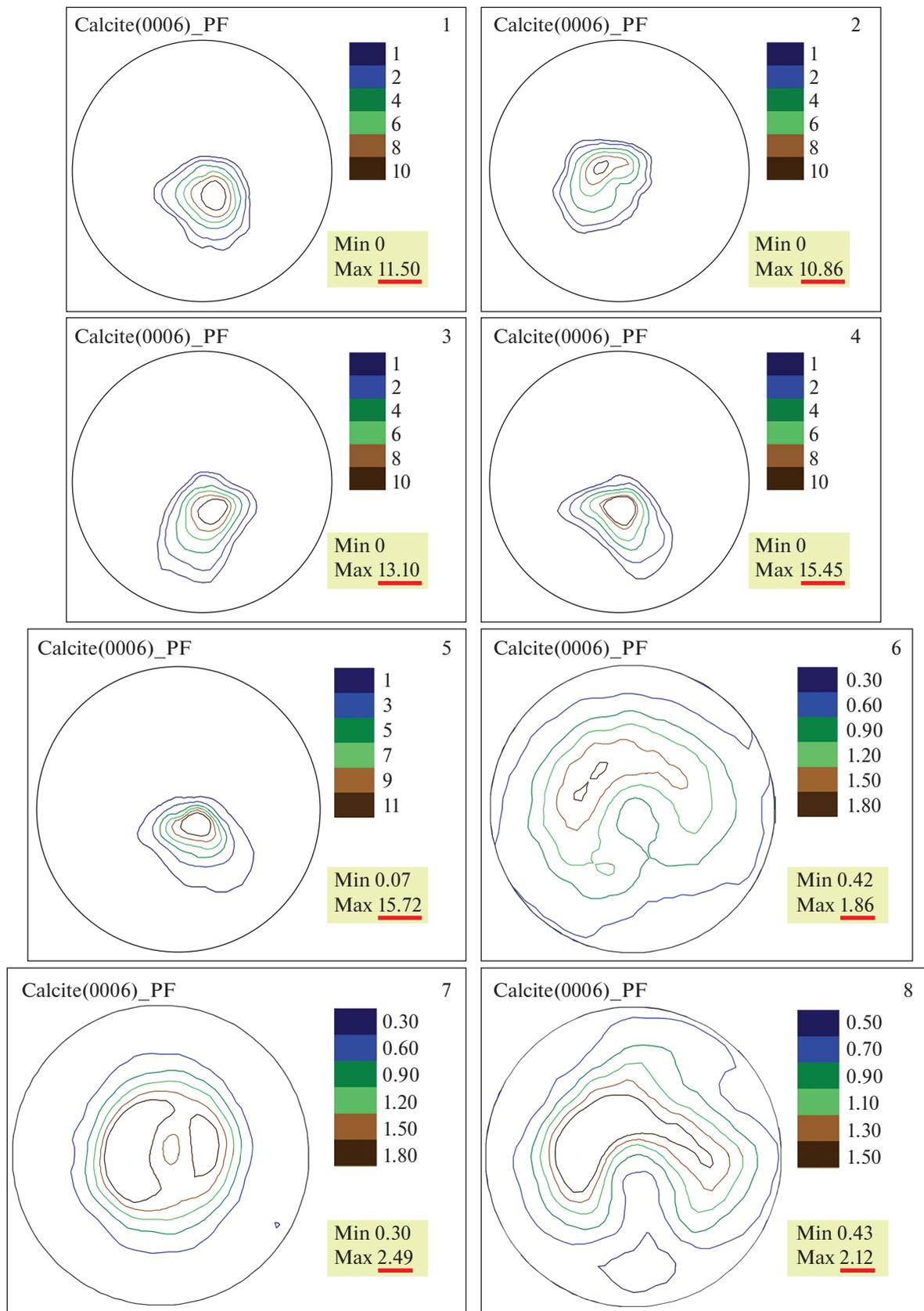
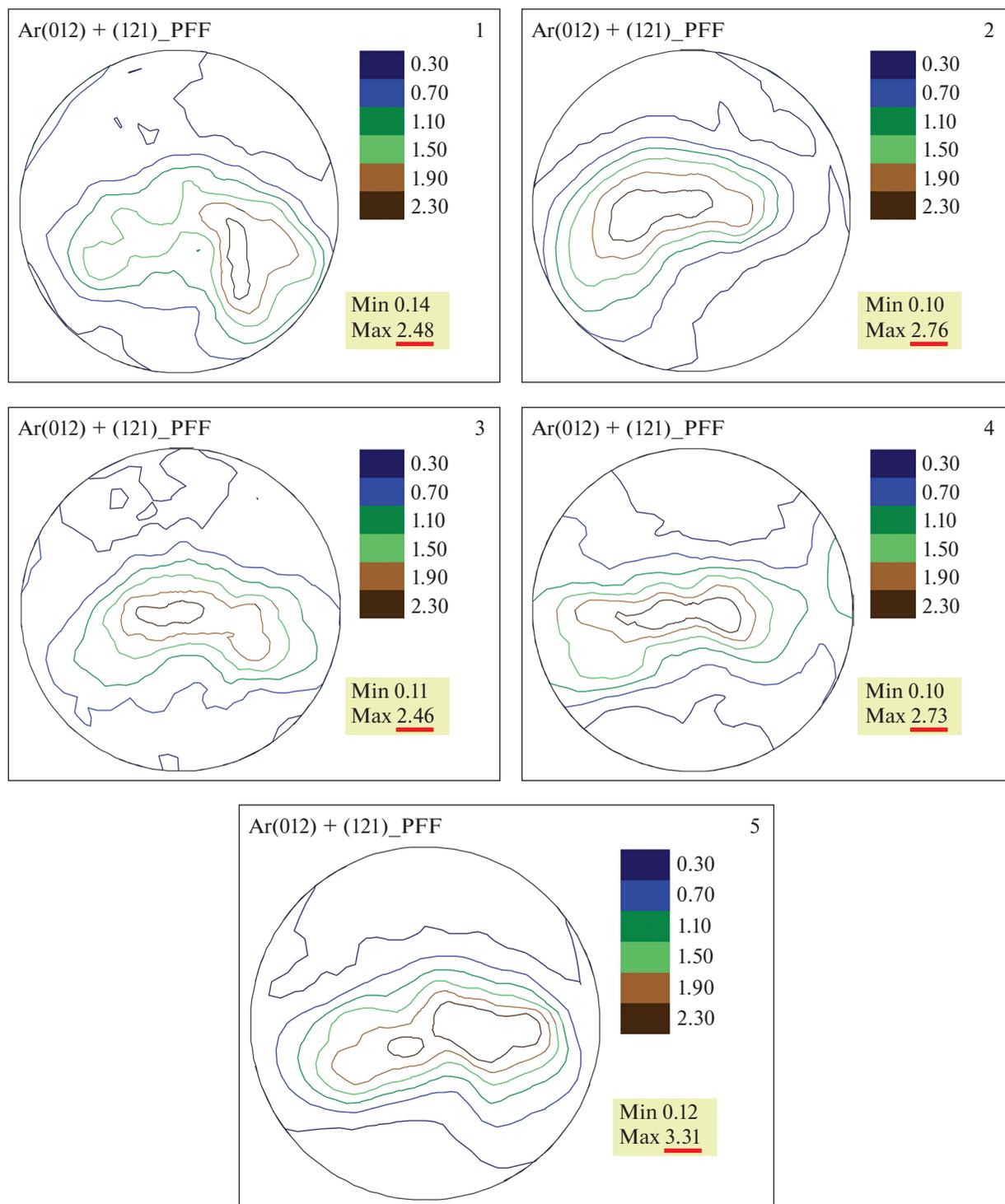


Таблица II



## Объяснение к таблице II

Полусные фигуры арагонита в раковинах *Mytilus galloprovincialis* и *M. trossulus*.

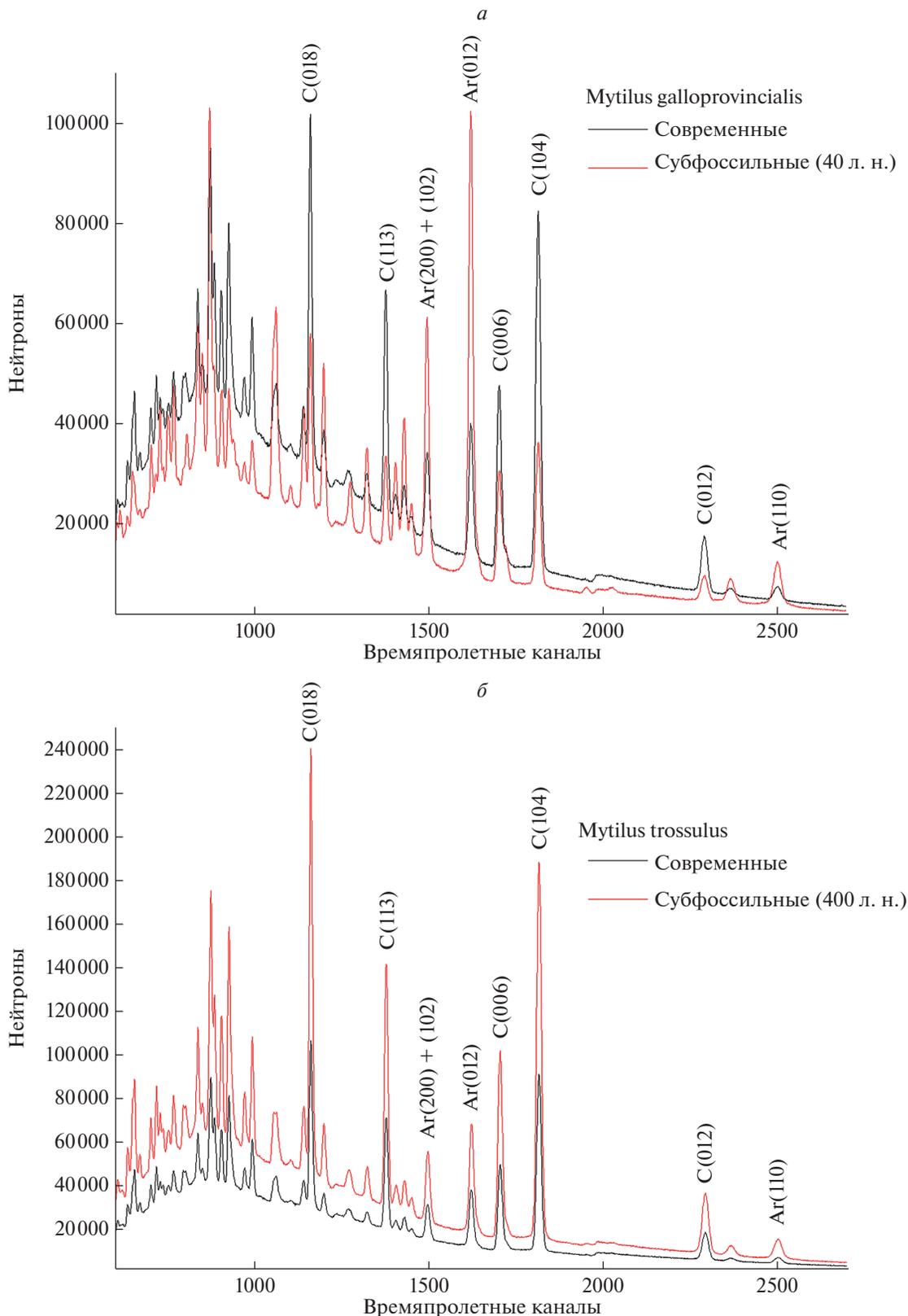
Фиг. 1. Створки современных *M. galloprovincialis*; берег Казантипского залива (Азовское море, п-ов Крым) напротив с. Песочное, от 0 до 2 м от уреза воды.

Фиг. 2. Створки субфоссильных *M. galloprovincialis*; берег Казантипского залива (Азовское море, п-ов Крым) напротив с. Песочное, около 500 м от берега.

Фиг. 3. Створки современных *M. trossulus*; литораль бухты Свипер, о. Адак (Алеутские о-ва).

Фиг. 4. Створки субфоссильных *M. trossulus*; берег бухты Свипер, о. Адак (Алеутские о-ва), древнеалеутское поселение ADK-009, кухонная куча.

Фиг. 5. Створки ископаемых *M. galloprovincialis*; п-ов Тамань, коса Тузла; карангатские отложения, верхний плейстоцен.



**Рис. 4.** Дифракционные спектры кальцита и арагонита в створках современных (черные) и субфоссильных мидий (красные): *а* – *Mytilus galloprovincialis*, берег Казантипского залива (Азовское море, п-ов Крым) напротив с. Песочное; *б* – *M. trossulus*, литораль и берег бухты Свипер, о. Адак (Алеутские о-ва), древнеалеутское поселение АДК-009, кучонная куча. Обозначения: С (006) – кальцит (кристаллографическое направление), Ar (012) – арагонит (кристаллографическое направление).

фиг. 2). Если острота текстуры кальцита уменьшилась, то острота арагонита, наоборот, возросла. Для дальнейшего изучения трансформации кристаллографической текстуры в субфоссильном состоянии необходимы дополнительные измерения. Однако можно сделать заключение, что расслаивание створок моллюсков, содержащих и кальцит, и арагонит, может быть признаком захоронения в условиях суши с сухим и теплым климатом.

У створок *M. trossulus* происходил иной процесс. Острота текстуры и кальцита, и арагонита возросла. В первом случае она стала 15.45 mrd, а во втором — 2.73 mrd. Можно предположить, что она могла увеличиться за счет тяжести вышележащих отложений, которые давят на раковины, находящиеся внизу. Но порода в верхних слоях разреза не плотная, мощность ее слоя только около 1 м. Она близка к мощности слоя, где были собраны субфоссильные *M. galloprovincialis*.

У карангатских мидий *M. galloprovincialis* (рис. 1, е) острота кристаллографической текстуры кальцита и его полюсные фигуры сходны с теми же характеристиками для современных и субфоссильных мидий этого вида. Створки, пролежавшие в отложениях десятки тыс. лет, имеют большую остроту текстуры, чем современные и субфоссильные — 15.72 mrd (табл. I, фиг. 5). Внешне сходны и полюсные фигуры арагонита. Острота текстуры выросла до 3.31 mrd (табл. II, фиг. 5).

У современных и карангатских устриц *O. edulis* (рис. 1, ж) полюсные фигуры кальцита незначительно отличаются. Уже по ним видно, что упорядоченность кристаллов кальцита падает у ископаемых раковин. Линии текстуры “расплываются” по полюсной фигуре. Острота текстуры этого минерала уменьшается до 1.86 mrd у устриц с косы Чушка и до 2.12 mrd, собранных у Щелкино (табл. I, фиг. 6, 8).

На примере ископаемых раковин можно предположить, что давление уплотнившихся за тысячи лет вышележащих осадочных пород может оказывать влияние на кристаллографическую текстуру.

Влияние вышележащих осадков на текстуру кальцита в раковинах *Mytilus* пока представляется наиболее вероятной причиной ее усиления. Но это не подтверждается для раковин *O. edulis*. Ископаемые устрицы, наоборот, теряют упорядоченность кристаллов кальцита. Поэтому предположение о давлении вышележащих пород, как о возможной причине увеличения остроты кристаллографической текстуры, требует новых доказательств.

Этот метод с использованием нейтронной дифракции очень редко применялся для биологических объектов. Данные, с которыми можно было бы сравнить полученные результаты, отсутствуют. Сравнения с результатами исследований с помощью рентгеновской дифракции и дифракции обратно рассеянных электронов невозможны, поскольку в обоих случаях рассматривается лишь небольшой фрагмент створки, и не во всех ее слоях. Поэтому нельзя с полной уверенностью утверждать о происходящих посмертных текстурных процессах в створках. Мы не можем пока делать окончательные выводы, насколько значимы временные изменения, которые были выявлены. В дальнейшем предстоит набор статистики измерений. Однако некоторые тенденции просматриваются уже сейчас.

Возникает законное предположение, что на кристаллографическую текстуру могут влиять условия обитания, и тогда вся разница в остроте текстуры кальцита карангатских мидий и устриц и современных черноморских *O. edulis* и азовских *M. galloprovincialis* связана с экологическими особенностями. По этому вопросу почти отсутствуют публикации, или же они касаются газового состава, кислотности морской воды (Fitzer et al., 2014). Мы изучили кристаллографическую текстуру створок современных *M. galloprovincialis*, *M. trossulus*, *O. edulis* из разных мест обитания с различными температурами воды и значениями солености. Полученные данные приведены в табл. I. Текстура кальцита в створках современных *M. galloprovincialis* варьирует от 11.40 до 12.53 mrd. И тогда можно с большей уверенностью говорить о диагенетических изменениях кристаллографической текстуры кальцита у данного моллюска. Текстура арагонита варьирует в диапазоне 2.48–3.05 mrd. И это тоже подтверждает ее возможные диагенетические изменения. Для *M. trossulus* из Охотского моря, к сожалению, удалось получить только дополнительные данные по арагониту — 3.44 mrd. Диапазон варьирования остроты кристаллографической текстуры кальцита у *O. edulis* — 2.49–2.53 mrd. Эти данные могут быть дополнительным аргументом в пользу уменьшения остроты кальцита у ископаемых раковин *O. edulis*.

## ВЫВОДЫ

В результате нашего исследования мы пришли к следующим выводам.

1. Кристаллографические текстуры кальцита раковин моллюсков родов *Mytilus* и *Ostrea* отличаются. Текстура кальцита моллюска *O. edulis*, принадлежащего к семейству *Ostreidae*, имеет другой характер распределения и не является такой острой, как у моллюсков семейства *Mytilidae*.

**Таблица 1.** Максимальная острота текстуры на полюсных фигурах (0006) кальцита и (012)+(121) арагонита в раковинах мидий и устриц. Ископаемые экземпляры выделены полужирным шрифтом

| Образцы   | Острота кальцита, mrd | Острота арагонита, mrd |
|---|-----------------------|------------------------|
| <i>M. galloprovincialis</i> , Азовское море, Казантипский залив                     | 11.50                 | 2.48                   |
| <i>M. galloprovincialis</i> , Адриатическое море                                    | 11.40                 | 2.62                   |
| <i>M. galloprovincialis</i> , побережье у г. Лангебан, бухта Салданья, Южная Африка | 12.53                 | 2.75                   |
| <i>M. galloprovincialis</i> , черноморское побережье Румынии                        | 11.67                 | 3.05                   |
| <i>M. galloprovincialis</i> , субфоссильные, побережье Казантипского залива         | 10.86                 | 2.76                   |
| <b><i>M. galloprovincialis</i>, верхний плейстоцен, коса Тузла</b>                  | <b>15.72</b>          | <b>3.31</b>            |
| <i>M. trossulus</i> , Алеутские острова, о. Адак                                    | 13.10                 | 2.46                   |
| <i>M. trossulus</i> , Охотское море   | Кальцита почти нет    | 3.44                   |
| <i>M. trossulus</i> , субфоссильные, Алеутские острова, о. Адак                     | 15.45                 | 2.73                   |
| <i>O. edulis</i> , Португалия, Лагос  | 2.53                  | —                      |
| <i>O. edulis</i> , Черное море, Малый Утриш   | 2.49                  | —                      |
| <b><i>O. edulis</i>, верхний плейстоцен, коса Чушка</b>                             | <b>1.86</b>           | —                      |
| <b><i>O. edulis</i>, верхний плейстоцен, Арабатский залив, Щелкино</b>              | <b>2.12</b>           | —                      |

2. Характер текстуры кальцита и арагонита у современных, субфоссильных и ископаемых *M. galloprovincialis*, а также у современных и субфоссильных *M. trossulus* практически не меняется, в то время как наблюдаются изменения в ее интенсивности. Такой же вывод можно сделать и при сравнении текстур полностью состоящих из кальцита современных и ископаемых раковин *O. edulis*.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипушина Ж.А., Киселева Н.К., Хасанов Б.Ф. и др. Динамика фауны беспозвоночных литорали о. Адак (Алеутские о-ва) в позднем голоцене по археозоологическим данным // Экология. 2009. № 2. С. 140–148.

Ведь И.П. Климатический атлас Крыма. Симферополь: Таврия-Плюс, 2000. 120 с., 110 карт.

Горбунов Р.В., Горбунова Т.Ю., Кононова Н.К. Климатические нормы температуры воздуха на территории полуострова Крым // Культура народов Причерноморья. 2014. № 278. Т. 2. С. 89–94.

Жирков И.А. Биогеография. Общая и частная: суши, моря и континентальных водоемов. М.: КМК, 2017. 568 с.

Золотарев В.Н. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Наук. думка, 1989. 112 с.

Попов С.В. Микроструктура раковины некоторых групп двустворчатых моллюсков. М.: Наука, 1992. 46 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 245).

Федоров П.В. Стратиграфия четвертичных отложений Крымско-Кавказского побережья и некоторые вопросы геологической истории Черного моря. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 164 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 88).

Brokmeier H.-G. Texture analysis by neutron diffraction // Mat. Sci. Forum. 1994. V. 157–162. P. 59–70.

Bunge H.J. Texture Analysis in Material Science, Mathematical Methods. L.: Butterworths publ., 1982. 595 p.

Chateigner D., Hedegaard C., Wenk H.-R. Mollusc shell microstructures and crystallographic textures // J. Struct. Geol. 2000. V. 22. P. 1723–1735.

Checa A.G., Macías-Sánchez E., Harper E.M., Cartwright J.H.E. Organic membranes determine the pattern of the columnar prismatic layer of mollusc shells // Proc. Roy. Soc. B. 2016. V. 283. Iss. 1830.

<https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0032>

Fitzner S.C., Phoenix V.R., Cusack M., Kamenos N.A. Ocean acidification impacts mussel control on biomineralisation // Sci. Rep. 2014. V. 4. № 6218. P. 1–7.

<https://doi.org/10.1038/srep06218>

Fryda J., Klicnarová K., Frydová B., Mergl M. Variability in the crystallographic texture of bivalve nacre // Bull. Geosci. 2010. V. 85. № 4. P. 645–662.

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

<https://doi.org/10.1038/s41598-019-47848-4>

Krivoguz D., Bespalova L. Analysis of Kerch peninsula's climatic parameters in scope of landslide susceptibility // Вестн. Керченского гос. морского технол. ун-та. Биол. науки. 2018. № 2. С. 5–12.

Leslie L.D. Alaska Climate Summaries. Alaska Climate Center Technical Note 5, 2nd ed. Arctic Environ. Information and Data Center, Univ. of Alaska, Anchorage. 1989. 478 p.

Nikolayev D.I., Lychagina T.A., Nikishin A.V., Yudin V.V. Study of error distribution in measured pole figures // Solid State Phenomena. 2005. V. 105 P. 77–82.

<https://doi.org/10.4028/www.scientific.net/SSP.105.77>

*Nikolayev D., Lychagina T., Pakhnevich A.* Experimental neutron pole figures of minerals composing the bivalve mollusc shells // Springer Nature Appl. Sci. 2019. V. 1. Iss. 4. № 344.

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

*Nikolayev D.I., Ullemeyer K.* A note on preprocessing of diffraction pole density data // J. Appl. Cryst. 1994. V. 27. P. 517–520.

*Pearson P.N., Evans S.L., Evans J.* Effect of diagenetic recrystallization on the strength of planktonic foraminifer

tests under compression // J. Micropalaeontol. 2015. V. 34. P. 59–64.

*Piane C.D., Burlini L.* Influence of strain history on the mechanical and micro-fabric evolution of calcite rocks: insights from torsion experiments // Swiss J. Geosci. 2008. V. 101. P. 361–375.

*Zeisig A., Siegesmund S., Weiss T.* Thermal expansion and its control on the durability of marbles // Geol. Soc. Spec. Publ. 2002. V. 205. P. 64–79.

## Comparison of the Crystallographic Texture of the Recent, Fossil and Subfossil Shells of Bivalves

A. V. Pakhnevich<sup>1,2</sup>, D. I. Nikolayev<sup>2</sup>, T. A. Lychagina<sup>2</sup>

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

<sup>2</sup>*Joint Institute for Nuclear Research, Frank Laboratory of Neutron Physics, Dubna, 141980 Russia*

A crystallographic texture of modern, subfossil and fossils (Upper Pleistocene) shells of bivalves *Mytilus galloprovincialis*, modern and subfossil *Mytilus trossulus*, as well as modern and fossils (Upper Pleistocene) *Ostrea edulis* are studied using neutron diffraction. It is revealed that for shells of mussel species of different ages are characterized by a high ordering of calcite crystals—a sharp texture. Aragonite crystals are poorly distributed, depending on the shape of the valves. In a dry and warm climate, shells of *M. galloprovincialis* undergo stratification of the shell matter, which violates the crystallographic texture. Under land conditions, the ordering of calcite crystals in *M. galloprovincialis* shells decreases. In subfossil *M. trossulus* and fossil *M. galloprovincialis*, *O. edulis*, the crystallographic texture intensity of the calcite and aragonite changes over hundreds and thousands years.

**Keywords:** crystallographic texture, *Mytilus galloprovincialis*, *Mytilus trossulus*, *Ostrea edulis*, modern, subfossil, Upper Pleistocene

УДК 564.3:551:735,736,761

## РЕВИЗИЯ СЕМЕЙСТВА ГАСТРОПОД GOSSELETINIDAE WENZ: РОДЫ GOSSELETINA FISCHER, 1885, GLOBODOMA MAZAEV, 2006 И NEMASPIRA GEN. NOV.

© 2021 г. А. В. Мазаев\*

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

\*e-mail: mazaev.av@mail.ru

Поступила в редакцию 22.03.2021 г.

После доработки 06.04.2021 г.

Принята к публикации 06.04.2021 г.

В результате проведенной ревизии несколько позднепалеозойских видов рода *Globodoma* Mazaev, 2006 и большая часть видов, относившихся ранее к роду *Gosseletina* Fischer, 1885, перемещены в состав нового рода *Nemaspira* gen. nov. Новый род включает в себя 16 видов. Нижний карбон Западной Европы: *Nemaspira tornacensis* (Koninck, 1883), *N. globosa* (Koninck, 1883), *N. portlockiana* (Koninck, 1843), *N. nodosa* Batten, 1966. Миссисипий США: *N. subglobosa* (Hall, 1857), *N. johnsoni* (Thein et Nitecki, 1974), *N. aspeniana* (Girty, 1927), *Nemaspira* ? sp. Пенсильваний США – *N. spironema* (Meek et Worthen, 1866). Нижняя и средняя пермь юго-запада США – *N. permiana* (Batten, 1989). Нижняя пермь Приуралья – *N. shamaevi* gen. et sp. nov., *N. skuini* gen. et sp. nov., *N. magna* (Mazaev, 2019). Средняя пермь Таиланда – *N. microstriata* (Ketwetsuriya et al., 2020). Верхний триас южных Альп – *N. fasciolata* (Münster, 1841). Верхний триас Китая – *N. ? obesa* (Pan, 1977).

**Ключевые слова:** *Gastropoda*, *Gosseletinidae*, *Gosseletina*, *Globodoma*, *Nemaspira*, морфология, систематика, поздний палеозой, ранний мезозой

**DOI:** 10.31857/S0031031X21060076

### ВВЕДЕНИЕ

С того момента, как был установлен род *Gosseletina* Fischer, 1885, в его состав было включено не менее 22 видов позднепалеозойских и ранне-мезозойских гастропод. Широкий набор признаков этих видов размывает границы диагноза рода. Фактически сложившаяся практика позволяет включать в его состав почти любые натиковидные раковины с соответствующим положением селенизоны. Более того, некоторые виды были включены в состав рода даже без учета положения селенизоны.

Типовой вид рода – *Gosseletina callosa* (Koninck, 1843) – был детально изучен Дж. Найтом (Knight, 1941, с. 138, табл. 27, фиг. 2a–c). Это гладкая натиковидная раковина. Селенизона расположена между швом и точкой периферии оборота; гладкая, умеренной ширины, ограничена двумя канавками. Пупок закрыт массивным каллусом, колюмеллярная губа массивная, резко наклонена. Почти все остальные виды, включенные в состав этого рода, обладают таким же высоким положением селенизоны. Однако они отличаются строением селенизоны, ее шириной, наличием спиральной скульптуры, несколько иными про-

порциями раковины, иным положением и строением колюмеллярной губы. В свою очередь, они распадаются на группы по строению умбиликальной области, начальных оборотов, спиральной скульптуры, селенизоны; по присутствию/отсутствию бугорков или колабральных ребрышек над селенизоной, а также, возможно, по глубине вырезки. Основные препятствия в разработке системы на родовом уровне для этой группы видов возникают из-за относительной редкости ископаемого материала и его плохой сохранности. Детальное строение начальных оборотов и устья для многих видов остается неизвестным.

Для размещения нескольких видов, близких к *Gosseletina*, известных из карбона и перми Восточно-Европейского кратона, был установлен род *Globodoma* Mazaev, 2006. Одновременно в состав этого рода были включены два североамериканских вида, которые ранее размещались в составе *Gosseletina*: *G. spironema* (Meek et Worthen, 1866) и *G. permiana* Batten, 1989 (Мазаев, 2006). Позднее несколько экземпляров из нижнепермских рифогенных известняков Шахтау (Южное Предуралья) были определены как *Globodoma spironema* (Meek et Worthen, 1866), а несколько

других были описаны как *G. magna* Mazaev, 2019 (Mazaev, 2019, с. 1270).

Изучение средне- и позднекаменноугольных плеуротомариевых гастропод Восточно-Европейского кратона, которое было начато автором в 2020 г., заставляет иначе взглянуть на набор и иерархию признаков видов, когда-либо входивших в состав *Gosseletina* и *Globodoma*. Одновременно возникает вопрос об обоснованности широких границ изменчивости некоторых видов. Так, Р. Баттен (Batten, 1966) указал на весьма широкие границы изменчивости *Gosseletina nodosa* Batten, 1966 и *G. portlockiana* (Koninck, 1843). Концепция широких границ изменчивости скульптурных элементов была принята при определении *Globodoma spironea* в материалах из Шахтау. Однако дополнительное изучение этих материалов показало, что выводы как о присутствии *G. spironea* на Южном Урале, так и о принадлежности этого вида к роду *Globodoma*, являются ошибочными. Признаки, которые можно наблюдать на вновь изученных экземплярах, позволяют, с одной стороны, выделить новые, описанные ниже виды, а с другой — указывают на необходимость уточнения диагнозов *Gosseletina* и *Globodoma*.

Диагностика, предложенная в настоящей работе, основана на различиях в строении начальных оборотов, селенизоны, а также типов скульптуры. На основе выстроенной иерархии признаков из состава *Gosseletina* исключаются все виды, кроме типового, а также два вида из состава *Globodoma*. Почти все они (за некоторым исключением) размещены в составе нового рода — *Nemaspira* gen. nov. В целом, видовой состав нового рода обладает потенциалом для дальнейшего разделения. Три вида: *N. proxima* (Koninck, 1883), *N. magna* (Mazaev, 2019) и *N. microstriata* (Ketwetsuriya et al. 2020) — отличаются типом спиральной скульптуры и отсутствием коллабральных ребер или бугорков над селенизоной. В то же время, такие признаки, как детали строения устья и умбиликальной области, необходимые для уточнения систематического положения этих видов, остаются неизвестными. Остальные виды, входившие в состав *Gosseletina*, демонстрируют весьма разнообразное строение умбиликальной области (различные варианты развития умбиликального каллуса или полное его отсутствие).

Местонахождения и сохранность изученного здесь материала были подробно описаны ранее (Mazaev, 2019). Единичные экземпляры представлены окаменевшими раковинами, а остальные — отпечатками раковин в известняке. Изучение отпечатков проводилось по слепкам, изготовленных с использованием стоматологических латексов.

Материал хранится в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), колл. № 5538.

Автор благодарит Т.Б. Леонову (ПИН РАН) за прочтение рукописи и ценные замечания, а также коллекционера окаменелостей Р. Шамаева (г. Рыбинск) за продуктивное сотрудничество во время полевых работ в 2016 г. и переданный в распоряжение автора ископаемый материал.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Родовое название *Gosseletina* было предложено П. Фишером (Fischer, 1885) в качестве замещающего названия для рода *Gosseletia* Koninck, 1883, поскольку последний оказался младшим омонимом *Gosseletia* Barrois, 1882. Таким образом, несмотря на авторство Фишера, род фактически был установлен Л. Конинком.

Конинк (Koninck, 1883, с. 28) включил в состав рода три вида из бельгийского визе: *G. fallax* Koninck, 1883, *G. tornacensis* Koninck, 1883 и *Pleurotomaria callosa* Koninck, 1843, а также один вид из пенсильвания Иллинойса — *P. spironea* Meek et Worthen, 1866. Э. Киттл (Kittl, 1891, с. 205) дополнил этот список еще одним видом Конинка — *Ptychomphalus globosus* Koninck, 1883. Позднее, Р. Баттен (Batten, 1966) включил в состав *Gosseletina* другой вид Конинка — *Pleurotomaria portlockiana* Koninck, 1843, указав в качестве младшего синонима этого вида *Gosseletina fallax* Koninck, 1883. В этой же работе Баттен установил новый вид из визейского яруса Британских островов — *G. nodosa* Batten, 1966. Таким образом, из нижнего карбона Европы к роду *Gosseletina* было отнесено шесть видов.

Остальные четыре раннекаменноугольных вида, которые были включены в состав *Gosseletina*, известны из Северной Америки: *Pleurotomaria subglobosa* Hall, 1857 (см. Knight, 1944, с. 453, табл. 183, фиг. 32), *P. aspeniana* Girty, 1927, *Gosseletina johnsoni* Thein et Nitecki, 1974 и *Gosseletina* ? sp. (см. Thein, Nitecki, 1974, с. 104).

Все вышеперечисленные виды, в отличие от *Gosseletina callosa* (Koninck, 1843), обладают так или иначе развитыми элементами спиральной скульптуры, почти у всех имеются коллабральные элементы под швом, однако главным (общим) отличием является присутствие спиральных канавок на границе базальной поверхности и умбиликальной области. Указанные признаки являются достаточными для разделения видов на две группы. Род *Gosseletina* включает в себя только типовой вид, а все упомянутые выше, как и некоторые другие виды, входят в состав нового рода — *Nemaspira* gen. nov.

Самый древний вид, который когда-либо был отнесен к роду *Gosseletina*, известен из девона Арктической Канады – *G. brondensis* Tolmachoff, 1930. Его размещение в составе *Gosseletina*, даже в традиционной трактовке диагноза этого рода, вряд ли может считаться обоснованным, поскольку скульптура и положение селенизоны в большей степени отвечают диагнозу рода *Ptychomphalina* Fischer, 1885, в состав которого он предварительно должен быть перемещен (Tolmachoff, 1930, с. 47, табл. 3, фиг. 14, 15).

Более поздние, пенсильванские виды, которые когда-либо были отнесены к роду *Gosseletina*, к настоящему моменту известны только из Северной Америки в числе трех: *Pleurotomaria spirone-ma* Meek et Worthen, 1866, *P. persimplex* Girty, 1915 и *Gosseletina nodosa* Hoare, Sturgeon et Anderson, 1997. Первый вид был описан много раз, а в последних работах был перенесен в состав рода *Globodoma* (полную синонимику см. Mazaev, 2019, с. 1270). В настоящей работе этот вид включен в состав *Nemaspira* gen. nov.

*Pleurotomaria persimplex* Girty, 1915 был помещен в состав рода *Gosseletina* P. Хором (Hoare, 1961). Однако из-за набора специфических признаков: низкая гладкая раковина, очертания которой схожи с раковинами рода *Anomphalus* Meek et Worthen, 1867 и широкая селенизона, расположенная заметно ниже точки периферии оборота, он не соответствует ни одному из диагнозов известных родов. С другой стороны, выделение нового рода для этого вида без дополнительных исследований не может быть вполне обоснованным. На сегодняшний день можно констатировать, что этот вид не входит в состав семейства *Gosseletinidae*.

Третий вид – *Gosseletina nodosa* Hoare, Sturgeon et Anderson, 1997 – является младшим омонимом *G. nodosa* Batten, 1966 и, одновременно, младшим синонимом *Glabrocingulum grayvillense* (Norwood et Pratten, 1855). Последний вид характеризуется широким рядом изменчивости скульптурных элементов. На некоторых экземплярах могут формироваться массивные бугорки. Экземпляр, выбранный Хором и соавт. (Hoare et al., 1997) в качестве голотипа, сильно деформирован, однако скульптурные элементы и ширина селенизоны, которыми он обладает, полностью совпадают с таковыми на некоторых экземплярах *Glabrocingulum grayvillense* (см., напр., Girty, 1915, табл. 23, фиг. 8; Sloan, 1955, рис. 109).

Из пермских отложений в составе рода *Gosseletina* были описаны: *G. permiana* Batten, 1989 из нижней и средней перми юго-запада США и *G. microstriata* Ketwetsuriya et al., 2020 из роудского яруса центрального Таиланда. Кроме того, Ф. Рид описал один экземпляр из пермских отло-

жений Соляного кряжа Пакистана как *Pleurotomaria* (*Gosseletina*) aff. *wanneri* (Hamlet, 1928) (см. Reed, 1944, с. 331). Этот вид не входит в состав семейства *Gosseletinidae*.

Техасский вид *Gosseletina permiana* был перемещен в состав *Globodoma* (Mazaev, 2006, с. 49). Строение устья и умбиликальной области раковин этого вида неизвестно, однако они обладают низкими начальными оборотами. С учетом имеющегося набора признаков этот вид следует исключить из состава *Globodoma* и включить в состав *Nemaspira* gen. nov. Скульптура голотипа и одного из паратипов вида, установленного Баттенном, представлена сочетанием тонких спиральных и коллабральных элементов, формирующих сетчатый узор (Batten, 1989, табл. 37, фиг. 18). Близким типом скульптуры обладает тайландский вид *Gosseletina microstriata*. Спиральные и, особенно, коллабральные элементы значительно тоньше, чем у техасского вида. Их сочетание на некоторых областях раковин придает спиральным элементам пунктирный вид. На раковинах тайландского вида край устья и умбиликальной области не наблюдается, однако сохранились начальные обороты (Ketwetsuriya et al., 2020, рис. 13). Этот вид также следует переместить в состав *Nemaspira* gen. nov.

Схожим типом скульптуры (наиболее гипертрофированном в этом ряду) обладает *Globodoma magna* Mazaev, 2019 из нижней перми Предуралья. Коллабральные элементы подчеркнуты только ритмом интервалов между бугорками на многочисленных спиральных ребрах (Mazaev, 2019, рис. 28). Строение начальных оборотов неизвестно, однако умбональная область отделена несколькими спиральными канавками, колюмельярный край резко наклонен к оси. Этот вид перемещен здесь в состав *Nemaspira* gen. nov.

Не менее пяти триасовых видов гастропод были отнесены к роду *Gosseletina*. Э. Киттл (Kittl, 1891) описал из Карнийских Альп три вида: *G. calipso* (Laube, 1868), *G. fuchsi* Kittl, 1891 и *G. fasciolata* (Münster, 1841). Из них в составе *Gosseletina* К. Бандель (Bandel, 1991) оставил только последний вид. Раковина этого вида обладает коллабральными ребрышками над селенизоной и спиральными канавками вокруг умбиликальной области. Колюмельярная губа тонкая, отвернутая. Пупок на взрослой раковине просматривается не более чем на один оборот. Раковины этого вида почти лишены элементов скульптуры, что сближает его с типовым видом *Gosseletina*. Однако он отличается более широкой селенизоной, наличием пупка, а также присутствием спиральных канавок вокруг умбиликальной области. Этот вид включен здесь в состав *Nemaspira* gen. nov.

*Gosseletina? dangchangensis* Tong et Erwin, 2001 был установлен из нижнего триаса Китая (Tong, Erwin, 2001). Авторы вида сравнили его с *G. fasciolata* (Münster, 1841), указав на некоторые отличия. Однако этот вид имеет узкую селенизону, которая заметно смещена к точке периферии оборота. Положение селенизоны не позволяет включить этот вид в состав семейства *Gosseletinidae*.

Признаки другого вида — *G. obesa* Pan, 1977 из верхнего триаса Китая — сближают его с видами, включенными здесь в *Nemaspira* gen. nov. Сохранность оригинала не позволяет различить детали строения скульптурных элементов. Предварительно вид перемещен, под вопросом, в состав *Nemaspira* gen. nov.

#### СЕМЕЙСТВО GOSSELETINIDAE WENZ, 1938

##### ПОДСЕМЕЙСТВО GOSSELETININAE WENZ, 1938

#### Род *Gosseletina* Fischer, 1885

*Gosseletia* (non *Gosseletia* Barrois, 1882): Koninck, 1883, с. 1270.

*Gosseletina*: Fischer, 1885, с. 850; Kittl, 1891, с. 205; Knight et al., 1960, с. 1210; Batten, 1966, с. 40.

Типовой вид — *Pleurotomaria callosa* Koninck, 1843, Бельгия, Визе, V<sub>3</sub>b.

Диагноз. Раковина натиковидная, гладкая. Селенизона умеренной ширины, плоская, ограничена тонкими канавками, расположена заметно выше точки периферии оборота. Пупок закрыт развитым каллусом.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. *Gosseletina* отличается от *Globodoma* и *Nemaspira* gen. nov. гладкой раковиной и более узкой селенизой.

#### Род *Globodoma* Mazaev, 2006

*Globodoma*: Mazaev, 2006, с. 399.

Типовой вид — *Globodoma yakowlewi* Mazaev, 2006; Россия, Архангельская обл.; пермь, сакмарский ярус.

Диагноз. Раковина очень тонкая, натиковидная. Начальные обороты почти башенковидные. Скульптура из спиральных элементов, представленных в основном широкими спиральными ребрами, чаще — лентами. Селенизона очень широкая, в сечении плоская или умеренно выпуклая; гладкая или орнаментирована очень тонкими спиральными ребрами, редко — лулулами; ограничена узкими канавками иногда в сочетании с тонкими нитевидными спиральными ребрышками; расположена заметно выше точки периферии оборота. Вырезка относительно короткая. Пупок если есть, то узкий и мелкий; умбиликальный каллус отсутствует.

Видовой состав. Кроме типового вида, *G. divesouralica* (Golovkinski, 1868) из нижней и средней перми Восточно-Европейского кратона.

Сравнение. *Globodoma* отличается от *Gosseletina* и *Nemaspira* gen. nov. башенковидными начальными оборотами, узким и очень мелким пупком.

#### Род *Nemaspira* Mazaev, gen. nov.

Название рода — анаграмма от *spironema*.

Типовой вид — *Nemaspira shamaevi* sp. nov.; Россия, Башкортостан, Шахтау; нижняя пермь, пограничные отложения ассель/сакмара.

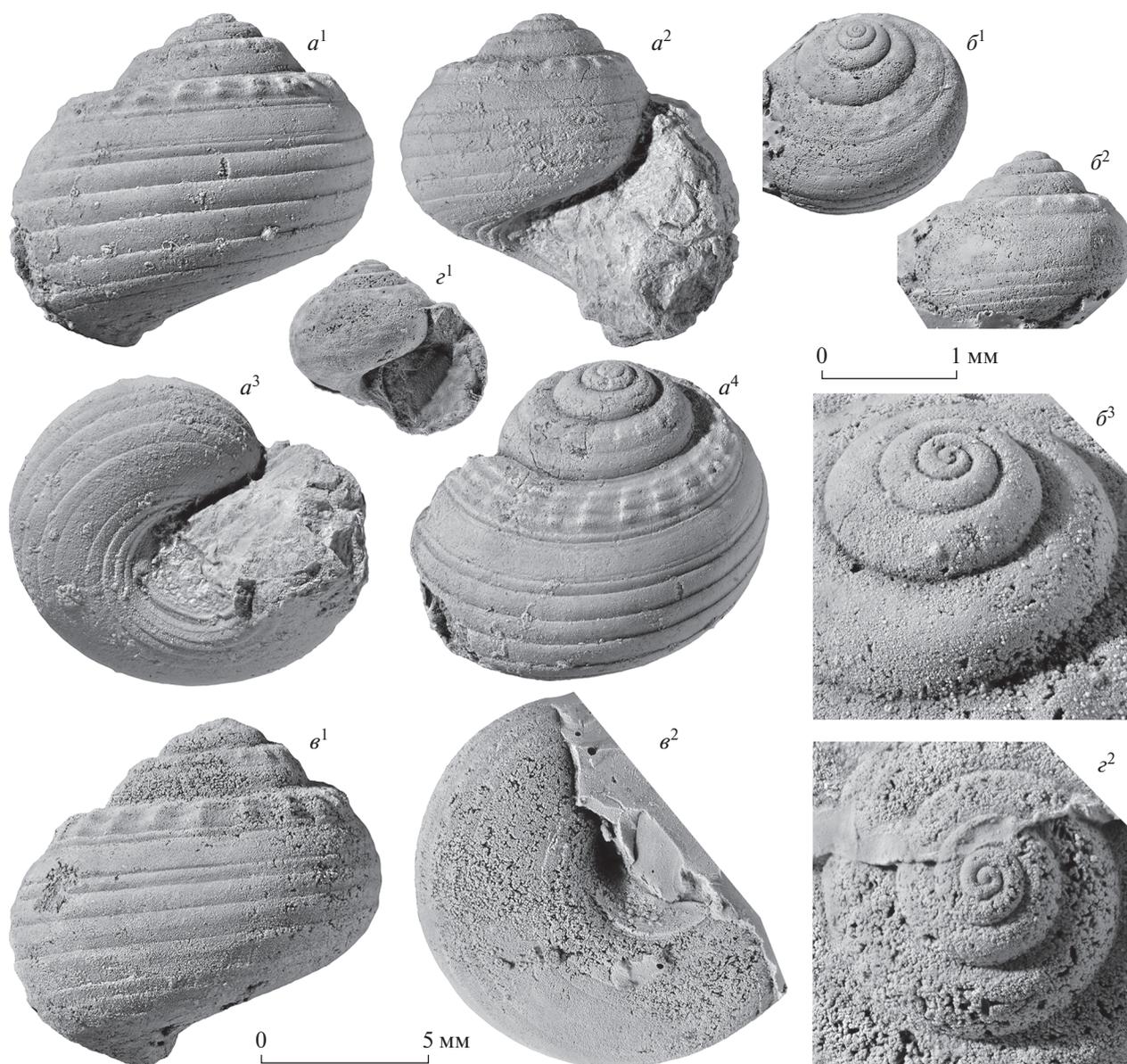
Диагноз. Раковина натиковидная. Профиль оборотов равномерно округлый или усложнен подшовным валиком. Первые обороты телеоконха низкие, равномерно округлые. Скульптура из спиральных элементов. Коллабральные ребра или бугорки, если есть, то развиты над селенизой. Селенизона широкая, в сечении плоская или выпуклая, гладкая или орнаментирована очень тонкими спиральными ребрами, ограничена узкими канавками и/или тонкими нитевидными спиральными ребрышками, расположена выше точки периферии оборота. Вырезка относительно короткая. Пупок если есть, то мелкий, просматривается только последний оборот, или закрыт каллусом, последний крайне вариабелен.

Видовой состав. *N. tornacensis* (Koninck, 1883), *N. globosa* (Koninck, 1883), *N. portlockiana* (Koninck, 1843) и *N. nodosa* Batten, 1966 из нижнего карбона Западной Европы; *N. subglobosa* (Hall, 1857), *N. johnsoni* (Thein et Nitecki, 1974), *N. aspeniana* (Girty, 1927) и *Nemaspira* ? sp. из миссисиппия США; *N. spironema* (Meek et Worthen, 1866) из пенсильвания США; *N. permiana* (Batten, 1989) из нижней и средней перми юго-запада США; *N. shamaevi* sp. nov., *N. skuini* sp. nov. и *N. magna* (Mazaev, 2019) из нижней перми Приуралья; *N. microstriata* (Ketwetsuriya et al., 2020) из средней перми Таиланда; *N. fasciolata* (Münster, 1841) из верхнего триаса Южных Альп; *N.?* *obesa* (Pan, 1977) из верхнего триаса Китая.

Сравнение. *Nemaspira* gen. nov. отличается от *Gosseletina* развитой спиральной скульптурой и более широкой селенизой. От *Globodoma* новый род отличается низкими начальными оборотами, а также пупком, сквозь который, если он не закрыт каллусом, просматривается один оборот.

#### *Nemaspira shamaevi* Mazaev, sp. nov.

*Globodoma spironema* (Meek et Worthen, 1866) [part.]: Mazaev, 2019, с. 1270, рис. 27 d–g.



**Рис. 1.** *Nemaspira shamaevi* gen. et sp. nov., все  $\times 5$ , кроме  $b^3$  и  $z^2$ : *a* – голотип ПИН, № 5538/10-100, фоссилизированная раковина:  $a^1$  – вид обратный устью,  $a^2$  – вид с устья,  $a^3$  – наклонный вид снизу,  $a^4$  – наклонный вид сверху; *b* – паратип ПИН, № 5538/10-124, латексный слепок:  $b^1$  – наклонный вид сверху,  $b^2$  – вид обратный устью,  $b^3$  – протоконх и начальные обороты,  $\times 20$ ; *в* – паратип ПИН, № 5538/10-89, латексный слепок:  $v^1$  – вид обратный устью,  $v^2$  – наклонный вид снизу; *z* – паратип ПИН, № 5538/10-8, латексный слепок:  $z^1$  – вид с устья,  $z^2$  – протоконх и начальные обороты,  $\times 20$ .

Название вида – в честь коллекционера окаменелостей Романа Шамаева (г. Рыбинск), нашедшего экземпляр, послуживший голотипом.

Голотип – ПИН, № 5538/10-100, фоссилизированная раковина; Россия, Башкортостан, Шахтау, местонахождение № 5538/10; нижняя пермь, пограничные отложения ассель/сакмара.

Описание (рис. 1). Раковина маленькая, тонкая, из шести–семи округлых оборотов. На

последних двух оборотах формируется узкое округлое плечо с бугорками, боковая поверхность в целом равномерно выпуклая, в верхней части (над селенизоной) прямая или резко вогнутая, равномерно переходит в слабовыпуклую базальную поверхность. Шов тонкий, четкий, расположен непосредственно под селенизоной предыдущего оборота.

Граница между протоконхом и ювенильными оборотами не наблюдается. Диаметр первого обо-

рота около 0.2 мм. Ювенильные обороты гладкие, равномерно округлые, на втором или третьем обороте между узкой верхней поверхностью и боковой появляется очень слабое плечо.

Начиная с четвертого оборота, на плече формируются бугорки. Бугорки коллабрально вытянуты; передняя часть бугорков почти прямая, очень резкая, задняя часть бугорков пологая. Спиральная скульптура между швом и селенизоной сформирована четырьмя лентами, которые разделены широкими канавками. Ленты в профиле умеренно выпуклые. Верхние три ленты примерно равной ширины, пересекаются с коллабральными бугорками и разбивают их на три части. Нижняя лента узкая, гладкая, отделена от селенизоны относительно резкой канавкой.

Боковая поверхность под селенизоной орнаментирована шестью спиральными лентами. Третья лента маркирует точку периферии оборота. Ленты в профиле выпуклые, разделены резкими узкими канавками. Ширина верхней и нижней ленты в два раза меньше ширины лент между ними, ширина остальных на 1/3 или 1/4 меньше ширины селенизоны.

Селенизона широкая, умеренно выпуклая, гладкая или с едва заметными тонкими лунулами, отделена от остальной поверхности оборота резкими канавками; рядом с ними на поверхности селенизоны наблюдается по одной очень узкой канавке.

Базальная поверхность орнаментирована широкой спиральной лентой (ее ширина почти равна ширине селенизоны), а также пятью более узкими лентами, расположенными вокруг умбиликальной поверхности. Ширина лент заметно уменьшается по направлению к пупку, ленты разделены узкими канавками, профиль лент ступенчатый, пологий край направлен к пупку. Умбиликальная область мелкая, пупок если есть, то щелевидный.

Края устья тонкие, глубина вырезки неизвестна. Колюмеллярный край длинный, тонкий, прямой или слегка обратно S-образно изогнут, его верхняя часть трубкообразно завернута. Нижняя часть колюмеллярного края незначительно смещена от оси, формирует тонкий каллус, который покрывает всю умбиликальную поверхность в виде спирально изогнутой площадки. Поверхность каллуса покрыта отчетливыми мелкими бугорками. Линии роста едва различимы, наблюдаются только на селенизоне и на боковой поверхности под селенизоной, где они относительно резко прозоциртно изогнуты.

#### Размеры в мм:

| Экз. №                   | ds   | hs  | ha  |
|--------------------------|------|-----|-----|
| ПИН 5538/10-100, голотип | 10.1 | 9.9 | 7.4 |
| ПИН 5538/10-8, паратип   | 6.0  | 5.2 | 3.9 |

**Сравнение.** Новый вид отличается от *N. skuini* sp. nov. меньшими размерами, меньшим отношением высоты раковины к высоте устья (1.33), более глубокой умбональной областью, спиральной скульптурой в виде широких лент, более узкой поверхностью между швом и селенизоной (примерно вдвое шире селенизоны). От *N. spironema* (Meek et Worthen) описанный вид отличается спиральной скульптурой, представленной под селенизоной в виде широких лент.

**Замечания.** Строение и начало формирования селенизоны на начальных оборотах неизвестно. Ранее был показан экземпляр с мелкой вырезкой (Mazaev, 2019, рис. 27 а–с). Однако из-за недостатка хорошо сохранившихся экземпляров этого рода из Шахтау точная видовая принадлежность данного экземпляра неизвестна.

**Материал.** Помимо голотипа, паратипы ПИН №№ 5538/10-8, 5538/10-89, 5538/10-124, отпечатки раковин; всего 12 экз. из типового местонахождения.

#### *Nemaspira skuini* Mazaev, sp. nov.

*Globodoma spironema* (Meek et Worthen, 1866) [part.]: Mazaev, 2019, с. 1270, рис. 27 h–j.

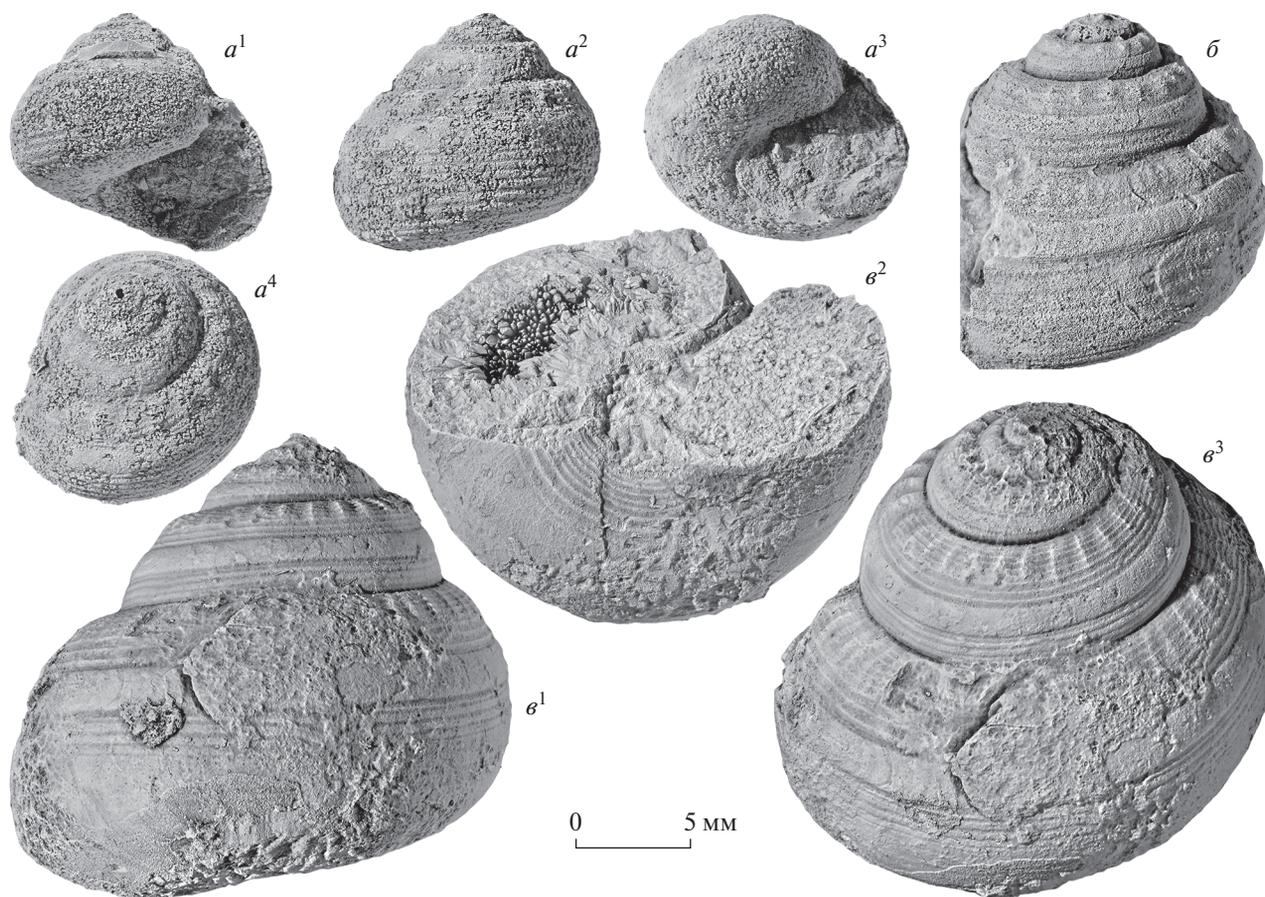
**Название вида** — в память главного геолога карьера Шахтау И.А. Скуина, нашего земляка, послуживший голотипом.

**Голотип** — ПИН, № 5538/10-132, фоссильная раковина; Россия, Башкортостан, Шахтау, местонахождение № 5538/10; нижняя пермь, пограничные отложения ассель/сакмара.

**Описание** (рис. 2). Раковина средних размеров, тонкая, из шести-семи округлых оборотов. Боковая поверхность в целом равномерно выпуклая; хорошо развитые подшовные бугорки маркируют широкий валик, который развит между швом и селенизоной. Базальная поверхность уплощенная, переход боковой поверхности в базальную плавный. Шов четкий, канальчатый, на последних двух оборотах смещен от селенизоны на расстояние, сопоставимое с шириной селенизоны.

Строение протоконха и ювенильных оборотов неизвестно.

На последних четырех оборотах между швом и селенизоной формируются коллабрально вытянутые бугорки. На более ранних оборотах бугорки хорошо выражены, на последующих утоньша-



**Рис. 2.** *Nemaspira skuini* gen. et sp. nov., все  $\times 3$ : *a* – экз. ПИН, № 5538/7-165, латексный слепок:  $a^1$  – вид с устья,  $a^2$  – вид обратный устью,  $a^3$  – наклонный вид снизу,  $a^4$  – наклонный вид сверху; *б* – экз. ПИН, № 5538/9-94, латексный слепок, вид сбоку, наблюдается вырезка и грубые линии остановки роста; *в* – голотип ПИН, № 5538/10-132, фоссилизованная раковина:  $в^1$  – вид, обратный устью,  $в^2$  – наклонный вид снизу,  $в^3$  – наклонный вид сверху.

ются, трансформируются в коллабрально вытянутые валики, а на последнем обороте – почти исчезают. На предпоследнем обороте коллабральные валики наклонены слабо опистоклинно. Спиральная скульптура над селенизоной состоит примерно из восьми шнуровидных спиральных ребер, разделенных широкими умеренно вогнутыми межреберными промежутками. Ближе ко шву толщина спиральных ребер заметно уменьшается. Нижние два или три спиральных ребра не пересекаются с коллабрально вытянутыми валиками, остальные спиральные ребра возвышаются над ними.

Боковая поверхность под селенизоной орнаментирована не менее чем шестью узкими спиральными лентами, разделенными относительно широкими канавками. Третья лента маркирует точку периферии оборота. Ленты в профиле уплощенные. Ширина лент примерно одинаковая.

Селенизона широкая, в профиле выпуклая, гладкая, с едва заметными тонкими лунулами; от-

делена от остальной поверхности оборота резкими канавками, рядом с ними на поверхности селенизоны наблюдается еще по одной очень узкой канавке.

Базальная поверхность орнаментирована либо такими же спиральными лентами, как и на боковой поверхности оборота под селенизоной, либо (на геронтической стадии) гладкая, вокруг пупка орнаментирована примерно девятью шнуровидными ребрами, с широкими межреберными промежутками. Умбиликальная область очень мелкая, пупок закрыт.

Края устья тонкие, вырезка мелкая, ее глубина сопоставима с шириной селенизоны. Колюмеллярный край длинный, почти прямой, наклонен к оси под углом чуть больше  $30^\circ$ , формирует уплощенный серповидный, спирально изогнутый каллус. Линии роста очень тонкие, относительно резко прозоциртно изогнуты над селенизоной, и так же резко прозоциртно изогнуты под селенизоной, на базальной поверхности не наблюдаются.

## Размеры в мм:

| Экз. №                  | ds   | hs   | ha       |
|-------------------------|------|------|----------|
| ПИН 5538/10-132 голотип | 22.3 | 20.5 | ca. 12.7 |
| ПИН 5538/10-8 паратип   | 11.6 | 10.5 | 6.8      |

**Сравнение.** Новый вид отличается от *N. shamaevi* sp. nov. большими размерами, большим отношением высоты раковины к высоте устья (1.6), мелкой умбиликальной областью, которая закрыта массивным каллусом, а также спиральной скульптурой в виде шнуровидных или широких ребер и более широкой поверхностью между швом и селенизоной (примерно втрое шире селенизоны). От *N. spironema* (Meek et Worthen) описанный вид отличается постепенным уменьшением толщины подшовных коллабральных элементов, вплоть до полного их исчезновения.

**З а м е ч а н и я.** Экземпляров, с сохранившимися начальными оборотами, нет.

В целом, имеющаяся выборка не позволяет точно установить число элементов и особенности строения спиральной скульптуры, поскольку все отпечатки в той или иной степени покрыты тонкой коркой кристаллов кальцита. На голотипе, представленном окаменевшей раковинной, спиральные ребра на нижней части боковой поверхности оборота и на большей части базальной поверхности отсутствуют. Их отсутствие может объясняться либо химической обработкой (И.А. Скуин травил образец в кислоте), либо окатанностью раковины до захоронения, либо изменчивостью или онтогенетическими изменениями.

**Форма линий роста** наблюдается только по линиям остановки роста на единственном экземпляре (рис. 2, б). Строение устья и каллуса, несмотря на плохую сохранность, также наблюдаются только на одном экземпляре (рис. 2, а<sup>1</sup>, а<sup>3</sup>).

**Распространение.** Шахтау; нижняя пермь, пограничные отложения ассель/сакмара.

**М а т е р и а л.** Помимо голотипа, 2 экз. из местонахождения № 5538/7 и 1 экз. из местонахождения № 5538/9.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Мазаев А.В.* Пермские гастроподы кулогорской свиты северной части Московской синеклизы // Палеонтол. журн. 2006. № 4. С. 42–53.
- Bandel K.* Schlitzbandschnecken mit perlmutteriger Schale aus den triassischen St. Cassian Schichten der Dolomiten // Ann. Naturhist. Mus. Wien. Ser. A. 1991. Bd 92. S. 1–53.
- Batten R.L.* The Lower Carboniferous gastropod fauna from the Hotwells Limestone of Compton Martin, Somerset // Palaeontogr. Soc. Monogr. 1966. V. 119. № 509. P. 1–52.
- Batten R.L.* Permian Gastropoda of the Southwestern United States. 7. Pleurotomariacea: Eotomariidae, Lophospiridae, Gosseletinidae // Amer. Mus. Novit. 1989. № 2958. P. 1–64.
- Fischer P.* Manuel de conchyliologie et de paléontologie conchyliologique, ou histoire naturelle des mollusques vivants et fossiles. Paris, 1885. Fasc. VIII. P. 1–1369.
- Hoare R.D.* Desmoinesian Brachiopoda and Mollusca from southwest Missouri // Missouri Univ. Stud. 1961. V. 36. P. 1–262.
- Hoare R.D., Sturgeon M.T., Anderson J.R., Jr.* Pennsylvanian marine gastropods from the Appalachian basin // J. Paleontol. 1997. V. 71. № 6. P. 1019–1039.
- Ketwetsuriya C., Karapunar B., Charoentitirat T., Nützel A.* Middle Permian (Roadian) gastropods from the Khao Khad Formation, central Thailand: Implications for palaeogeography of the Indochina Terrane // Zootaxa. 2020. № 4766. P. 1–47.
- Kittl E.* Die Gastropoden der Schichten von St. Cassian der südalpinen Trias. I. Theil // Ann. Kais.-Königl. Naturhist. Hofmus. 1891. Bd 6. P. 166–262.
- Knight J.B.* Paleozoic gastropod genotypes // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1941. V. 32. P. 1–510.
- Knight J.B.* Paleozoic Gastropoda // *Shimer H.W., Shrock R.R.* Index fossils of North America. N.Y.: J. Wiley, 1944. P. 439–479.
- Knight J.B., Cox L.R., Keen A.M. et al.* Systematic descriptions, in Treatise on Invertebrate Paleontology, Part I, Mollusca, Moore, R.C., Ed., Boulder, CO—Lawrence, KS: Geol. Soc. Amer.—Univ. Kansas Press, 1960. P. 1169–1324.
- Koninck L.G.* Faune du calcaire carbonifère de la Belgique. 4e part. Gastéropodes (suite en fin) // Ann. Mus. Roy. Hist. Natur. Belg. Sér. Paléontol. 1883. V. 8. P. 1–240.
- Mazaev A.V.* Lower Permian gastropods of Shakhtau (the border deposits of Asselian and Sakmarian Stages, southern Cisuralia) // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 12. P. 1237–1345.
- Pan H.Z.* Mesozoic and Cenozoic fossil Gastropoda from Yunnan // Mesozoic Fossils from Yunnan. Peking: Science Press, 1977. V. 2. P. 83–152.
- Reed F.R.C.* 1927. Palaeozoic and Mesozoic fossils from Yunnan // Paleontol. Indica. Mem. Geol. Surv. India. N. ser. 1927. V. 10. № 1. P. 1–191.
- Sloan R.E.* The Carboniferous gastropod *Glabrocingulum* Thomas // Fieldiana Geol. 1955. V. 10. № 22. P. 275–281.
- Thein M.L., Nitecki M.H.* Chesterian (Upper Mississippian) Gastropoda of the Illinois Basin // Fieldiana Geol. 1974. V. 34. P. 1–238.
- Tolmachoff I.P.* On the fossil faunas from Per Schei's Series D from Ellesmere Land with exception of brachiopods, corals and cephalopods // Report on the second Norwegian Arctic expedition in the "Fram" 1898–1902. 1930. V. 38. P. 1–106.
- Tong J., Erwin D.H.* Triassic gastropods of the southern Qinling Mountains, China // Smithson. Contrib. Paleobiol. 2001. V. 92. P. 1–47.

**Revision of the Gastropods Family Gosseletinidae Wenz:  
Genera *Gosseletina* Fischer, 1885, *Globodoma* Mazaev, 2006,  
and *Nemaspira* gen. nov.**

**A. V. Mazaev**

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

Two gastropods genera *Globodoma* Mazaev, 2006 and *Gosseletina* Fischer, 1885 are revised. As result several Late Paleozoic species of *Globodoma* and most part species that previously were included in *Gosseletina* are transferred in the new genus *Nemaspira* gen. nov. New genus includes 16 species. Lower Carboniferous of west Europe: *N. tornacensis* (Koninck, 1883), *N. globosa* (Koninck, 1883), *N. portlockiana* (Koninck, 1843), *N. nodosa* Batten, 1966. Mississippian of USA: *N. subglobosa* (Hall, 1857), *N. johnsoni* (Thein et Nitecki, 1974), *N. aspeniana* (Girty, 1927), *Nemaspira* ? sp. Pennsylvanian of USA – *N. spironema* (Meek et Worthen, 1866). Lower and middle Permian of south-west USA – *N. permiana* (Batten, 1989). Lower Permian of Cisuralia – *N. shamaevi* gen. et sp. nov., *N. skuini* gen. et sp. nov., *N. magna* (Mazaev, 2019). Middle Permian of Tailand – *N. microstriata* (Ketwetsuriya et al., 2020). Upper Trias of south Alpien – *N. fasciolata* (Münster, 1841). Upper Trias of Chaina – *N. ? obesa* (Pan, 1977).

*Keywords:* Gastropoda, Gosseletinidae, *Gesseletina*, *Globodoma*, *Nemaspira*, morphology, systematics, Late Paleozoic, Early Meozoic

УДК 564.121+551.763.1

## АПТ–АЛЬБСКИЕ УСТРИЦЫ ЮГО-ЗАПАДНЫХ ОТРОГОВ ГИССАРСКОГО ХРЕБТА.

### СТАТЬЯ 1: РОД AMPHIDONTE FISCHER DE WALDHEIM

© 2021 г. Е. К. Метелкин<sup>a, b, \*</sup>, И. Н. Косенко<sup>a, b, c, \*\*</sup>

<sup>a</sup>Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск, Россия

<sup>b</sup>Новосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия

<sup>c</sup>Нанкинский институт геологии и палеонтологии Китайской академии наук, Нанкин, Китай

\*e-mail: MetelkinEK@ipgg.sbras.ru

\*\*e-mail: KosenkoIN@ipgg.sbras.ru

Поступила в редакцию 25.02.2021 г.

После доработки 18.03.2021 г.

Принята к публикации 18.03.2021 г.

Ревизованы представители рода *Amphidonte* Fischer de Waldheim, 1829 из апта и альба юго-западных отрогов Гиссарского хребта. В апте род представлен новым видом *A. mirkamalovi* sp. nov., в альбе – видом *A. zachanensis* Mirkamalov, 1966.

*Ключевые слова:* двустворчатые моллюски, устрицы, апт, альб, Гиссар, новые виды, *Amphidonte*

DOI: 10.31857/S0031031X21060088

#### ВВЕДЕНИЕ

Апт–альбский этап хорошо выделяется в эволюции меловых устриц. Он является переходным между раннемеловым этапом (берриас–барремским), который характеризуется невысоким таксономическим разнообразием и широким распространением родов *Aetostreon*, *Ceratostreon* и *Rastellum* (Dhondt et al., 1999; Косенко, Метелкин, 2020; Toscano, Lazo, 2020) и первым появлением пикнодонтин (Kosenko, 2018), и позднемеловым (сеноман–маастрихтским), характеризующимся максимальным для мезозоя разнообразием устриц (только подсемейство *Exogyrinae* насчитывает не менее семи таксонов родового/подродового ранга: *Amphidonte*, *Ceratostreon*, *Vultogryphaea*, *Costagyr*, *Exogyra*, *Rhynchostreon*, *Plymatogyra*) (Stenzel, 1971; Malchus, 1990, 1996; Aqrabawi, 1993; Dhondt et al., 1999; и др.). В апте и альбе происходит быстрая радиация экзогирин, которая приводит к появлению новых родов и видов (Malchus, 1996). В это время широко распространяются роды *Amphidonte* и *Gyrphaeostrea*, появляются и быстро эволюционируют первые представители трибы *Exogyriini*, расширяются ареалы пикнодонтин и, в то же время, сохраняются элементы, присутствующие раннемеловому этапу (род *Aetostreon*). Вместе с тем, апт–альбские устрицы менее изучены по сравнению с ранне- и позднемеловыми, и

ряд вопросов, связанных с происхождением, эволюцией и путями миграции ранних *Exogyriini*, до сих пор остаются дискуссионными (Malchus, 1996). В связи с этим особый интерес представляют новые данные по таксономическому составу, стратиграфическому и палеобиогеографическому распространению аптских и альбских устриц, в особенности из восточных районов Тетиса, к каковым и относятся юго-западные отроги Гиссарского хребта – устрицы оттуда менее исследованы.

Ранее меловые устрицы Гиссара изучались Х.Х. Миркамаловым (1965, 1966, 1971а, б, 1986). Им было проведено монографическое изучение меловых устриц Гиссара, описаны новые роды и виды, внесены существенные изменения в систематику и филогению экзогир, а также показано значение устриц для стратиграфии мела юго-западных отрогов Гиссарского хребта. Особое внимание Миркамалов уделял экзогирам, доминировавшим в меловых сообществах устриц Гиссара и представленным родами *Exogyra*, *Amphidonte*, *Gyrostroma* (в настоящее время род исключен из подсемейства *Exogyrinae*), *Pseudogyra* и *Rhynchostreon*. За прошедшее с выхода работ Миркамалова время изменились представления о систематике меловых устриц, а также накопились новые данные по их палеобиогеографическому и стратиграфическому распространению (Freneix,

1982; Malchus, 1990, 1996, 1998; Cooper, 1995, 1997; Seeling, Bengtson, 1999; Kosenko, 2018; Косенко, Метелкин, 2020; и др.). Кроме того, в работах Миркамалова не всегда уделялось должное внимание внутривидовой изменчивости устриц. Это приводит к необходимости ревизии апт–альбских устриц Гиссара.

Изучение нового представительного палеонтологического материала, переданного авторам из Всероссийского научно-исследовательского геологического института им. А.П. Карпинского (ВСЕГЕИ), позволяет ревизовать таксономический состав устриц из апта и альба юго-западных отрогов Гиссарского хребта и на основе проведенной ревизии уточнить сведения об их стратиграфическом и палеобиогеографическом распространении.

Настоящая статья представляет собой первую статью из цикла, посвященного ревизии апт–альбских устриц юго-западных отрогов Гиссарского хребта. В ней мы подробно рассматриваем представителей рода *Amphidonte*.

## МАТЕРИАЛ

Материалом для исследования послужила представительная коллекция устриц из апт–сеноманских отложений юго-западных отрогов Гиссарского хребта, собранная в разные годы сотрудниками ВСЕГЕИ и в 2015 г. переданная для изучения в Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН (ИНГГ) Т.Н. Богдановой. Значительную часть коллекции составляют аптские и альбские устрицы, сеноманские устрицы немногочисленны. Коллекция происходит из семи обнажений (рис. 1), насчитывает около 650 раковин хорошей сохранности, которые характеризуются точной географической и стратиграфической привязкой (к пачкам свит, большинство из которых охарактеризовано находками аммонитов).

## СВЕДЕНИЯ О СТРАТИГРАФИИ АПТА–СЕНОМАНА ЮГО-ЗАПАДНЫХ ОТРОГОВ ГИССАРСКОГО ХРЕБТА

Апт–сеноман юго-западных отрогов Гиссара представлен кундалянктауской, лялимканской, калигрекской, кулькаммышской, чаршангинской, каламазарской, лучакской, аккапчигаической, ширабадской и тубегатанской свитами (Стратиграфический..., 2001).

**Кундалянктауская свита** согласно залегает на мачайской свите позднебарремского возраста. Свита сложена внизу глинами серыми и темно-серыми с прослоями глинистых известняков, сверху – чередованием алевролитов, глин, зеле-

новато- и коричневатого-серых известняков. Раннеаптский возраст свиты установлен по находкам аммонитов *Deshayesites ex gr. antiquas Bogdanova*, 1983.

**Лялимканская свита** согласно залегает на кундалянктауской свите. Свита сложена красными и серыми алевролитами и глинами с прослоями известняков и гипсов. Мощность ее 25–70 м. Свита охарактеризована фораминиферами и остракодами *Antepaijenborchella praealta turkmenica* (Andreev, 1988), также содержит комплекс спор и пыльцы. По находкам микрофауны свита датирована началом среднего апта.

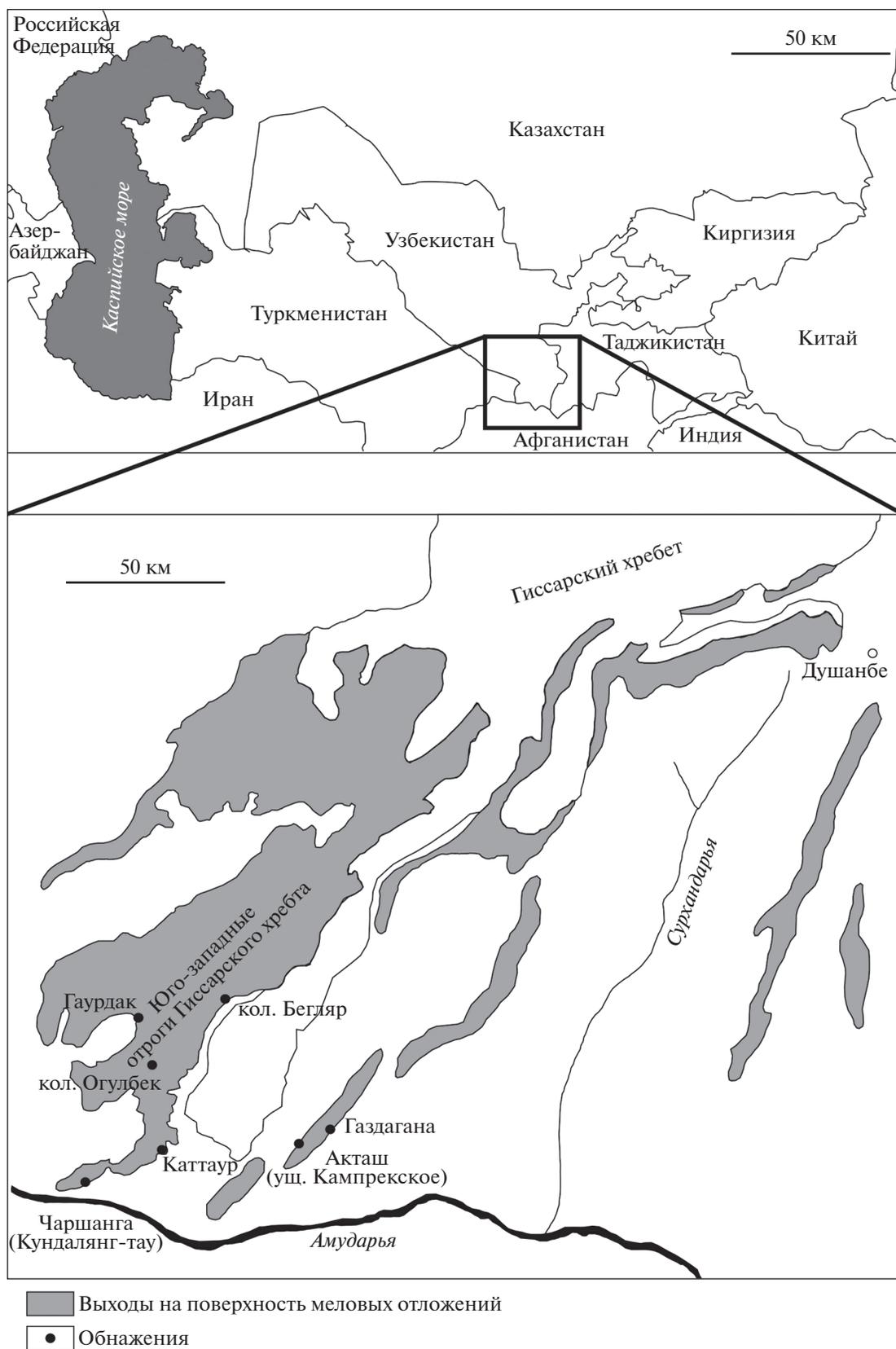
**Калигрекская свита** согласно залегает на лялимканской. Свита сложена серыми глинами, алевролитами, песчаниками с прослоями известняков и красноцветных песчаников. Мощность свиты 40–95 м. Ее среднеаптский возраст установлен по находкам аммонитов *Parahoplites melchioris* (Anthula, 1899).

**Кулькаммышская (=беглярская) свита** с размывом залегает на калигрекской свите. Свита сложена конгломератами, гравелитами, песчаниками с прослоями глин и ракушняков. Мощность 10–20 м. Позднеаптский возраст свиты установлен по находкам аммонитов *Acanthohoplites polani* (Seunes, 1887).

**Чаршангинская свита** согласно залегает на кулькаммышской свите. Чаршангинская свита подразделена на две подсвиты. Нижняя сложена темно-серыми глинами с конкрециями мощностью 30–75 м. Ее позднеаптский возраст установлен по находкам аммонитов *Huracanthoplites jacobii* Collet, 1907, *H. karlukensis* Luppov, 1961, *H. elegans* Fritel, 1906. Верхняя подсвита сложена темно- и зеленовато-серыми глинами с прослоями алевролитов и песчаников, в основании с фосфоритовой галькой и переложенными (из нижней подсвиты) ядрами аммонитов, морских двусторчатых моллюсков и гастропод. Ее мощность 10–35 м. По находкам аммонитов *Douvilleiceras scabrosum* Casey, 1962 возраст подсвиты установлен как начало раннего альба.

**Каламазарская свита** согласно залегает на чаршангинской. Каламазарская свита сложена темно- и зеленовато-серыми глинами с прослоями песчаников, известняков, ракушняков, участками с прослоями красновато-коричневых алевролитов. Мощность 25–85 м. Раннеальбский возраст свиты установлен по находкам аммонитов *Douvilleiceras mammilatum* (Schlotheim, 1813), *Cleoniceras mangyshlakensis* Luppov, 1949.

**Лучакская свита** с размывом залегает на каламазарской. Лучакская свита сложена переслаивающимися зеленовато-серыми карбонатными глинами и ракушняками. Мощность 50–120 м.



**Рис. 1.** Местоположение разрезов апта и альба в юго-западных отрогах Гиссарского хребта, охарактеризованных находками устриц.

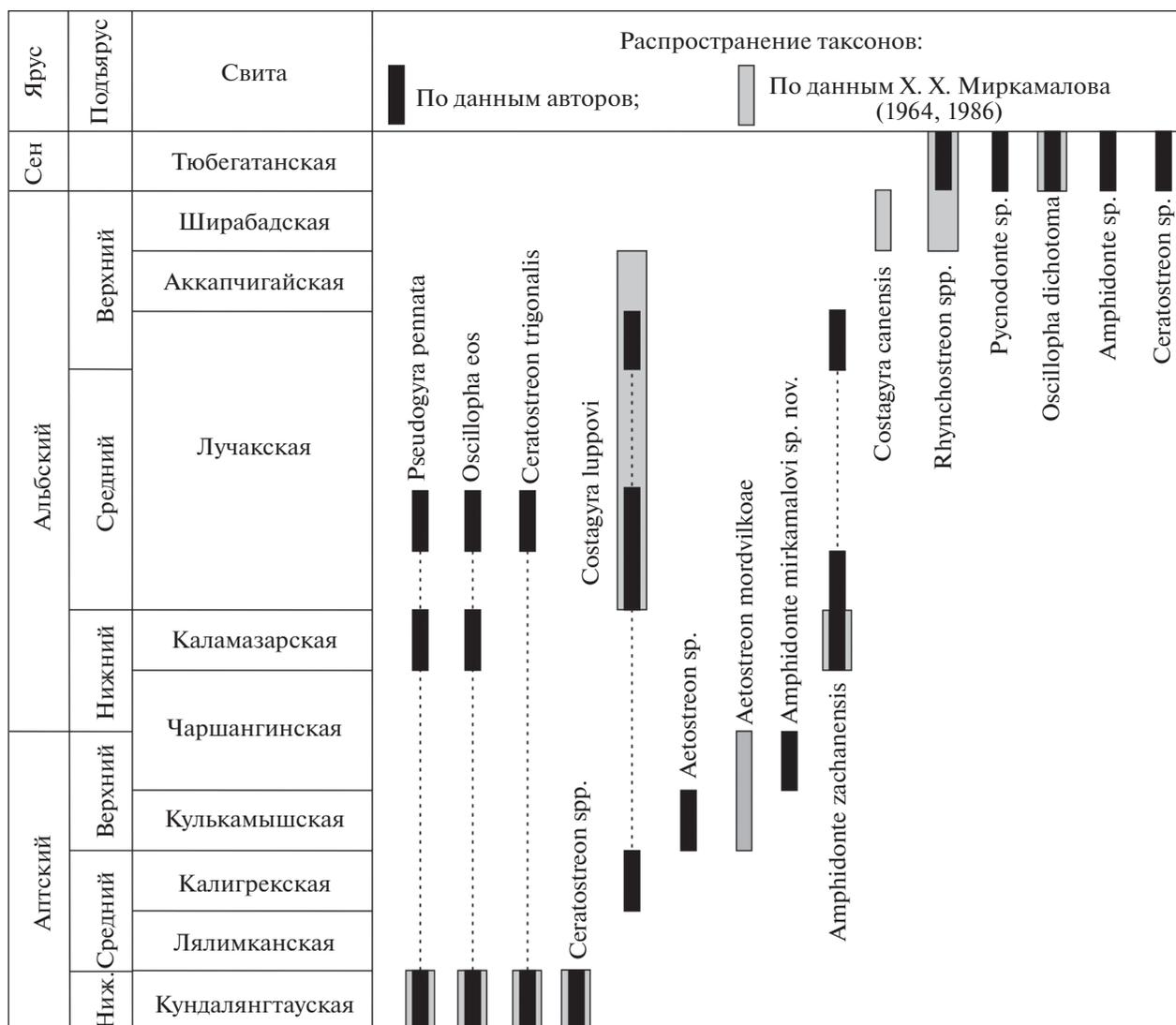


Рис. 2. Стратиграфическое распространение устриц в апте–сеномане юго-западных отрогов Гиссарского хребта.

Среднеальбский возраст свиты установлен по находкам аммонитов *Hoplites cf. baylei* Spath, 1925, *H. dentatus* (Sowerby, 1821), *Epihoplites trapezoidalis* Luprov, 1961. Верхняя часть относится к верхнему альбу по находкам *Anahoplites rossicus*.

**Аккапчигайская свита** согласно залегает на лучакской свите. Свита сложена глинами темно- и зеленовато-серыми с тонкими (0.1–0.4 м) прослоями ракушняка. Мощность свиты 30–135 м. Позднеальбский возраст свиты установлен по находкам аммонитов *Mortoniceras inflatum gibbosum* Spath, 1930, *Hysterocheras carinatum* Spath, 1922, *Semenovites michalskii* (Semenov, 1899).

**Ширабадская свита** согласно залегает на аккапчигайской. Свита сложена известняками, песчаниками серыми, зеленовато-серыми с прослоями глин, в средней части – с прослоями гипсов и красных глин. Мощность 20–60 м. Позднеальб-

ский возраст свиты установлен по аммонитам *Karamaiceras kolbajensis* Sokolov, 1967.

**Тюбегатанская (= дербентская) свита** согласно залегает на ширабадской. Свита сложена серыми и зеленовато-серыми глинами с прослоями (0.3–1.5 м) песчаников и ракушняка. Мощность 60–190 м. Сеноманский возраст свиты установлен по находкам аммонитов *Karamaites gaurdakensis* Luprov, 1963 и *Mediasiaceras beliakovae* Iljin, 1975.

### ОБСУЖДЕНИЕ

В результате изучения коллекции уточнены сведения о таксономическом составе устриц в апте–сеномане юго-западных отрогов Гиссарского хребта и об их стратиграфическом распространении (рис. 2).

Из апта определены *Pseudogyra pennata* Mirkamalov, 1971, *Ceratostreon trigonalis* (Mirkamalov, 1971), *Oscillopha eos* (Coquand, 1869), *Amphidonte mirkamalovi* sp. nov., *Costagyra lupповi* (Mirkamalov, 1963), *Aetostreon* sp. и *Ceratostreon* sp. Также Миркамалов (1966) указывал на присутствие устриц *Aetostreon* ex gr. *caucasicum* (Mordvilko, 1960) [в настоящее время это видовое название признано синонимом вида *Aetostreon mordvilkoae* (Muzapharova, 1953)] (Атлас..., 2004).

Из альба определены *Pseudogyra pennata*, *Ceratostreon trigonalis*, *Costagyra lupповi*, *Oscillopha eos* и *Amphidonte zachanensis* Mirkamalov, 1966. Кроме того, Миркамалов (1966) описал из альба вид *Costagyra sanensis* (Mirkamalov, 1966).

Из сеномана определены *Oscillopha dichotoma* (Bayle, 1849), *Amphidonte* sp., *Costagyra lupповi*, *Rhynchostreon* sp.

Ниже представлены результаты ревизии представителей рода *Amphidonte* (рис. 2).

## ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ

### НАДСЕМЕЙСТВО OSTROIDEA RAFINESQUE, 1815

#### СЕМЕЙСТВО GYRHAEIDAE VIALOV, 1936

#### ПОДСЕМЕЙСТВО EXOGRYNAE VIALOV, 1936

#### Род *Amphidonte* Fischer de Waldheim, 1829

**Д и а г н о з.** Гладкие или с концентрической скульптурой роста экзогиры с хоматами, развитыми вдоль всего внутреннего периметра смычного края. Для микроструктуры характерно присутствие правильной листоватой структуры “селедочная кость”.

#### *Amphidonte zachanensis* Mirkamalov, 1966

Табл. III, фиг. 6–12; табл. IV, фиг. 1–10 (см. вклейку)

*Amphidonte conica*: Винокурова, 1963, с. 246, табл. VII, фиг. 3–7.

*Amphidonte conica*: Миркамалов, 1966, с. 68, табл. VII, фиг. 6–8, табл. IX, фиг. 8–12, табл. X, фиг. 7–8, табл. XIV, фиг. 11–12.

*Amphidonte arduennensis*: Миркамалов, 1966, с. 70, табл. VIII, фиг. 7–11; 1986, с. 63, табл. XVIII, фиг. 2–3.

*Amphidonte arduennensis* var. *zeravschanica*: Миркамалов, 1966, с. 71, табл. VIII, фиг. 12–17.

*Amphidonte zachanensis*: Миркамалов, 1966, с. 71, табл. VIII, фиг. 1–6; 1986, с. 63, табл. IX, фиг. 1–2, табл. XVIII, фиг. 8.

*Amphidonte chaliotidea*: Миркамалов, 1986, с. 62, табл. VI, фиг. 5, 8, табл. XVIII, фиг. 7.

**Г о л о т и п** — Ин-т геологии и разведки нефтяных и газовых месторождений (ИГИРНИГМ), № 19; Узбекистан, юго-западные отроги Гиссарского хребта, пос. Дербент; средний альб (Миркамалов, 1966, табл. VIII, фиг. 3).

**О п и с а н и е.** Раковина от маленьких до средних размеров (высота раковины от 10 до 54 мм, длина от 11 до 50 мм), вытянутая в высоту, тре-

угольно-овальной формы, неравносторонняя, неравностворчатая.

Левая створка сильно выпуклая (коэффициент выпуклости Вып/Д от 0.4 до 0.86; среднее значение — 0.65), от треугольно-овального до овального и уховидного очертания. Передненижний край округлый, задний прямой, иногда вогнутый или слегка выпуклый. Макушка массивная, прижата к заднему краю створки, не выступает за плоскость смыкания створок. Площадка прирастания от небольшого до среднего размера, расположена вблизи макушки. От макушки к нижнему краю протягивается киль. Киль становится четким по мере роста раковины: у маленьких раковин он округлый, у крупных становится острым, иногда бугорчатым за счет сильно выраженных чешуй нарастания. Скульптура раковины представлена концентрическими линиями нарастания, с возрастом переходящими в грубые чешуи роста, которые образуют на киле бугорки, более обозначенные у крупных раковин. Примакушечная полость хорошо развита. Под замочной площадкой у заднего края имеется небольшая парадонтальная выемка. Отпечаток мускула-замыкателя треугольно-овальной формы, расположен вблизи заднего края и слегка смещен к нижнему краю. Смычный край узкий. По периметру смычного края имеются хорошо проявленные прямые хоматы. Отпечаток мускула Квенштедта на изученном материале не наблюдался.

Правая створка слабовыпуклая, уховидного очертания. Передненижний край округлый, задний край прямой или слегка выпуклый. Передний край створки утолщен за счет плотно прижатых друг к другу слоев нарастания раковины. К переднему краю створки зачастую приурочены реликтовые хоматы. Скульптура створки представлена концентрическими линиями роста. Между замочной площадкой и внутренней частью створки имеется перегиб. Смычный край узкий, сзади он расширяется и образует небольшую платформу, покрытую пустулообразными хоматами. Вдоль внутреннего периметра смычного края имеются хорошо выраженные прямые хоматы. На задневерхнем крае под замочной площадкой имеется зубовидный выступ, соответствующий парадонтальной выемке на левой створке. Зубовидный выступ покрыт хоматами. Отпечаток мускула-замыкателя небольшого размера, треугольно-округлой формы, расположен вблизи заднего края и слегка смещен к нижнему краю створки.

#### Размеры в мм и отношения:

| № экз.  | В  | Д  | Вып | В/Д  | Вып/Д |
|---------|----|----|-----|------|-------|
| 2105/42 | 26 | 19 | 12  | 1.39 | 0.65  |
| 2105/51 | 45 | 34 | 28  | 1.32 | 0.81  |

| № экз.   | В  | Д  | Вып | В/Д  | Вып/Д |
|----------|----|----|-----|------|-------|
| 2105/60  | 21 | 19 | 13  | 1.11 | 0.68  |
| 2105/78  | 27 | 21 | 13  | 1.24 | 0.61  |
| 2105/114 | 21 | 19 | 12  | 1.06 | 0.63  |
| 2105/115 | 21 | 18 | 11  | 1.19 | 0.64  |
| 2105/172 | 25 | 21 | 12  | 1.16 | 0.57  |
| 2105/179 | 50 | 42 | 18  | 1.17 | 0.44  |
| 2105/186 | 46 | 34 | 24  | 1.38 | 0.71  |
| 2105/190 | 30 | 25 | 17  | 1.18 | 0.65  |
| 2105/198 | 27 | 22 | 15  | 1.27 | 0.69  |
| 2105/202 | 36 | 30 | 25  | 1.18 | 0.82  |
| 2105/223 | 24 | 20 | 14  | 1.19 | 0.72  |
| 2105/238 | 47 | 38 | 31  | 1.24 | 0.82  |

**Изменчивость.** Возрастной изменчивости подвержена скульптура роста. У маленьких раковин она представлена тонкими линиями нарастания, в то время как у крупных раковин скульптура роста грубая, представлена чешуями роста. Кроме того, с возрастом изменяется степень выраженности киля: у маленьких раковин он округлый, у крупных становится хорошо выраженным. Степень выпуклости раковин также меняется с возрастом: мелкие раковины относительно более выпуклые по сравнению с крупными.

Внутривидовая изменчивость затрагивает в основном очертания раковин. Очертания мелких раковин изменяются от треугольно-овальных, вытянутых в высоту, до треугольно-овальных, вытянутых в длину. Очертания крупных раковин более однообразны, все они вытянуты в высоту.

**Сравнение.** *A. zachanensis* наиболее близок к широко распространенному в сеномане Европы (за исключением Средиземноморья) виду *A. halitideum* (Sowerby, 1813) (Sowerby, 1813, с. 67, табл. 25, фиг. 1–5; Собецкий, 1977, с. 160–161, табл. 15, фиг. 1–3). *A. zachanensis* отличается от этого вида более широкой раковиной, сильно развитым, зачастую бугорчатым килем, меньшим размером площадки прирастания, менее выраженной задней платформой и грубой концентрической скульптурой роста.

От *A. humboldtii* Fischer de Waldheim, 1829 (Fischer de Waldheim, 1829, с. 177, фиг. 1; Собецкий, 1977, с. 159–160, табл. 14, фиг. 15), распространенного в сеномане Русской платформы, отличается развитым килем и грубой концентрической скульптурой роста.

По наличию хорошо обозначенного киля описываемый вид похож на *A. malchusi* Cooper, 1997 (Cooper, 1997, с. 10–14, рис. 10–12) из верхов альба (зона *Stoliczkaia dispar*) Юго-Восточной Африки, от которого отличается менее завернутой макушкой, грубой концентрической скульптурой роста, наличием выраженной площадки прирастания, отсутствием радиальной борозды (скульку-

са) и теребратулоидной складки на нижнем крае раковины.

От *A. mirkamalovi* sp. nov. отличается менее завернутой макушкой, треугольно-овальной формой отпечатка мускула-замыкателя и более выраженным килем. От *A. conica* описываемый вид отличается более обозначенным килем, треугольно-овальной формой отпечатка мускула-замыкателя и характером скульптуры роста. У *A. conica* скульптура представлена концентрическими линиями нарастания, а для *A. zachanensis* характерны более проявленные грубые чешуи нарастания.

**З а м е ч а н и я.** Экземпляры *A. zachanensis* с хорошо развитым килем напоминают представителей рода *Aetostreon* Bayle, 1878. От них описываемый вид отличается наличием хомат по всему периметру смычного края, субтреугольным отпечатком мускула-замыкателя, смещенным к заднему краю, гораздо более закрученными правыми створками, а также выраженным выступом переднего края правой створки, образованным наплаивающимися друг на друга слоями раковины.

**Распространение.** Альб юго-западных отрогов Гиссарского хребта.

**М а т е р и а л.** 131 раковина из каламазарской свиты (Кампрекское ущелье – 38 экз., колодец Бегляр – 34 экз., Гаурдак – 36 экз., колодец Огулбек – 23 экз.); 39 раковин из лучакской свиты (Кундалянктау – 24 экз., Бегляр – 4 экз., Гаурдак – 11 экз.); две раковины из верхов лучакской свиты (Кампрекское ущелье).

*Amphidonte mirkamalovi* Metelkin et Kosenko, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1–5

**Н а з в а н и е** вида – в память палеонтолога Х.Х. Миркамалова, специалиста по стратиграфии мела и меловым двустворчатым моллюскам Средней Азии.

**Г о л о т и п** – ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/11; Узбекистан, юго-западные отроги Гиссарского хребта, Кампрекское ущелье; верхний апт, чаршангинская свита. ZooBank LSID: urn:lsid:zoobank.org:act:D39AA260-D1FF-4206-96DB-4EFEEB16AB48.

**О п и с а н и е.** Раковина маленького размера (от 16 до 32 мм в высоту, средняя высота – 24 мм), вытянутая в высоту (коэффициент вытянутости в высоту В/Д варьирует от 1.02 до 1.21; среднее значение – 1.13), уховидно-овального очертания, очень толстостенная, неравностворчатая, неравносторонняя.

Левая створка сильновыпуклая (коэффициент выпуклости от 0.46 до 0.72; среднее значение – 0.59), треугольно-овального очертания. Передне-нижний край округлый, задний прямой или слабоогнутый. Макушка очень массивная, закрученная в геликоидальную спираль, прижата к зад-

нему краю. Площадка прирастания отсутствует. От макушки к задненижнему краю протягивается округлый киль, развитый одинаково на всех стадиях онтогенеза. Скульптура раковины представлена концентрическими линиями роста. Примакушечная полость хорошо выражена. Отпечаток мускула-замыкателя небольшого размера, округлой формы. Он расположен ближе к заднему краю и равноудален от верхнего и нижнего краев. Смычной край узкий, немного расширяется на заднем крае створки. Имеется небольшая парадонтальная выемка. По периметру смычного края расположены прямые хоматы. На заднем крае в месте расширения створки они становятся червеобразными. Отпечаток мускула Квенштедта на изученном материале не наблюдался.

Правая створка слабовыпуклая, имеет уховидную форму. Передний край створки утолщен за счет плотно прижатых друг к другу слоев нарастания раковины. К переднему краю створки зачастую приурочены реликтовые хоматы. Скульптура правой створки представлена концентрическими линиями роста. Смычной край узкий, у заднего края образует расширение. Прямые хоматы расположены по внутреннему периметру смычного края. На задневерхнем крае имеется зубовидный выступ, соответствующий парадонтальной выемке на левой створке. На поверхности зубовидного выступа имеются хоматы. Отпечаток мускула-замыкателя небольшого размера, имеет трапециевидно-округлую форму, равноудален от верхнего и нижнего края.

Размеры в мм и отношения:

| № экз.           | В  | Д  | Вып | В/Д  | Вып/Д |
|------------------|----|----|-----|------|-------|
| 2105/1 (Голотип) | 32 | 28 | 16  | 1.15 | 0.58  |
| 2105/2           | 19 | 18 | 9   | 1.09 | 0.53  |
| 2105/4           | 26 | 24 | 13  | 1.09 | 0.53  |
| 2105/5           | 28 | 25 | 17  | 1.14 | 0.70  |
| 2105/13          | 26 | 25 | 11  | 1.02 | 0.46  |
| 2105/14          | 23 | 20 | 12  | 1.16 | 0.61  |
| 2105/19          | 21 | 18 | 11  | 1.15 | 0.63  |
| 2105/21          | 24 | 20 | 13  | 1.16 | 0.63  |
| 2105/23          | 23 | 19 | 9   | 1.21 | 0.48  |
| 2105/28          | 18 | 16 | 11  | 1.14 | 0.67  |
| 2105/29          | 19 | 17 | 12  | 1.16 | 0.72  |

**С р а в н е н и е.** Описываемый вид отличается от *A. zachanensis* толстостенностью раковины, массивной, завернутой в геликоидальную спираль макушкой, сглаженным округлым килем и более тонкой концентрической скульптурой роста.

От широко распространенного в верхах нижнего мела – сеномане Северного полушария вида *A. conica* (Sowerby) (Sowerby, 1813, с. 69, табл. 26, фиг. 3) описываемый вид отличается более мас-

сивной макушкой, закрученной в геликоидальную спираль, вытянутыми в высоту очертаниями раковины и более сглаженным килем.

**З а м е ч а н и я.** Сильно закрученная геликоидальная макушка левой створки делает описываемый вид похожим на виды рода *Hyomatogyra* Stenzel, 1971 (Stenzel, 1971, с. N1119; Malchus, 1990, с. 119; Aqgrabawi, 1993, с. 69), но отличается от них хоматами, развитыми вдоль всего периметра смычного края, и присутствием простой листоватой структуры “селечная кость” (herringbone regular foliated microstructure) в микроструктуре раковины.

**М а т е р и а л.** 34 левые створки и четыре правые створки хорошей сохранности из типового местонахождения.

\* \* \*

Авторы благодарны Т.Н. Богдановой за переданную для изучения коллекцию устриц, а также за полезные советы, помощь в подборе литературы и замечания при работе над гиссарской коллекцией.

Работа выполнена при поддержке Китайской академии геологических наук (проект DD20190009), Национального фонда естественных наук Китая (проект 41730317) и проекта ФНИ № 0331-2019-0004 “Палеонтология, стратиграфия, биогеография бореальных и смежных с ними палеобассейнов и комплексное обоснование усовершенствования региональных стратиграфических схем мезозоя и кайнозоя Сибири”. Работа является вкладом в проект UNESCO-IUGS 679.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас важнейших групп фауны мезозойско-кайнозойских отложений Северного Кавказа и Предкавказья. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2004. 126 с.

*Винокурова Е.Г.* Меловые двустворчатые и головоногие моллюски из юго-западных отрогов Гиссарского хребта // Стратиграфия и палеонтология Узбекистана и сопредельных районов. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1963. С. 233–262.

*Косенко И.Н., Метелкин Е.К.* Раннемеловые устрицы Мангышлака: таксономический состав, стратиграфическое и палеобиогеографическое распространение // Палеонтол. журн. 2020. № 3. С. 20–31.

*Миркамалов Х.Х.* Устрицы альбских отложений юго-западных отрогов Гиссарского хребта // Бюлл. МОИП, отд. геол. 1965. Т. 40. № 6. С. 97–107.

*Миркамалов Х.Х.* Экзогиры, их систематика и значение для стратиграфии меловых отложений юго-западных отрогов Гиссарского хребта. Ташкент: ФАН УзССР, 1966. 133 с.

*Миркамалов Х.Х.* Устрицы окузбулакской свиты (баррем) юго-западных отрогов Гиссарского хребта // Бюлл. МОИП, отд. геол. 1971а. Т. 46. № 1. С. 114–123.

- Миркамалов Х.Х.* Новые виды семейства устричных юго-западных отрогов Гиссарского хребта // Палеонтол. журн. 1971б. № 2. С. 36–40.
- Миркамалов Х.Х.* Стратиграфия и фауна меловых отложений юго-западных отрогов Гиссарского хребта. Ташкент: ФАН УзССР, 1986. 104 с.
- Собецкий В.А.* Двустворчатые моллюски позднемеловых платформенных морей юго-запада СССР. М.: Недра, 1977. 256 с.
- Стратиграфический словарь Узбекистана. Ташкент: ГИДРОИНГЕО, 2001. 580 с.
- Agrabawi M.* Oysters (Bivalvia-Pteriomorphia) of the Upper Cretaceous rocks in Jordan. Palaeontology, stratigraphy and comparison with the Upper Cretaceous oysters of Northwest Europe // Mitt. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Hamburg. 1993. Bd 75. P. 1–135.
- Cooper M.R.* Exogyrid oysters (Bivalvia: Gryphaeoidea) from the Cretaceous of southeast Africa. Part 1 // Durban Mus. Novit. 1995. V. 20. P. 1–48.
- Cooper M.R.* Exogyrid oysters (Bivalvia: Gryphaeoidea) from the Cretaceous of southeast Africa. Part 2 // Durban Mus. Novit. 1997. V. 22. P. 1–31.
- Dhondt A.V., Malchus N., Boumaza L. et al.* Cretaceous oysters from North Africa: origin and distribution // Bull. Soc. Géol. Fr. 1999. V. 170. № 1. P. 67–76.
- Fischer de Waldheim G.* Sur les fossils des corps organisés // Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou. 1829. V. 1. № 2. P. 27–32.
- Freneix S.* Disparité microstructurale du test entre Gryphaeostrea et Gyrostrea (huitres du Crétacé–Miocène). Nouvelle classification du genres // Ann. Paléontol. (Invertébr.). 1982. V. 66. № 3. P. 67–134.
- Kosenko I.N.* The origin of the Pycnodontinae and relationship between gryphaeas and true pycnodontes // Acta Palaeontol. Pol. 2018. V. 63. № 4. P. 769–778.
- Malchus N.* Revision der Kreide-Austern (Bivalvia: Pteriomorphia) Ägyptens (Biostratigraphie, Systematik) // Berlin. Geowiss. Abh. Reihe A. 1990. Bd 125. S. 1–231.
- Malchus N.* Palaeobiogeography of Cretaceous oysters (Bivalvia) in the Western Tethys // Mitt. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Hamburg. 1996. Bd 77. P. 165–181.
- Malchus N.* Multiple parallel evolution and phylogenetic significance of shell chambers and chomata in the Ostreoidea (Bivalvia) // Bivalves: An Eon of Evolution. Kansas: Univ. Calgary Press, 1998. P. 393–407.
- Seeling J., Bengston P.* Cenomanian oysters from the Sergipe Basin, Brazil // Cret. Res. 1999. V. 20. № 6. P. 747–765. <https://doi.org/10.1006/cres.1999.0190>
- Sowerby J.* The Mineral Conchology of Great Britain. L.: Meredith, 1813. 234 p.
- Stenzel H.B.* Oysters // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N. Mollusca 6 (Bivalvia). V. 3 / Ed. Moore R.C. Boulder: Geol. Soc. America, Univ. Kansas Press, 1971. P. N953–N1124.
- Toscano A.G., Lazo D.G.* Taxonomic revision and palaeobiogeographic affinities of Berriasian–Valanginian oysters from the Vaca Muerta and Mulivhinco formations, southern Mendoza, Neuquen Basin, Argentina // Cret. Res. 2020. V. 109. 104358. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.104358>

### Объяснение к таблице III

Узбекистан, юго-западные отроги Гиссарского хребта. Все изображения даны в натуральную величину, кроме фиг. 1в и 5в. Фиг. 1–5. *Amphidonte mirkamalovi* sp. nov.: 1 – экз. ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/36, правая створка: 1а – внутренняя поверхность, 1б – внешняя поверхность, 1в – увеличенная фотография; 2 – экз. ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/37, правая створка: 2а – внутренняя поверхность, 2б – внешняя поверхность; 3 – экз. ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/10, правая створка: 3а – внутренняя поверхность, 3б – внешняя поверхность; 4 – экз. ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/14, левая створка: 4а – внешняя поверхность, 4б – внутренняя поверхность; 5 – голотип ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/11, левая створка: 5а – внешняя поверхность, 5б – внутренняя поверхность, 5в – увеличенная фотография, вид на замочную площадку; все – Кампрекское ущелье; верхний апт, чаршангинская свита.

Фиг. 6–12. *Amphidonte zachanensis* Mirkamalov, 1966: 6 – экз. ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/54, левая створка: 6а – внешняя поверхность, 6б – внутренняя поверхность; колодец Бегляр; нижний альб, каламазарская свита; 7 – экз. ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/53, левая и правая створки: 7а – внешняя поверхность левой створки, 7б – внутренняя поверхность левой створки, 7в – внутренняя поверхность правой створки, 7г – внешняя поверхность правой створки; колодец Бегляр; нижний альб, каламазарская свита; 8 – экз. ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/201, правая створка: 8а – внутренняя поверхность, 8б – внешняя поверхность; Кансай, Гаурдак; средний альб, лучакская свита; 9 – экз. ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/110, правая створка: 9а – внутренняя поверхность, 9б – внешняя поверхность; Кансай, Гаурдак; нижний альб, каламазарская свита; 10 – экз. ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/176, правая створка: 10а – внутренняя поверхность, 10б – внешняя поверхность; Кансай, Гаурдак; средний альб, лучакская свита; 11 – экз. ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/51, левая створка: 11а – внешняя поверхность, 11б – внутренняя поверхность; колодец Бегляр; нижний альб, каламазарская свита; 12 – экз. ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/181, правая створка: 12а – внутренняя поверхность, 12б – внешняя поверхность, 12в – вид на передний край створки; Кундалянтау; средний альб, лучакская свита.

### Объяснение к таблице IV

Узбекистан, юго-западные отроги Гиссарского хребта. Все изображения даны в натуральную величину, кроме фиг. 1в и 2в. Фиг. 1–10. *Amphidonte zachanensis* Mirkamalov, 1966: 1 – экз. ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/233, правая створка: 1а – внутренняя поверхность, 1б – внешняя поверхность, 1в – увеличенная фотография, внутренняя поверхность; колодец Огулбек; средний альб, лучакская свита; 2 – экз. ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/111, правая створка: 2а – внутренняя поверхность, 2б – внешняя поверхность, 2в – увеличенная фотография, внутренняя поверхность; Кансай, Гаурдак; нижний альб, каламазарская свита; 3 – экз. ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/154, правая створка: 3а – внутренняя поверхность, 3б – внешняя поверхность; колодец Огулбек; нижний альб, каламазарская свита; 4 – экз. ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/202, левая и правая створки: 4а – внешняя поверхность

левой створки, 4б – внешняя поверхность правой створки; колодец Огулбек; средний альб, лучакская свита; 5 – экз. ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/147, левая створка: 5а – внешняя поверхность, 5б – внутренняя поверхность; колодец Огулбек; нижний альб, каламазарская свита; 6 – экз. ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/41, левая створка: 6а – внешняя поверхность, 6б – внутренняя поверхность; колодец Бегляр; нижний альб, каламазарская свита; 7 – экз. ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/192, правая створка: 7а – внутренняя поверхность, 7б – внешняя поверхность; Кампрекское ущелье; средний альб, лучакская свита; 8 – экз. ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/239, правая и левая створки: 8а – внутренняя поверхность правой створки, 8б – внешняя поверхность правой створки, 8в – внешняя поверхность левой створки, 8г – внутренняя поверхность левой створки; Кампрекское ущелье; верхний альб, лучакская свита; 9 – экз. ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/185, правая створка: 9а – внутренняя поверхность, 9б – внешняя поверхность; Кампрекское ущелье; средний альб, лучакская свита; 10 – экз. ЦКП “Геохрон” (ИНГГ СО РАН), № 2105/180, левая и правая створки: 10а – внешняя поверхность левой створки, 10б – внешняя поверхность правой створки; Кундалянктау; средний альб, лучакская свита.

## **Aptian–Albian Oysters from the Southwestern Spurs of the Gissar Ridge. Part 1. Genus *Amphidonte* Fisher de Waldheim**

**E. K. Metelkin<sup>1, 2</sup>, I. N. Kosenko<sup>1, 2, 3</sup>**

<sup>1</sup>*Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia*

<sup>2</sup>*Novosibirsk state university, Novosibirsk, 630090 Russia*

<sup>3</sup>*Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing, Xuanwu, Jiangsu, 210008 China*

The representatives of the genus *Amphidonte* Fischer de Waldheim, 1829 from the Aptian and Albian of the southwestern spurs of the Gissar Ridge were revised. In the Aptian, the genus is represented by a new species *A. mirkamalovi* sp. nov. described in the article and in the Albian—by the species *A. zachanensis* Mirkamalov, 1966.

**Keywords:** Bivalvia, oysters, Aptian, Albian, Gissar Ridge, new species, *Amphidonte*

УДК 564.53:551.762.22(470.631)

## О ПЕРВЫХ НАХОДКАХ INFRAGARANTIANA (AMMONOIDEA: PERISPINCTIDAE) В ЗОНЕ NIORTENSE ВЕРХНЕГО БАЙОСА (СРЕДНЯЯ ЮРА) СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

© 2021 г. В. В. Митта<sup>a, b, \*</sup>

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

<sup>b</sup>Череповецкий государственный университет, Череповец, Россия

\*e-mail: mitta@paleo.ru

Поступила в редакцию 03.03.2021 г.

После доработки 01.04.2021 г.

Принята к публикации 01.04.2021 г.

Обсуждаются находки *Infragarantiana primitiva* (Wetzel) из верхнего байоса Карачаево-Черкесии. Вид “*Garantiana*” *primitiva* был известен только по голотипу, происходящему из низов зоны Niortense Германии, и является типовым для монотипического рода *Infragarantiana* Westermann. Новый материал с Северного Кавказа позволяет уточнить диагноз и систематическое положение рода *Infragarantiana* [M] (подсем. *Leptosphinctinae* семейства *Perispinctidae*).

**Ключевые слова:** Ammonoidea, средняя юра, верхний байос, зона Niortense, *Infragarantiana*, *Perispinctidae*, *Leptosphinctinae*, Северный Кавказ

DOI: 10.31857/S0031031X2106009X

### ВВЕДЕНИЕ

Без малого сто лет назад из верхнего байоса Германии по голотипу был описан новый вид аммонитов *Garantiana primitiva* Wetzel, 1936. Позже этот вид был предложен в качестве типового для монотипического рода *Infragarantiana* Westermann, 1956. Значение *I. primitiva* определяется тем, что авторами вида и рода он считался древнейшим представителем подсемейства *Garantianinae* (Wetzel, 1954, с. 557), и его родоначальником (Westermann, 1956, с. 268, приложение 2).

При отсутствии новых находок *Infragarantiana* оставалось неясным положение этого таксона в системе среднеюрских аммоноидей, различные авторы относили его к разным семействам — *Perispinctidae*, *Parkinsoniidae*, *Stephanoceratidae* и *Spiroceratidae*; название *Infragarantiana* считалось младшим синонимом установленных ранее родов.

Новые сборы из байоса Северного Кавказа позволяют обосновать самостоятельность рода *Infragarantiana* Westermann, а также уточнить систематическое положение и диагноз этого рода и его типового вида *I. primitiva* (Wetzel).

### МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ И МАТЕРИАЛ

Обсуждаемые в статье аммониты были собраны автором в ходе полевых работ 2020 г. в обнажении по левому берегу р. Кяфар (левый приток

р. Большой Зеленчук) ниже ст. Сторожевая (Зеленчукский р-н Карачаево-Черкесии) (рис. 1, местонахождение 31а).

В этом местонахождении обнажается толща глин (рис. 2) с прослоями преимущественно карбонатных конкреций, относящаяся к верхней подсвете джангурской свиты (Безносков, 1967). Обнажение является частью разреза, вскрывающегося на протяжении около 150 м выше по Кяфару и далее в большом овраге (местонахождение 31), устье которого расположено непосредственно ниже устья р. Бижгон (левый приток р. Кяфар). Из местонахождения 31 недавно был описан вид *Keppleritiana*<sup>1</sup> *rostovtsevi* Mitta, и установлены слои с *rostovtsevi*, отнесенные к средней части зоны Niortense стандартной западноевропейской шкалы (Митта, 2017б).

Новые находки аммонитов происходят из конкреции сидерита неправильной формы, извле-

<sup>1</sup> Здесь я должен признать и исправить свою ошибку с установлением рода *Keppleritiana*. В сборах последних лет совместно с видами-макроконхами, первоначально отнесенными к этому роду (в том числе в их жилых камерах), в разных разрезах были встречены микроконхи *Strenoceras* Hyatt [S. ex gr. *niortense* (d’Orbigny)/*bajocense* (de Blainville)], которые ассоциируются с макроконхами *Orthogarantiana* Bentz. Следовательно, виды “*Keppleritiana*” *rostovtsevi* Mitta и “*K.*” *graebenscheini* Mitta должны относиться к роду *Orthogarantiana*, чьим младшим субъективным синонимом является *Keppleritiana* Mitta.

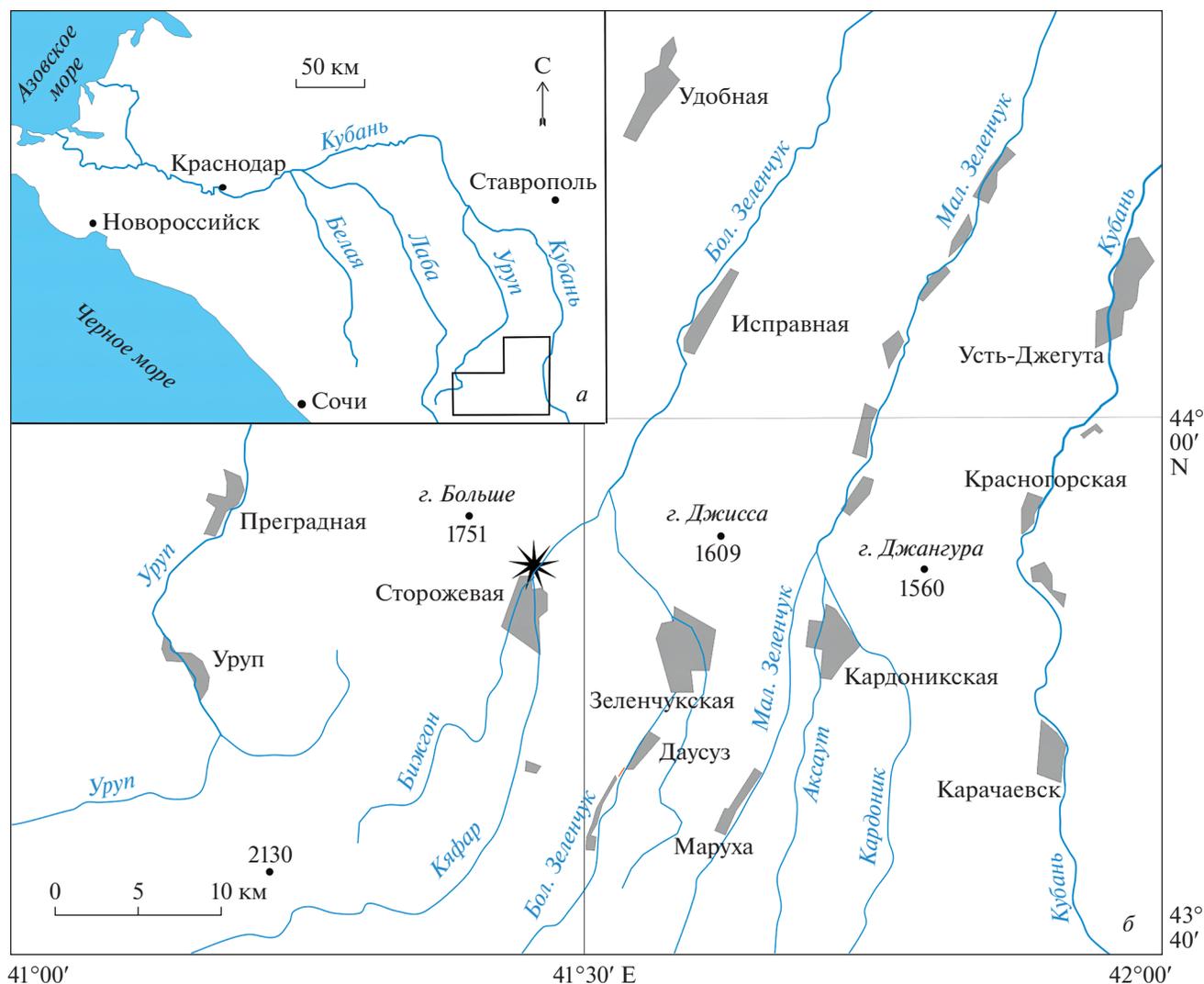


Рис. 1. Расположение местонахождения: а – общая схема, рамкой показан контур детальной карты; б – карта местонахождений №№ 31, 31а (левый берег р. Кяфар ниже устья р. Бижгон).

ченной из глин джангурской свиты и переполненной остатками аммонитов и их челюстей, двустворок и брахиопод. Кроме обсуждаемых ниже *Infragatantiana primitiva* (Wetzel), здесь были найдены раковины *Orpelia subradiata* (Sowerby) – вида, характерного для интервала от зоны *Stephanoceras humphriesianum* нижнего байоса (Gauthier et al., 2002) по нижнюю подзону *Teloceras banksii* зоны *Strenoceras niortense* верхнего байоса включительно (Riout et al., 1997). Кроме того, в этой же конкреции найдены филоцератиды *Adabofoloceras*, *Holcophylloceras*, *Pseudophylloceras*, и литоцератиды *Nannolytoceras*, в большинстве своем представленные фрагментами раковин или ювенильными экземплярами.

Оригиналы хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка (ПИН РАН), колл. № 5546.

## ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Вид *Garantiana primitiva* был описан В. Ветцелем (Wetzel, 1936, с. 540) по единственной неполно сохранившейся раковине с конечным диаметром около 20 мм, найденной в конкреции из “слоев с *Teloceras*” (нижней части зоны *Niortense* верхнего байоса, подзоны *Banksii*, в современном понимании) в карьере в окрестностях г. Билефельд. В связи с тем, что фотографии этого мелкозернового экземпляра (приведенные при первой публикации в натуральную величину), не давали полного представления о виде, его автором позже была приведена схематическая зарисовка голотипа, демонстрирующая ширину пупка и расположение ребер, сохранившихся лишь отчасти (Wetzel, 1954, с. 557, рис. 5; здесь, рис. 3).

Г. Вестерманн (Westermann, 1956) установил род *Infragatantiana* с типовым видом *Garantiana*



Рис. 2. Разрез джангуровской свиты в местонахождении № 31а на левом берегу р. Кяфар; стрелкой показан уровень залегания конкреции с *Infragarantiana primitiva* и др.

*primitiva* Wetzel без описания, с указанием, что к этому же роду относится также *Ammonites saumontii* d'Orbigny. Вестерманн указал в качестве отличия от установленного в этой же работе рода *Infraparkinsonia* с направленными вперед концами ребер прямые и противостоящие друг другу кончики вторичных ребер инфрагарантиан (в обоих случаях скульптура прерывается посередине вентральной стороны). Также было отмечено, что, скорее всего, у раковин обоих новых родов отсутствуют пережимы.

*Infragarantiana* и *Infraparkinsonia* были отнесены формально к подсем. *Leptosphinctinae* сем. *Perisphinctidae*, хотя далее по тексту указывается (Westermann, 1956, с. 269), что от *Infragarantiana* произошли *Garantiana*, *Orthogarantiana*, *Pseudogarantiana*, *Strenoceras* и др., т.е., представители подсемейства *Garantianinae* сем. *Stephanoceratidae* в современном понимании (впрочем, отнесенные Вестерманном к подсем. *Parkinsoniinae* одноименного семейства). Там же указывается, что род *Parkinsonia* происходит от рода *Infraparkinsonia*. В следующей работе (Westermann, 1958, с. 454) этот исследователь подтверждает уже высказанное мнение о происхождении *Garantiana* “and probably also *Strenoceras*” от *Infragarantiana*.

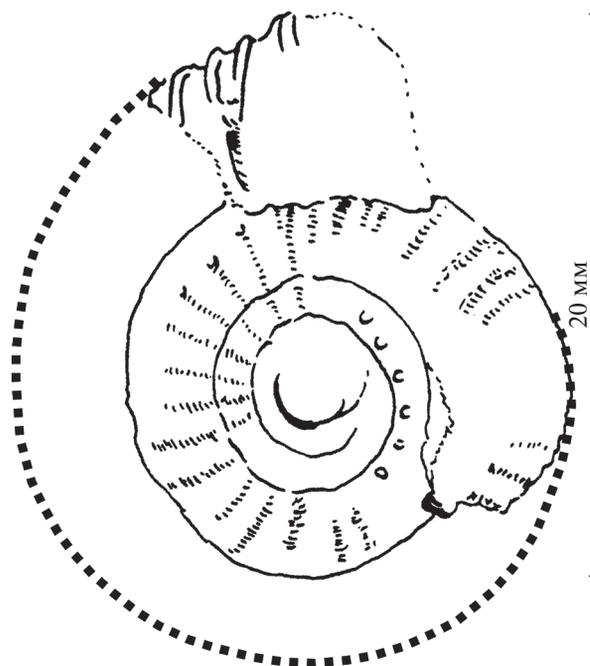
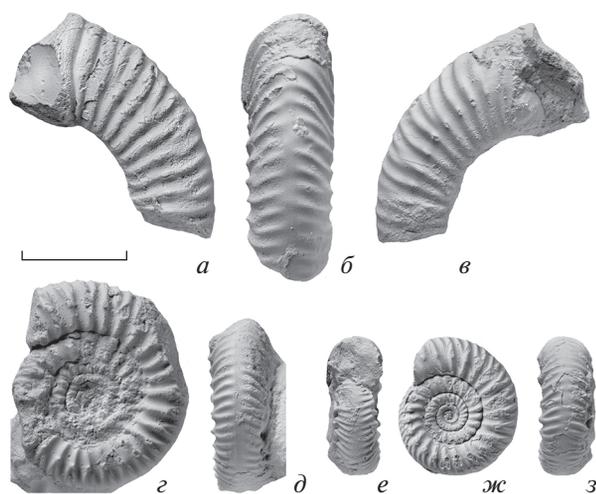


Рис. 3. Репродукция схематической зарисовки голо- типа *Infragarantiana primitiva* (Wetzel, 1954, рис. 5), с изменениями и дополнениями.



**Рис. 4.** *Infragarantiana primitiva* (Wetzel) [M]: *a–в* – экз. ПИН, № 5546/313, передняя часть жилой камеры с сохранившимся с одной стороны (*a*) устьем; *г, д* – экз. ПИН, № 5546/314, фрагмонта: *г* – сбоку, *д* – с вентральной стороны; *е–з* – экз. ПИН, № 5546/315, фрагмонта: *е* – с устья, *ж* – сбоку, *з* – с вентральной стороны; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, лев. берег р. Кяфар ниже устья р. Бижгон, местонахождение № 31а; джангурская свита; низы зоны *Strenoceras niortense*; сб. автора, 2020 г. Масштабная линейка – 1 см.

Г. Дитль (Dietl, 1980a), а вслед за ним другие исследователи (Schlegelmilch, 1985; Metz, 1992) сочли название *Infragarantiana* младшим субъективным синонимом *Saumontisphinctes*; этот род (в объеме понимаемых как подроды *Saumontisphinctes* Buckman [M] и *Infraparkinsonia* Westermann [m]) признан родоначальником *Parkinsoniidae* (Dietl, 1980a; Безносков, Кутузова, 1982). В недавней сводке по перисфинктоидеям Р. Эне и М. Ховарт (Énay, Howarth, 2019) согласились с этим мнением, хотя отнесли *Saumontisphinctes* к подсем. *Leptosphinctinae* сем. *Perisphinctidae*. Подсемейства *Parkinsoniinae* и *Pseudocosmoceratinae*, по нашему мнению, составляющие семейство *Parkinsoniidae* (Митта, 2004, 2009, 2017в; Митта, Бакариюкина, 2020), указанными авторами также отнесены к сем. *Perisphinctidae*.

Н.В. Безносков (Безносков, Митта, 1993) считал название *Infragarantiana* младшим субъективным синонимом *Pseudogarantiana* Bentz, понимавшегося им как нормоморфный микроконх гетероморфных *Spiroceratidae* (Безносков, Кутузова, 1990).

Обобщая изложенное, можно констатировать, что положение рода *Infragarantiana* в системе аммоноидей остается дискуссионным, поскольку предыдущие исследователи понимали его по-разному: как *Garantiana* (сем. *Stephanoceratidae*), *Parkinsoniinae* (сем. *Parkinsoniidae*), *Leptosphinctinae* (сем. *Perisphinctidae*) и *Spiroceratinae* (сем. *Spiroceratidae*).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Наиболее существенные видовые признаки, отмеченные Ветцелем (Wetzel, 1936) при первом описании “*Garantiana*” *primitiva*, можно подытожить следующим образом:

- плохо сохранившийся экземпляр карликового (конечный диаметр 20 мм) вида, с уцелевшей начальной частью жилой камеры и сближенными двумя последними перегородками (что свидетельствует о достижении взрослой стадии);

- сечение оборота почти округлое, его ширина больше высоты;

- первичные ребра рельефные субрадиальные, раздваивающиеся на боковой стороне с образованием бугорков в точке ветвления;

- вторичные ребра на наружной стороне прерываются, их концы расположены почти напротив друг друга.

Позднее автор вида посчитал необходимым подчеркнуть, что голотип при  $D = 20$  мм, исходя из степени эволютивности, является вполне взрослой раковиной, исключив возможность ее дальнейшего роста; и указал на отсутствие бугорков на наружной стороне (Wetzel, 1954).

Сравнение северокавказских экземпляров (рис. 4) с фотографиями и зарисовкой голотипа вида Ветцеля показывает их большое сходство. Очевидно, что при определении конечного диаметра голотипа Ветцелем не была учтена высота недостающей средней части последнего оборота (мною на рис. 3 пунктиром дорисован его контур). Кроме того, у голотипа не сохранилась устьевая часть раковины с одиночными ребрами; в итоге его реальный диаметр должен был составлять ~30 мм, что вполне соответствует конечным размерам наших раковин. По форме раковины и скульптуре, насколько можно судить по имеющимся данным, наши экземпляры не отличаются от голотипа *I. primitiva*.

Наши находки передней части жилой камеры (пусть фрагментарные) *I. primitiva*, со всей определенностью демонстрирующие простой (без ушек) устьевой край, позволяют отнести *Infragarantiana* к несомненным макроконхам. Это сразу сужает круг возможных ближайших родственников *Infragarantiana*.

*Pseudogarantiana* являются микроконхами (составляя диморфную пару с макроконхами *Garantiana*) и появляются впервые только в зоне *Garantiana garantiana* (Gauthier et al., 1996; Dietze et al., 2002). Кроме того, благодаря находкам микроконхов *Spiroceras* с ушками (Митта, 2017а), окончательно установлен диморфизм внутри этого рода спиросератин. У диморфной пары *Orthogarantiana* [M] и *Strenoceras* [m] при  $D$  15–20 мм обороты гораздо более вздутые, пупок заметно уже, скульптура грубая, вентральная борозда рез-

ко прочерчена, кончики вторичных ветвей гребневидно приподняты (Митта, 2020, рис. 3). Соответственно, близкое родство инфрагарантиан с Garantianinae маловероятно, а со Spiroceratinae исключено.

Сложнее вопрос о принадлежности Infragarantiana к Parkinsoniinae или Leptosphinctinae. Эти первые настоящие Perisphinctoidea, представленные диморфными парами соответственно Caumontisphinctes [M]/Infraparkinsonia [m] и Leptosphinctes [M]/Kubanoceras [m], отделились от Stephanoceratoidea практически одновременно, в верхней подзоне Teloceras blagdeni зоны Humphriesianum (верхи нижнего байоса) (Pavia, 1973; Dietl, 1980a; Galácz, 2012; Pavia, Zunino, 2012). Указанные аммониты, по крайней мере, древнейшие виды, имели сходную форму раковины и скульптуру (выше отмечалось, что некоторые исследователи по настоящее время относят их к одному семейству Perisphinctidae). Основные различия заключаются в очертаниях вторичных ребер, особенно на вентральной стороне.

У паркинсониин Caumontisphinctes [M]/Infraparkinsonia [m] вторичные ребра, разделенные на вентральной стороне срединной бороздой, подходят к ней поочередно с каждой стороны и под углом (ветви наклонены вперед). Впрочем, эти признаки не всегда выдерживаются в онтогенезе отдельных раковин и видов. У лептосфинктин Leptosphinctes [M]/Kubanoceras [m] кончики ветвей, прерывающихся на вентральной стороне с образованием гладкой срединной полосы, подходят к ней прямо, и расположены супротивно.

В скульптуре первых лептосфинктин есть одна особенность, которая не характерна для древнейших паркинсониин. Боковые бугорки, развитые в той или иной мере у обоих таксонов, наблюдаются обычно в точке ветвления ребер. Но у некоторых Leptosphinctes точка ветвления может располагаться ближе к вентролатеральной области, а бугорки выражены еще на первичном ребре (Dietl, 1980b, рис. 7; Митта, 2021, табл. III, фиг. 5). При этом бугорки наблюдаются, в том числе, и на простых (одиночных) ребрах. Последний признак характерен также для предполагаемого потомка Leptosphinctes, рода Vermisphinctes Buckman (Mitta, 2019, табл. 17, фиг. 3).

Сглаживание ребер на середине вентральной стороны с преимущественно противостоящими друг другу кончиками ветвей, и наличие одиночных ребер с боковыми бугорками свидетельствуют в пользу отнесения Infragarantiana к подсем. Leptosphinctinae сем. Perisphinctidae. Таким образом, формально подтверждается правильность действий автора рода относительно его положения в системе перисфинктоидей (Westermann, 1956). В то же время, род Infragarantiana вряд ли имеет от-

ношение к гарантианинам, как полагали Ветцель и Вестерманн.

Ассоциация аммонитов, найденных на Кавказе в одной конкреции с *I. primitiva*, указывает на интервал верхи нижнего – низы верхнего байоса. При отсутствии более точных данных я принимаю стратиграфическое положение вида *primitiva*, предложенное Ветцелем (Wetzel, 1936) – низы зоны Niortense (подзона Banksii) верхнего байоса. Если это верно, то представители Infragarantiana не могли быть родоначальниками Leptosphinctinae (или даже Parkinsoniinae), появившихся еще в верхах нижнего байоса. Скорее всего, этот род оказался тупиковой итерацией, тем не менее, распространившей свой ареал на обширные акватории Западной Тетис. Ниже приводится уточненное описание этого рода и его типового вида.

## ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ НАД СЕМЕЙСТВО PERISPINCTOIDEA STEINMANN, 1890

СЕМЕЙСТВО PERISPINCTIDAE STEINMANN, 1890  
ПОДСЕМЕЙСТВО LEPTOSPINCTINAE ARKELL, 1950

### Род Infragarantiana Westermann, 1956 [M]

Infragarantiana: Westermann, 1956, с. 268.

Caumontisphinctes (part.): Dietl, 1980a, с. 7; Schlegelmilch, 1985, с. 84; Metz, 1992, с. 54; Énay, Howarth, 2019, с. 5.

Pseudogarantiana (part.): Безносков, Митта, 1993, с. 224.

Типовой вид – *Garantiana primitiva* Wetzel.

Д и а г н о з. Карликовые, до 30 мм в диаметре, раковины, на взрослой стадии с оборотами средней толщины, округлого и (в конце жилой камеры) овального сечения. Пупок очень широкий, мелкий; пупковая стенка крутая, перегиб закругленный. Длина жилой камеры неизвестна, устьевого края простой. Скульптура представлена преимущественно двураздельными и редкими одиночными ребрами, с развитыми на середине боков небольшими бугорками. На вентральной стороне фрагмоконов ребра прерываются, образуя гладкую срединную полосу; к концу жилой камеры ветви ребер соединяются вновь.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид из Северной Германии (Северный Рейн–Вестфалия) и Южной России (Карачаево–Черкесия, бассейн р. Большой Зеленчук); верхний байос, зона *Strepoceras niortense*, подзона *Teloceras banksii*.

С р а в н е н и е. По форме раковины и скульптуре (особенно боковыми бугорками, развитыми и на одиночных ребрах, а также сглаживанием ребер на середине вентральной стороны) описываемый род очень сходен с *Leptosphinctes*. Отличия выражаются в конечных размерах – взрослые раковины даже микроконхов *L. (Kubanoceras)* достигают диаметра 40–50 мм (Митта, 2021).

З а м е ч а н и я. Как указывалось выше, автор рода включал в его состав также “Ammonites” cau-

montii d'Orbigny, 1846. В настоящее время этот вид включают в род *Parastrenoceras* (*Ochoterena*, 1963; Sturani, 1971; Rioult, 1994; Énay, Howarth, 2019).

**Infragrantiana primitiva (Wetzel, 1936)**

*Garantiana primitiva*: Wetzel, 1936, с. 540, рис. 9, табл. XXI, фиг. 6, 7; 1954, с. 557, рис. 5.

**Г о л о т и п** (по монотипии) — экз., изображенный Ветцелем (Wetzel, 1936, рис. 9, табл. XXI, фиг. 6, 7; 1954, рис. 5), место хранения неизвестно; Германия, Северный Рейн—Вестфалия, Билефельд; верхний байос, базальная часть зоны *Strenoceras niortense* (“*Teloceras-Schichten*”).

**О п и с а н и е** (рис. 3, 4). Раковины взрослых экземпляров достигают диаметра 30 мм. До  $D = 10$  мм обороты вздутые, поперечно-овального сечения. Более поздние обороты средней толщины, округлого сечения; ширина оборота немного превосходит его высоту. В приустьевой части жилой камеры взрослых раковин сечение овальное, при этом высота оборота больше ширины. Неглубокий, широкий при  $D = 5-7$  мм пупок с возрастом расширяется до очень широкого; пупковая стенка крутая, перегиб округлый. Длина жилой камеры неизвестна; устье простое с небольшим раструбом.

При  $D$  до 7 мм выражены только простые первичные ребра, заканчивающиеся на вентролатеральном перегибе бугорками. Далее на вентральной стороне появляются вторичные ветви, сначала слабо заметные, пересекающие ее без перерыва со слабым изгибом вперед. При  $D$  более 10 мм бугорки в точке ветвления первичных ребер перемещаются на середину боковых сторон; вторичные ребра становятся заметнее, и при  $D$  более 12 мм начинают ослабевать на середине вентральной стороны.

На более поздних оборотах фрагмента наблюдаются рельефные субрадиальные первичные ребра, раздваивающиеся на середине боковых сторон, с небольшими бугорками в точке ветвления. Изредка встречаются одиночные ребра, также с бугорком на середине боковой стороны. Вторичные ребра слегка наклонены вперед (обычно это передние ветви); на середине вентральной стороны прерываются, образуя гладкую срединную полосу. Кончики ветвей обычно расположены супротивно, но иногда подходят к середине вентральной стороны поочередно. В конце жилой камеры двураздельные и одиночные ребра чередуются, в предустьевой части последние три—четыре ребра одиночные, им предшествуют вставное и далее снова одиночное; бугорки на середине боков ослабевают, но развиты по-прежнему и на простых ребрах. Близ устьевого края ветви ребер на вентральной стороне воссоединяются вновь.

**Размеры в мм и отношения:**

| Экземпляр № | Д    | В   | Ш   | Ду  | В/Д  | Ш/Д  | Ду/Д |
|-------------|------|-----|-----|-----|------|------|------|
| 5546/313    | —    | 9.2 | 7.6 | —   | —    | —    | —    |
| 5546/314    | 20.1 | 5.6 | 6.3 | 11  | 0.28 | 0.31 | 0.55 |
|             | 16.1 | 4.1 | 5.1 | 9.1 | 0.25 | 0.32 | 0.56 |
| 5546/315    | 12.9 | 3.6 | 4.9 | 6.6 | 0.28 | 0.38 | 0.51 |
|             | 10.5 | 2.3 | 4.2 | 5   | 0.22 | 0.4  | 0.48 |
| 5546/316    | 7    | 2   | 3.2 | 3   | 0.29 | 0.46 | 0.43 |

**И з м е н ч и в о с т ь.** Насколько можно судить по имеющемуся материалу, вид имеет довольно стабильные морфологические признаки раковины. Так, оставшийся не изображенным фрагмент передней части жилой камеры с уцелевшим устьевым краем полностью идентичен по форме сечения и скульптуре аналогичному более полно сохранившемуся фрагменту на рис. 4, а—в.

**М а т е р и а л.** Семь экз. различной сохранности, происходящие из одной конкреции; Карачаево-Черкесия, местонахождение 31а; джангурская свита, верхний байос, низы зоны *Strenoceras niortense*.

Фотографии выполнены С.В. Багировым (ПИН РАН). С. Фернандес-Лопес (S. Fernández-López, Мадрид, Испания), Дж. Павиа (G. Pavia, Асти, Италия) и Ф. Дитце (V. Dietze, Нёрдлинген, Германия) оказали помощь с публикациями по теме. Автор искренне благодарен всем, кто способствовал подготовке этой работы.

**СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**

- Безносков Н.В.* Байосские и батские отложения Северного Кавказа. М.: Недра, 1967. 179 с. (Тр. ВНИИГаз. Вып. 28/36).
- Безносков Н.В., Кутузова В.В.* Систематика паркинсонид (Ammonitida) // Палеонтол. журн. 1982. № 3. С. 41—52.
- Безносков Н.В., Кутузова В.В.* Систематика среднеюрских гетероморфных аммонитов // Палеонтол. журн. 1990. № 4. С. 23—30.
- Безносков Н.В., Митта В.В.* Позднебайосские и батские аммонитиды Северного Кавказа и Средней Азии. М.: Недра, 1993. 347 с.
- Митта В.В.* *Sokurella galaczi* gen. et sp. nov. и другие среднеюрские Parkinoniidae (Ammonoidea) Нижнего Поволжья // Палеонтол. журн. 2004. № 3. С. 30—35.
- Митта В.В.* Верхний байос и нижний бат бассейна Печоры и борельно-тетическая корреляция // Стратигр. Геол. корреляция. 2009. Т. 17. № 1. С. 77—87.
- Митта В.В.* Род *Spiroceras* (Spiroceraidae, Ammonoidea) в верхнем байосе Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2017а. № 2. С. 26—34.
- Митта В.В.* Род *Kepleritiana* gen. nov. (Stephanoceraidae, Ammonoidea) из верхнего байоса Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2017б. № 3. С. 26—35.
- Митта В.В.* О некоторых Rarecostites (Parkinoniidae, Ammonoidea) зоны Parkinoni верхнего байоса Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2017в. № 5. С. 13—26.

- Mumma V.B.* О диморфной паре *Strenoceras acre* / *Orthogarantiana 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., Бакарюкина Ю.А.* Новые данные о байосбатских Parkinsoniidae (Ammonoidea, Perisphinctoidea) // Палеонтол. журн. 2020. № 3. С. 32–42.
- Dietl G.* Die Ammoniten-Gattung *Caumontisphinctes* aus dem südwestdeutschen Subfurcaten-Oolith (Bajocium, Mittl. Jura) // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B. 1980a. № 51. 43 s.
- Dietl G.* Die Ammoniten-Gattung *Leptosphinctes* aus dem südwestdeutschen Subfurcaten-Oolith (Bajocium, Mittl. Jura) // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B. 1980b. № 66. S. 1–49.
- Dietze V., Schweigert G., Callomon J.H., Gauthier H.* Garantiana- und frühe Parkinsoni-Zone (Ober-Bajocium, Mittlerer Jura) am Ipf (östliche Schwäbische Alb, SW-Deutschland) mit Bemerkungen zur Phylogenie der Ammonitengattung *Garantiana* Mascke, 1907 // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B. 2002. № 315. S. 1–89.
- Énay R., Howarth M.K.* Systematic descriptions of the Perisphinctoidea // Treatise Online Nr. 120. Pt L, revised. V. 3B. Chapt. 7. Paleontol. Inst. Univ. Kansas, 2019. 184 p.
- Galász A.* Early perisphinctid ammonites from the early/late Bajocian boundary interval (Middle Jurassic) from Lókút, Hungary // Geobios. 2012. T. 45. P. 285–295.
- Gauthier H., Rioult M., Trévisan M.* Répartition biostratigraphique des ammonites dans l'Oolithe ferrugineuse de Bayeux (Bajocien) à Feugerolles-sur-Orne (Calvados). Éléments nouveaux pour une révision des Garantianinae // Géol. France. 1996. № 2. P. 27–51.
- Gauthier H., Branger P., Boursicot P.-Y. et al.* La faune d'*Orthogarantiana* Bentz (Garantianinae, Stephanoceratidae, Ammonitina) de la sous-zone à *Polygyralis* (zone à Niortense, Bajocien supérieur) nouvellement découverte au nord de Niort (Deux-Sèvres, France). Une preuve du dimorphisme *Orthogarantiana* / *Strenoceras* // Géol. France. 2002. № 1. P. 81–86.
- Metz M.* Die Faunenhorizonte der "Subfurcaten-Schichten" (Bajocium, Niortense-Zone) in Nordwestdeutschland // Os-nabrücker naturwiss. Mitt. 1992. Bd 18. S. 25–65.
- 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.
- Ochoterena H.* Ammonites del Jurásico Medio y del Calloviano de México: I. *Parastrenoceras* gen. nov. // Paleontol. Mexicana. 1963. V. 16. P. 1–26.
- Pavia G.* Ammoniti del Baiociano superiore di Digne (Francia SE, Dip. Basses-Alpes) // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 1973 (1971). V. 10. № 2. P. 75–142.
- Pavia G., Zunino M.* Ammonite assemblages and biostratigraphy at the Lower to Upper Bajocian boundary in the Digne area (SE France). Implications for the definition of the Late Bajocian GSSP // Rev. Paléobiol. 2012. V. spéc. № 11. P. 205–227.
- Rioult M.* *Parastrenoceras caumontii* (d'Orbigny, 1846) // Révision critique de la Paléontologie française d'Alcide d'Orbigny. 1. Céphalopodes jurassiques / Ed. Fischer J.-C. et al. P.: Masson, 1994. P. 126–127.
- Rioult M., Contini D., Elmi S., Gabilly J.* Bajocien // Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen / Eds. Cariou É., Hantzpergue P. Pau, 1997. P. 41–53 (Bull. Centre Rech. Elf Explor. Prod. Mém. 17).
- Schlegelmilch R.* Die Ammoniten des süddeutschen Doggers: e. Bestimmungsbuch für Fossilien-sammler u. Geologen. Stuttgart – N.Y.: Fischer, 1985. 284 s.
- Sturani C.* Ammonites and stratigraphy of the "Posidonia alpina" beds of the Venetian Alps (Middle Jurassic, mainly Bajocian) // Mem. Ist. Geol. Miner. Univ. Padova. 1971. V. 28. P. 1–190.
- Westermann G.E.G.* Phylogenie der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae des Dogger // N. Jb. Geol. Paläontol. Abhandl. 1956. Bd 103. № 1–2. S. 233–279.
- Westermann G.E.G.* The significance of septa and sutures in Jurassic ammonite systematics // Geol. Mag. 1958. V. 96. № 6. P. 441–455.
- Wetzel W.* Über einige stammesgeschichtlich interessante Ammonitenarten des obersten Bajocien // N. Jb. Miner. Geol. Paläontol. Abt. B. 1936. Beil.-Bd 75. S. 527–542.
- Wetzel W.* Die Bielefelder Garantianen, Geschichte einer Ammonitengattung // Geol. Jb. 1954. Bd 68. S. 547–586.

## On the First Record of *Infragarantiana* (Ammonoidea: Perisphinctidae) from the Upper Bajocian *Niortense* Zone (Middle Jurassic) of the North Caucasus, Russia

V. V. Mitta<sup>1, 2</sup>

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

<sup>2</sup>*Cherepovets State University, Cherepovets, 162600 Russia*

Finds of *Infragarantiana primitiva* (Wetzel) from the Upper Bajocian of Karachay-Cherkessia are discussed. The species "*Garantiana*" *primitiva* was known only from the holotype, originating from the lower part of the Niortense Zone of Germany, and is the type species for the monotypic genus *Infragarantiana* Westermann. New material from the Northern Caucasus makes it possible to clarify the diagnosis and systematic position of the genus *Infragarantiana* [M] (subfamily Leptosphinctinae of the family Perisphinctidae).

**Keywords:** Ammonoidea, Middle Jurassic, Upper Bajocian, Niortense Zone, *Infragarantiana*, Perisphinctidae, Leptosphinctinae, Northern Caucasus

УДК 564.814:551.732

## РЕВИЗИЯ ОТРЯДА PATERINIDA (БРАХИОПОДЫ) ИЗ НИЖНЕГО И СРЕДНЕГО КЕМБРИЯ СИБИРСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

© 2021 г. Г. Т. Ушатинская<sup>а, \*</sup>, И. В. Коровников<sup>б, с, \*\*</sup>

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

<sup>б</sup>Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск, Россия

<sup>с</sup>Новосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия

\*e-mail: gushat@paleo.ru

\*\*e-mail: KorovnikovIV@ipgg.sbras.ru

Поступила в редакцию 22.12.2020 г.

После доработки 28.12.2020 г.

Принята к публикации 28.01.2021 г.

Предлагается четвертая статья, посвященная ревизии брахиопод из отложений нижнего и среднего кембрия Сибирской платформы, осуществленной на базе коллекций Ю.Л. Пельмана, собранных им в 1970–1980 гг., сборов наших коллег и собственных сборов. Первые три статьи были посвящены классу Linguliformea. В настоящей работе рассмотрены представители класса Paterinata (отряд Paterinida), встреченные на Сибирской платформе в раннем и среднем кембрии. Это самые первые появившиеся на Земле брахиоподы. Отряд небольшой, в статье охарактеризовано семь родов, два из них отсюда ранее не описывались (Micromitra и Dictyonina).

**Ключевые слова:** брахиоподы, патериниды, ревизия, нижний, средний кембрий, Сибирская платформа

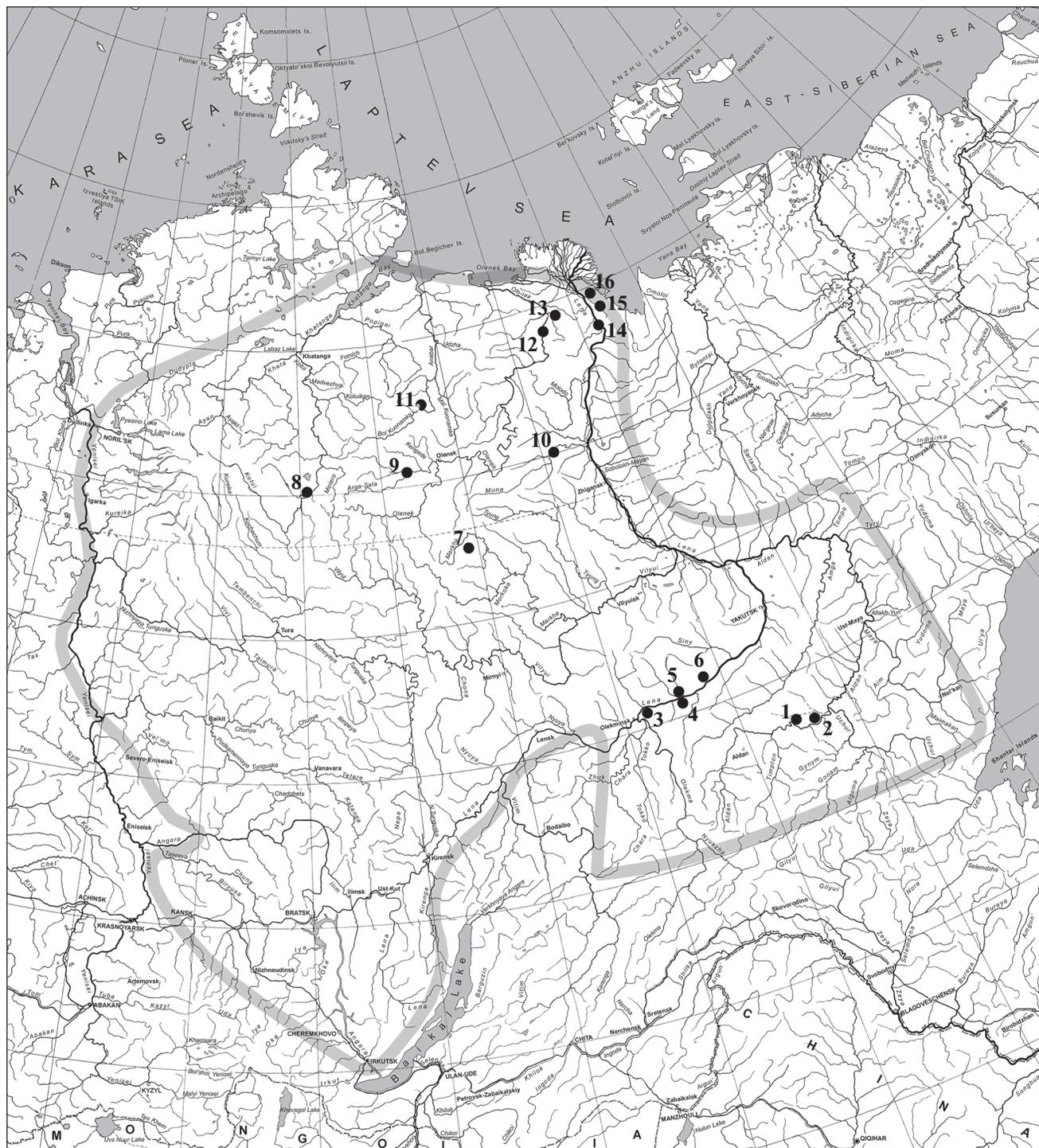
**DOI:** 10.31857/S0031031X21060143

### ВВЕДЕНИЕ

Авторы настоящей статьи в свое время задались целью пересмотреть оставшиеся в Ин-те нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН (ИНГГ) коллекции кембрийских брахиопод, собранные Ю.Л. Пельманом, и, дополнив их своими и полученными от коллег материалами из нижне- и среднекембрийских отложений Сибирской платформы, провести ревизию встреченных в регионе брахиопод, принадлежащих лингулятам и патеринатам, используя электронный сканирующий микроскоп и учитывая многочисленные публикации, вышедшие в последние годы. Данная статья является у авторов четвертой в этом ряду, первые три были посвящены отрядам Lingulida (семействам Eobolidae и Acrothelidae) и Acrotretida (семействам Acrotretidae и Ceratretidae) (Ушатинская, Коровников, 2014, 2016; Ushatinskaya, Korovnikov, 2019).

В настоящей статье рассмотрены представители класса Paterinata (отряд Paterinida), встреченные на Сибирской платформе в раннем и среднем кембрии. Основные местонахождения изученных патеринид в Сибири представлены на рис. 1. Наиболее известными и неоднократно упоминающимися в стратиграфических работах при описании самых нижних горизонтов нижнего кем-

брия Сибирской платформы являются роды патеринид Aldanotreta Pelman, 1977 и Pelmanotreta Skovsted, 2015 (Skovsted et al., 2015). Ранее второй род назывался Cryptotreta Pelman, 1977. Оба рода были впервые описаны Пельманом, который отнес их к двум разным неустановленным семействам (Пельман, 1977). Позже он на основе рода Cryptotreta выделил новое семейство Cryptotretidae Pelman, 1979 (Пельман, 1979). После того как род Cryptotreta был переименован, название семейства оказалось невалидным: оно не включало в себя валидный род Cryptotreta Blanc et Foote, 1961, принадлежащий не брахиоподам, а насекомым (Skovsted et al., 2015). Л. Хольмер с коллегами (Holmer et al., 2009) при ревизии рода Salanygolina Ushatinskaya, 1987 из нижнего кембрия Монголии выделили на его основе семейство Salanygolinidae Holmer, 2009. Они отметили сходство рода Salanygolina с “Cryptotreta” (теперь Pelmanotreta), особенно в строении спинной створки, хотя при описании монгольского рода не объединили его с “Cryptotreta” в одном семействе. Дальнейшее сравнительное изучение монгольского и сибирского родов показало, что они имеют очень похожие спинные створки, близкую микроструктуру стенок раковин и, вероятно, близкое строение брюшных створок, поэтому род Pelmanotreta



**Рис. 1.** Местонахождения ниже-среднекембрийских патеринид на Сибирской платформе: среднее течение р. Алдан, левый берег: (1) разрез “Дворцы”; (2) разрез Улахан-Сулугур; среднее течение р. Лены, правый берег: (3) разрез Исить; (4) разрез Журинский мыс; (5) — разрез Негюрчен; (6) разрез Ой-Муран; (7) скважины 519 и KSS-24; (8) среднее течение р. Котуй; (9) среднее течение р. Оленек с притоками рр. Арга-Сала и Сикит; (10) разрез по р. Муне; (11) разрез по р. Куонамке; (12) разрез в нижнем течении р. Оленек, рядом с руч. Еркекет; (13) разрез по р. Хорбусуонке; (14) нижнее течение р. Лены, разрез Чекуровка; (15) разрез по р. Хос-Нелегер; (16) Булкурская антиклиналь.

здесь рассматривается в составе семейства *Salanogolinidae* Holmer, 2009 (Skovsted et al., 2015). Единственный встреченный на Сибирской платформе

вид — *P. neguertchenensis* (Pelman, 1977) — недавно был подробно переописан из этого региона на типовом материале (Skovsted et al., 2015), поэтому в

настоящей статье дается лишь его краткое описание и приводятся фотографии.

Несколько лет назад на сибирском материале из самых низов нижнего кембрия к брахиоподам-патеринидам был отнесен еще один род — *Tumulduria Missarzhevsky in Rozanov et al.*, 1969, прежде рассматривавшийся как ископаемое неясного систематического положения (Розанов и др., 1969; Skovsted et al., 2014). Представители *Aldanotretra* и *Tumulduria* распространены в самых низах томмотского яруса, т.е., это самые древние из известных брахиопод в геологической летописи Земли. Семейственная принадлежность их точно не определена, но скорее всего они принадлежат к одному и тому же семейству.

Остатки брахиопод еще одного семейства из отряда патеринид — *Paterinidae Schuchert*, 1893 — на Сибирской платформе известны, начиная с нижней части ботомского яруса и до конца кембрия, но створки их на Сибирской платформе попадаются гораздо реже, чем остатки лингулид и акротретид в тех же разрезах; они обыкновенно очень мелкие, тонкие, часто обломанные; целых раковин не встречено. Пельманом (1977, 1983) был описан лишь один род *Paterina* (*P. lucina* Wallcott, 1911 и *Paterina* sp.). Правда, в последней статье Пельмана, посвященной анализу распространения брахиопод в кембрии Сибирской платформы (без систематического описания), приводятся данные о находках в ряде разрезов Сибирской платформы еще двух родов, *Dictyonina* и *Micromitra* (Пельман и др., 1992). Есть представители этих трех родов и в изученных нами коллекциях. К этому же семейству относится род *Olenekotretra Ushatinskaya*, nom. nov., ранее описанный из верхов среднего кембрия в разрезе р. Котуй, под названием *Olenekina* (Ушатинская, 1997). Но такое же имя уже было дано роду трилобита из кембрия Сибирской платформы Л.И. Егоровой (1970), поэтому здесь эта брахиопода переописана под новым названием. Позже И.В. Коровников дал краткое описание *Dictyonina pannula* (White, 1874) (Пегель и др., 2016) из скважины МГТ-4.

Долгое время основными признаками при разграничении родов семейства *Paterinidae* считалась поверхностная скульптура, хотя неоднократно указывалось, что она может меняться даже в пределах одного экземпляра (Bell, 1941; Горянский, 1960; Аксарина, Пельман, 1978). В ряде работ роды *Paterina* и *Dictyonina* рассматривались как подроды рода *Micromitra* (Walcott, 1911, 1912; Лермонтова, 1951; Hinz, 1987).

К сожалению, многие очень мелкие и тонкие створки патеринид разрушились в течение прошедших лет, так что на фотографиях чаще всего изображены поврежденные экземпляры.

В настоящей работе были изучены патериниды, собранные в разные годы на Сибирской плат-

форме Ю.Л. Пельманом, И.В. Коровниковым (ИНГГ СО РАН), Р.О. Галабалой (НПО “Аэрогеология”), А.Ю. Журавлевым, Я.Е. Малаховской, А.Ю. Иванцовым и Г.Т. Ушатинской (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН) (ПИН) в 70–90-е гг. прошлого века. Весь изображенный материал хранится в отделе фондов ПИН РАН, колл. № 5486.

Авторы очень благодарны сотрудникам каб. приборной аналитики ПИН РАН Е.А. Жегалло и Р.А. Ракизову за постоянную помощь при изучении материала с использованием электронного сканирующего микроскопа.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-04-01027 и в рамках проекта ФНИ “Палеонтологическое и экостратиграфическое обоснование зональных стратиграфических схем палеозоя Сибири, палеогеографическое и биофациальное районирование осадочных бассейнов”.

## ТИП BRACHIOPODA

### КЛАСС PATERINATA

### ОТРЯД PATERINIDA

#### INCERTAE FAMILIAE

#### Род *Aldanotretra* Pelman, 1977

*Aldanotretra*: Пельман, 1977, с. 52.

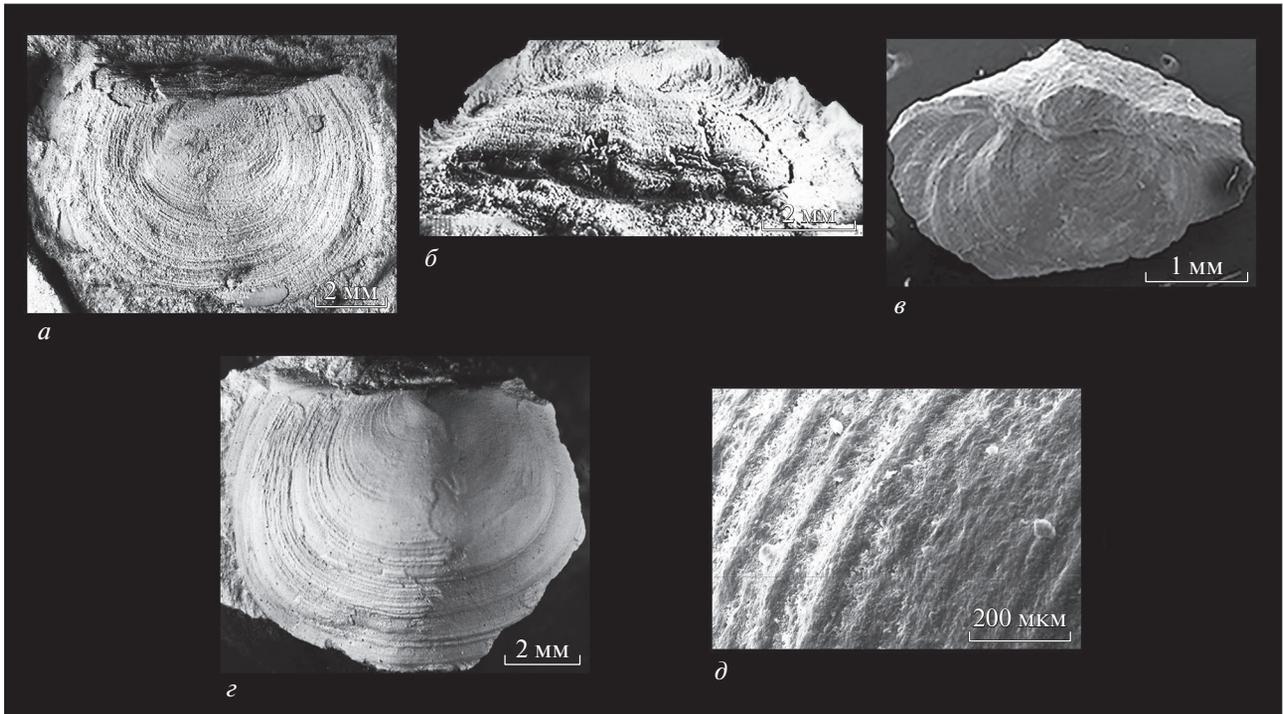
Типовой вид — *Aldanotretra sunnaginensis* Pelman, 1977; нижний кембрий, томмотский ярус Сибирской платформы.

**Диагноз.** Относительно крупная для данного отряда двояковыпуклая раковина (может достигать 1.5–2 см и более в ширину), округленно-овальных очертаний. Брюшная створка сильно выпуклая, задний край прямой, интерарея высокая, плоская, катаклинная, дельтирий треугольный, частично прикрыт гомеодельтидием. Спинная створка выпуклая, на крупных экземплярах у переднего склона прослеживается возвышение. Интерарея плоская, гиперклинная, нототирий треугольный, имеется небольшой гомеохилидий. Наружная поверхность раковины равномерно покрыта многочисленными концентрическими ребрышками и струйками. На внутренней поверхности обеих створок мускульные отпечатки располагаются близ заднего края.

**Видовой состав.** Кроме типового вида, возможно, к этому роду относится *A. anglica* (Cobbold, 1934) из нижних песчаников Комлей (Comley), Шропшир, Англия (Winrow, 2016).

#### *Aldanotretra sunnaginensis* Pelman, 1977

*Aldanotretra sunnaginensis*: Пельман, 1977, с. 52, табл. 19, фиг. 6, табл. 20, фиг. 1–3, табл. 21, фиг. 1; Ярусное ..., 1983, с. 153, табл. 58, фиг. 3, табл. 59, фиг. 1; Пегель и др., 2016,



**Рис. 2.** *Aldanotreta sunnaginensis* Pelman, 1973: *a, б* – экз. ПИН, № 5486/510, брюшная створка снаружи: *a* – общий вид, *б* – интераррея; *в* – экз. ПИН, № 5486/504, целая раковина, сверху спинная створка; *г, д* – экз. ПИН, № 5486/501: *г* – спинная створка снаружи, *д* – скульптура на поверхности; р. Алдан, местонахождение Улахан-Сулугур; нижний кембрий, томмотский ярус, самые низы пестроцветной свиты.

с. 178, табл. 36, фиг. 1, 2; Ушатинская, 2020, рис. 4, *a, б*, табл. IV, фиг. 1–7.

**Г о л о т и п** – Музей ИНГГ РАН, № 492-7/2-3, целая раковина; р. Алдан, скалы “Дворцы”, Сибирская платформа; нижний кембрий, томмотский ярус.

**О п и с а н и е** (рис. 2, *a–д*). Двояковыпуклая раковина округленно-овальных очертаний, с шириной, немного превышающей длину. Задний край прямой, немного короче наибольшей ширины, боковые края закругленные. Макушки на обеих створках невысокие, заднекраевые. Средние размеры длины и ширины створок колеблются между 7 и 10 мм, хотя Пельман (1977) указал размер одной из створок – 21 мм в длину и 25 мм в ширину. Брюшная створка выпуклая, на более крупных экземплярах, начиная с середины длины, прослеживается пологий, расширяющийся к переднему краю синус. Интераррея высокая, ортоклинная, плоская, с треугольным дельтирием, частично прикрытым выпуклым гомеодельтидием. В спинной створке у более крупных экземпляров (1–1.2 см в ширину) в средней части начинается и повышается кпереди седловидное возвышение, почти не ограниченное от боковых сторон. Интераррея примерно в два раза ниже, чем на брюшной створке, плоская, гиперклинная, нототирий треугольный, прикрыт зачаточным гомеохилидием. Поверхность покрыта частыми концентриче-

скими слабоволнистыми ребрышками и многочисленными нитевидными струйками, которые располагаются как на самих ребрышках, так и в пространствах между ними. Иногда видны мелкие прерывистые слабо заметные радиальные морщины.

По данным Пельмана (1977), на внутренней поверхности обеих створок близ заднего края имеется по паре округлых мускульных отпечатков.

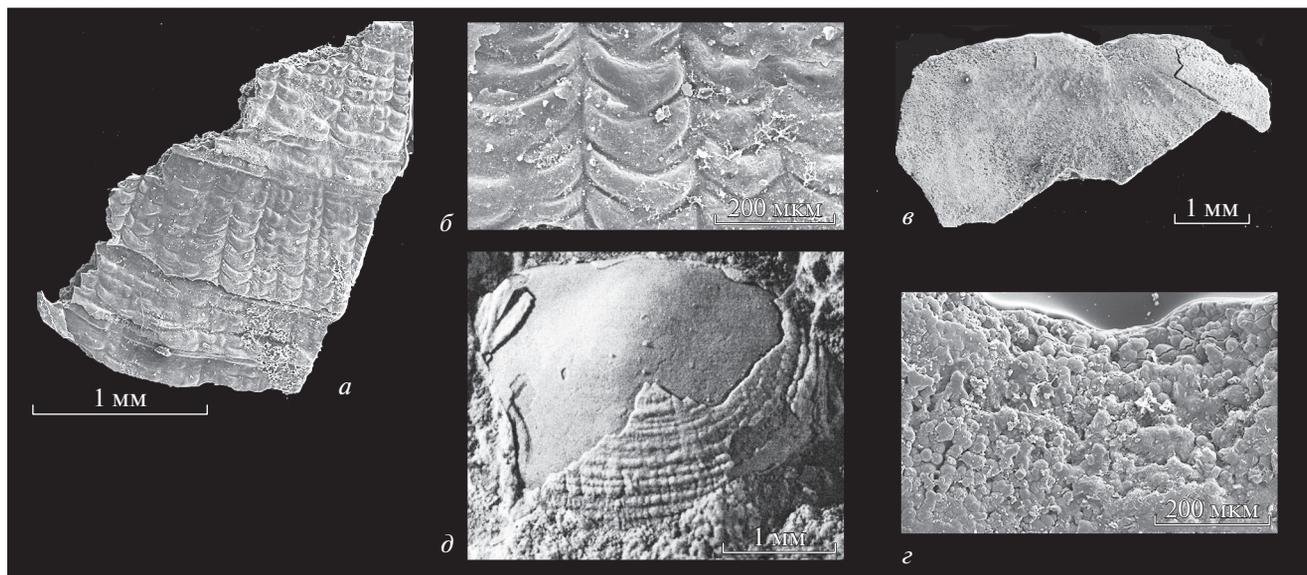
**Распространение.** Нижний кембрий, томмотский ярус Сибирской платформы. *Aldanotreta* – самая ранняя из известных брахиопод, ее створки и единичные целые раковины найдены Ю.Л. Пельманом в 0.2–1 м выше основания пестроцветной свиты (граница кембрия и докембрия) в разрезе Улахан-Сулугур, по левому берегу р. Алдан. Также на р. Алдан встречено несколько створок в разрезе “Дворцы”; известны единичные находки в низовьях р. Лены в разрезах у пос. Чекуровка и по р. Хос-Нелегер в нижней части тусэрской свиты.

**М а т е р и а л.** 16 отдельных створок, одна целая раковина и много мелких обломков створок.

#### **Под *Tumulduria* Missarzhevsky in Rozanov et al., 1969**

*Tumulduria*: Розанов и др., 1969, с. 175.

**Т и п о в о й в и д** – *Tumulduria incomperta* Missarzhevsky in Rozanov et al., 1969; нижний кем-



**Рис. 3.** *Tumulduria incomperta* Missarzhevsky in Rozanov et al., 1969: *a, б* — экз. ПИН, № 5486/523: *a* — обломок створки с наружной скульптурой, *б* — то же, увеличено; *в, г* — экз. ПИН, № 5486/522: *в* — частично обломанная спинная створка, вид изнутри, *г* — примакушечная часть той же створки, покрытая сферолитами; разрез в нижнем течении р. Оленек; нижний кембрий, томмотский ярус, нижняя часть еркекетской свиты; *д* — экз. ПИН, № 5486/521, брюшная створка, частично сохранилась раковина с наружной скульптурой; р. Алдан, местонахождение Улахан-Сулугур; нижний кембрий, томмотский ярус, близ основания пестроцветной свиты.

брий, томмотский ярус Сибирская платформа, р. Алдан.

**Д и а г н о з** (по Skovsted et al., 2014). Брюшная створка выпуклая, округленно-овальной формы, задний край прямой, немного короче наибольшей ширины, боковые края закругленные. Интерарея треугольная, плоская, ортоклинная, в ее центре прослеживается узкий выпуклый гомеодельтидий. Поверхность интерареи несет несколько складок, параллельных заднему краю, переходящих и на гомеодельтидий. Спинная створка почти плоская, с катаклинной очень узкой интерареей, с открытым треугольным нототирием. Поверхность створок покрыта многочисленными концентрическими ребрами и струйками, которые пересекаются тонкими радиальными бороздками.

**В и д о в о й с о с т а в.** Типовой вид.

**С р а в н е н и е.** В отличие от *Aldanotreta*, описанного из тех же слоев, у *Tumulduria* почти плоская спинная створка и четко выраженные складки на поверхности интерареи брюшной створки. Наружная скульптура у *Tumulduria* состоит из концентрических ребер и струек, пересекающихся с нитевидными радиальными бороздками (у *Aldanotreta* радиальных бороздок нет).

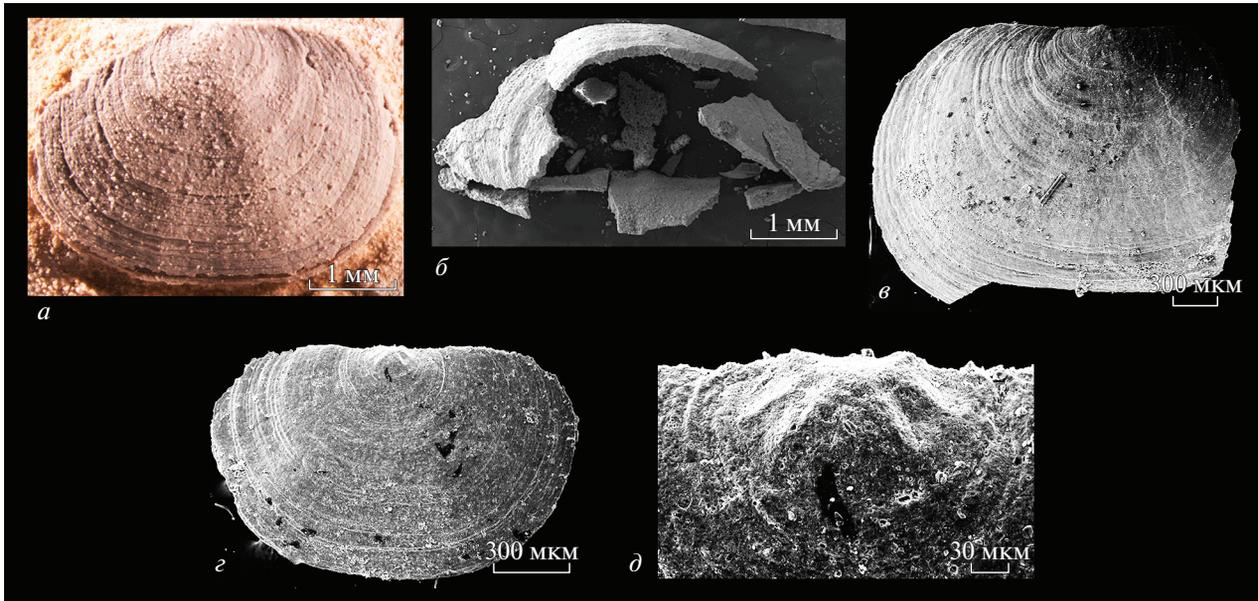
*Tumulduria incomperta* Missarzhevsky in Rozanov et al., 1969

*Tumulduria incomperta*: Миссаржевский в: Розанов и др., 1969, с. 175, табл. 6, фиг. 5, 6; Skovsted et al., 2014, с. 363, фиг. 1–3 (там же дана полная синонимика вида).

Голотип — ГИН, № 3593/138, интерарея брюшной створки с узким центральным псевдодельтидием; Сибирская платформа, р. Алдан; нижний кембрий, томмотский ярус, зона *Nochoicoyathus sunnaginicus*.

**О п и с а н и е** (рис. 3, *a–д*) (по: Skovsted et al., 2014, с дополнениями). Брюшная створка выпуклая, округленно-овальной формы, имеет около 6 мм в ширину и 4.5 мм в длину. Задний край прямой, немного меньше наибольшей ширины; боковые края закругленные. Интерарея треугольная, плоская, ортоклинная, в ее центре прослеживается узкий выпуклый гомеодельтидий. Поверхность интерареи несет несколько складок, параллельных заднему краю, которые, не прерываясь, протягиваются и через гомеодельтидий. Спинная створка мелкая, очень слабо выпуклая, округленно-овальных очертаний, более вытянутая в ширину, с прямым задним краем; ее размеры — до 5 мм в ширину и до 3–4 мм в длину. Интерарея совсем низкая, разделена треугольным открытым нототирием. Поверхность покрыта концентрическими тесно расположенными тонкими слегка уплощенными ребрышками, которые пересекаются частыми нитевидными радиальными бороздками, что превращает ребрышки в короткие волнообразные отрезки, создавая видимость мелкосетчатой скульптуры.

Внутреннее строение не сохранилось. Х. Сквостед и др. (Skovsted et al., 2014) отмечают, что на одном из экземпляров спинной створки на внут-



**Рис. 4.** *Pelmanotreta negeurtchenensis* (Pelman, 1977): *a* – экз. ПИН, № 5486/571, спинная створка снаружи; среднее течение р. Лены, местонахождение Журицкий мыс; нижний кембрий, атдабанский ярус, пестроцветная свита; *б* – экз. ПИН, № 5486/572, целая раковина с обломанной примакушечной частью; местонахождение Ой-Муран; возраст тот же; *в* – экз. ПИН, № 5486/573, местонахождение и возраст те же; *г*, *д* – экз. ПИН, № 4194/15: *г* – спинная створка снаружи, *д* – ее примакушечная часть; местонахождение Негорчене; возраст тот же.

ренной поверхности в примакушечной части видна пара радиальных валиков.

**Распространение.** Нижний кембрий, томмотский ярус, нижняя часть пестроцветной свиты; лев. берег р. Алдан, разрезы у скал “Дворцы” и в 7 км выше руч. Улахан-Сулугур; низовья р. Лены, тюсерская свита, разрезы Чекуровка и по р. Хос-Нелегер.

**Материал.** Две неполные створки и 12 обломков.

#### СЕМЕЙСТВО SALANYGOLINIDAE HOLMER, 2009

##### Род *Pelmanotreta* Skovsted, 2015

**Типовой вид** – *Cryptotreta negeurtchenensis* Pelman, 1977, нижний кембрий, томмотский и атдабанский ярусы Сибирской платформы.

**Диагноз.** Поперечно-овальных очертаний неравно-двояковыпуклая раковина с прямым задним краем. Брюшная створка выпуклая с высокой ортоклинной почти плоской интерареей, разделена пополам узким дельтирием, закрытым выпуклым гомеодельтидием. Спинная створка несет мелкий синус, ее интерареея низкая, плоская, анаклинная с узким нототирием, прикрытым треугольным гомеохилидием. На поверхности – тонкие концентрические линии нарастания.

**Видовой состав.** Типовой вид.

##### *Pelmanotreta negeurtchenensis* (Pelman, 1977)

*Cryptotreta negeurtchenensis*: Пельман, 1977, с. 54, табл. 21, фиг. 2–6; табл. 22, фиг. 1, 2; 1983, с. 153, табл. 49, фиг. 2; Laurie, 2000, с. 153, фиг. 85; Розанов и др., 2010, с. 81, табл. 71, фиг. 1–9; Коровников в: Пегель и др., 2016, с. 178, табл. 36, фиг. 3, 4.

*Pelmanotreta negeurtchenensis*: Skovsted et al., 2015, с. 2, фиг. 1–3; Ушатинская, 2020, рис. 2, *a–n*.

**Голотип** – Музей ИНГГ РАН, № 492/15, целая раковина; Сибирская платформа, р. Алдан; нижний кембрий, пестроцветная свита.

**Описание** (рис. 4, *a–д*). Поперечно-овальная, неравно-двояковыпуклая раковина; прямой задний край короче наибольшей ширины, кардинальные углы закругленные. Брюшная створка сильно выпуклая, с высокой ортоклинной плоской интерареей, несущей узкий дельтирий, почти целиком прикрытый выпуклым гомеодельтидием. Спинная створка слабо выпуклая с мелким синусом, узкой плоской анаклинной интерареей. Нототирий в виде равностороннего треугольника, прикрыт выпуклым гомеохилидием. На поверхности выделяются несколько правильных концентрических пластин, между которыми располагаются тонкие многочисленные линии нарастания.

**Размеры** в мм. Длина брюшных створок 4–10 мм, ширина – 2–6 мм; длина спинных створок 2–6 мм, ширина – 3–9 мм.

**Распространение.** Нижний кембрий, верхняя половина томмотского и атдабанский ярусы, пестроцветная, тюсерская свиты; р. Ал-

дан, разрез Улахан-Сулугур; среднее течение р. Лены, разрезы Исить, Журинский мыс, Негюрчене, Ой-Муран; нижнее течение р. Лены, разрез Чекуровка.

**Материал.** Около 30 преимущественно спинных створок, часто обломанных, четыре брюшные створки.

#### СЕМЕЙСТВО PATERINIDAE SCHUCHERT, 1893

##### Род *Paterina* Beecher, 1891

**Типовой вид** – *Obolus labradoricus* Billings, 1861; нижний кембрий Лабрадора, Канада.

**Диагноз.** Мелкая неравно-двояковыпуклая раковина от поперечно-овальных до округлых очертаний. Задний край прямой. Обе интерареи несут четко выраженные открытые дельтирий и нототирий. Поверхность покрыта тонкими концентрическими прерывистыми ребрышками, иногда пересекающимися с ними радиальными струйками.

**Видовой состав.** В настоящее время в состав рода включено шесть видов: *P. labradorica* (Billings, 1861): Канада (Лабрадор, Ньюфаундленд, Британская Колумбия), США (Нью-Брансуик, Квебек, Невада), нижний кембрий (Walcott, 1912), Англия, нижний кембрий (известняки Comley) (Cocks, 1978; Hinz, 1987; Winrow, 2016); *P. prospectensis* Walcott, 1912: США (Калифорния, Невада), нижний кембрий (Walcott, 1912; Mount, 1976; Liang et al., 2020); *P. minor* (Cobbold, 1921): Англия, Шропшир, нижний кембрий, известняки Comley (Cocks, 1978; Winrow, 2016); *P. phillipsi* (Holl, 1865): Англия, Шропшир, нижний кембрий (известняки Comley) (Cocks, 1978; Hinz, 1987; Williams et al., 1998; Winrow, 2016), Канада (Ньюфаундленд), нижний кембрий (Landing, 1991); *P. rhodesi* (Cobbold, 1921): Англия, Шропшир, нижний кембрий, нижние песчаники Comley (Cocks, 1978; Winrow, 2016); *Paterina* sp.: Канада (Лабрадор, Ньюфаундленд), нижний кембрий, формация Forteau (Skovsted et al., 2017); *Paterina* sp.: Гималаи, средний кембрий, амгинский ярус (Popov et al., 2015); *Paterina alaica* Imanaliev et Pelman, 1988, Средняя Азия, средний кембрий, амгинский ярус, Сибирская платформа, средний кембрий, амгинский и майский ярусы. Вероятно, к роду *Paterina* относится вид, описанный как *Micromitra semicircularia* (Imanaliev et Pelman, 1988) из амгинского яруса среднего кембрия Средней Азии и Казахстана (Иманалиев, Пельман, 1988; Holmer et al., 2001).

**Сравнение.** Самые древние роды семейства *Paterinidae* – *Paterina* и *Micromitra*, распространенные преимущественно в нижне- и среднекембрийских отложениях, часто имеют близкие размеры и форму раковины, поверхностная их скульптура изменчива, иногда даже в пределах

одной створки. Детальное изучение строения представителей отряда *Paterinata*, в том числе и морфологии раковин, предпринятое А. Уильямсом и др. (Williams et al., 1998), позволило положить в основу различий этих родов строение заднего края створок, что и отражено в их диагнозах, приведенных во втором издании “*Treatise ...*” (Laurie, 2000). Род *Paterina*, в отличие от *Micromitra*, характеризуется открытым треугольным дельтирием и маленьким, тоже открытым, нототирием. У *Micromitra* дельтирий прикрыт полностью или частично выпуклым, иногда массивным гомеодельтидием, а в примакушечной части нототирия иногда развивается гомеохилидий. У рода *Dictyonina*, в отличие от *Paterina*, также имеется гомеодельтидий, часто не полностью прикрывающий дельтирий, а наружная поверхность створки несет ряды мелких ромбовидных ячеек, в то время как у *Paterina* поверхность покрыта концентрическими рядами ребрышек и иногда пересекающимися с ними радиальными струйками.

##### *Paterina alaica* Imanaliev et Pelman, 1988

Табл. V, фиг. 1–7 (см. вклейку)

*Paterina lucina* Walcott: Пельман, 1977, с. 50, табл. 19, фиг. 2–5.

*Paterina alaica*: Иманалиев, Пельман, 1988, с. 166, табл. 20, фиг. 6–11; Williams et al., 1998, табл. 11, фиг. 4, табл. 12, фиг. 1–3; Holmer et al., 2001, с. 22, табл. 1, фиг. 6–13, табл. 2, фиг. 1, 2.

*Paterina* sp.: Пельман, 1983, с. 121, табл. 26, фиг. 10; Ушатинская, 2020, рис. 5, а–ж, н.

**Голотип** – Институт геологии Киргизии, № 110/321, брюшная створка; Тянь-Шань, горы Улугтау; средний кембрий.

**Описание.** Очень мелкие (брюшные створки – длина от 0.75 до 1.25 мм, ширина от 0.9 до 1.2 мм; спинные створки – длина от 0.6 до 1.05 мм, ширина от 0.8 до 1.45 мм), неравно-двояковыпуклые раковины. Брюшные створки сильно выпуклые, очертания от округлых до овальных, наибольшая высота в задней трети створки. Примакушечная часть немного нависает над задним краем, последний слегка изогнут, короче наибольшей ширины, кардинальные края закругленные. Брюшная интерарея высокая, апсаклинная, ее большая часть занята широким треугольным открытым дельтирием, пропареи узкие, плавно сливаются с боковыми краями створки. Спинные створки имеют эллиптические очертания, их длина составляет 70–75% ширины, слабо-выпуклые, более приподняты в примакушечной части и почти плоские в передней половине, задний край прямой. Интерарея узкая, анаклинная, нототирий треугольный, закругленный под макушкой, пологий, открытый. У макушки брюшной створки область протегулула приподнята, отделена от остальной части перегибом и покрыта мелкими многочисленными бугорками; за пере-

гибом на поверхности брефической части створки иногда видны пологие радиальные складки. Брефическая часть спинной створки округленно-прямоугольная, по ее бокам лежат по паре невысоких округлых поднятий, разделенных перегибом. Наружная поверхность взрослых створок покрыта многочисленными тонкими концентрическими ребрышками и струйками. Выделяются немного более высокие и протяженные ребрышки, которые создают характерную для рода концентрическую скульптуру; между ними имеется по пять–семь тонких, тесно лежащих прерывистых струек. На мелких струйках хорошо видны *nick-points*, оставшиеся от мест временного прикрепления щетинок-сет, располагавшихся при жизни у переднего края и перемещавшихся вперед по мере роста раковины (Williams, Holmer, 1992). На внутренней поверхности брюшных створок элементов внутреннего строения не сохранилось. В спинной створке, непосредственно впереди заднего края, видна срединная пластина, примыкающая к нототирию. Она имеет трапециевидную форму, прилегает ко дну створки и занимает около половины ширины заднего края; ее средняя часть немного вдавлена и ограничена с боков слегка выступающими вперед краями; вероятно, она служила местом прикрепления задних дидукторов (Williams et al., 1998). Впереди пластины намечаются слабо расходящиеся мускульные поля, доходящие до середины створки.

**Сравнение.** От *P. labradorica* (Billings, 1861) отличается более коротким задним краем у обеих створок, относительно более выпуклой брюшной створкой по сравнению со спинной, и отсутствием заметной радиальной ребристости.

**Замечания.** Очень маленькие размеры створок и тот факт, что у большинства из них брефические части составляют половину, а иногда и большую часть створок, возможно, говорят о том, что в коллекции присутствуют лишь молодые экземпляры. Данная форма была описана Пельманом (1977) как *P. lucina* Walcott, 1911 (средний кембрий Маньчжурии; Walcott, 1911). К сожалению, сравнение с рисунком, приведенном в работе К. Уолькотта, затруднительно, так как, кроме наружной скульптуры, на нем нет характерных для рода и вида признаков.

**Распространение.** Средний кембрий, амгинский и майский ярусы, куонамская, верхняя половина сэктенской, маяктахская, юнклябит-юряхская свиты; север Сибирской платформы, разрезы по р. Оленек, р. Хорбусуонке; в низовьях р. Лены в разрезах Чекуровка и по р. Хос-Нелегер.

**Материал.** 35 разрозненных створок.

#### Род *Micromitra* Meek, 1873

Типовой вид — *Iphidea? sculptilis* Meek, 1873; средний кембрий Монтаны, США.

**Диагноз.** Неравно-двояковыпуклая раковина, форма от округлой до немного более вытянутой в ширину. Задний край почти прямой. В брюшной створке интерарея несет широкий дельтирий, частично прикрытый гомеодельтидием; в спинной створке нототирий открытый или с зачаточным гомеохилидием. Поверхность покрыта многочисленными концентрическими, иногда извилистыми ребрышками, нередко они пересекаются с пологими радиальными ребрышками.

**Видовой состав.** Краткие описания и изображения рода присутствуют во многих работах последних 30 лет, посвященных кембрийским брахиоподам; часто род описан в открытой номенклатуре или со знаком “cf.” (Zell, Rowell, 1988; Roberts, Jell, 1990; Holmer et al., 1999; Skovsted, Holmer, 2005; Engelbretsen, Peng, 2007; Skovsted et al., 2017 и др.). Вероятно, сильная изменчивость поверхностной скульптуры, о которой писали неоднократно (Bell, 1941; Аксарина, Пельман, 1978), неясные отпечатки внутреннего строения из-за перекристаллизации створок, а часто мелкие неполно сохранившиеся обломанные створки затрудняют сравнения с изображенными в публикациях материалами. Мы относим к роду *Micromitra* девять видов: *M. pusilla* (Linnarsson, 1896) известен в Англии, Швеции, в среднем кембрии (Walcott, 1912; Cocks, 1978; Winrow, 2016); *M. bella* (Billings, 1872) распространен в США (Пенсильвания), в С.-В. Гренландии, в С.-З. Канаде — нижний кембрий, ботомский ярус (Walcott, 1912; Воронова и др., 1987; Skovsted, Holmer, 2005); *M. modesta* (Lochman, 1940) известен в США (Монтана) в верхнем кембрии (зона Cedar-ia) (Lochman, 1940; Lochman, Duncan, 1944), в Канаде (Альберта и Саскачеван), начиная с верхней части нижнего — верхнем кембрии (Robson et al., 2003); *M. cf. modesta* (Lochman) описан в Сев. Гренландии из верхней части среднего кембрия (Zell, Rowell, 1988), в Австралии из бассейна Джорджина в среднем–верхнем кембрии (Henderson, MacKinnon, 1981), из Нового Южного Уэльса — в среднем кембрии (Engelbretsen, 1996), из Южного Китая — в среднем кембрии (Engelbretsen, Peng, 2007), из Юж. Казахстана (Малый Каратау) — в среднем кембрии, майский ярус (Конева, 1992); *M. sculptilis* (Meek, 1873) описан в США (Монтана), средний кембрий (Walcott, 1912; Bell, 1941); *M. cf. sculptilis* (Meek) — из С.-З. Испании, средний кембрий, нижняя часть, формация Ланкара (Wotte, Mergl, 2007); *M. burgessensis* Resser, 1938 известен в Канаде (Британская Колумбия) — средний кембрий, сланцы Берджесс (Torper et al., 2015); *M. superba* (Walcott, 1897) распространен в США (Аризона, Монтана) — средний

кембрий (Walcott, 1912); *Micromitra* sp. известен в Швеции в среднем кембрии (Berg-Madsen, 1985), в Канаде (Ньюфаундленд, Лабрадор) в нижнем кембрии (формация Forteau) (Skovsted et al., 2017), в Зап. Антарктиде в нижней части верхнего кембрия (Henderson et al., 1992), в Юж. Казахстане (Малый Каратау) в верхнем кембрии, сакский ярус (Конева, 1992); *M. peculiaris* Aksarina, 1978 описан в Азии (Салаир), средний кембрий (Аксарина, Пельман, 1978). Несколько видов *Micromitra* описано в последние годы из среднего кембрия Австралии: *M. nerranubawu* Kruse, 1990, *M. ? nerranubawu*, *M. georginaensis* Percival et Kruse, 2014, *Micromitra* sp. (Kruse, 1990, 1991; Brock, Percival, 2006; Percival, Kruse, 2014; Smith et al., 2016). Известны *Micromitra* sp. в Зап. Аргентине, в Прекордильерах, в верхней части среднего кембрия (олистоциты в основании формации Los Sombremos) (Holmer et al., 1999).

**Сравнение.** От рода *Paterina* отличается развитием на интерарее брюшной створки гомеодельтидия, часто массивного, прикрывающего дельтирий, а в спинной — небольшого гомеодельтидия в примакущечной части нототирия. На наружной поверхности створок, помимо концентрических, у *Micromitra* часто развиваются многочисленные радиальные ребрышки, которые у рода *Paterina* обычно редкие или отсутствуют. У рода *Dictyonina*, в отличие от *Micromitra*, поверхность створок несет ряды правильных ромбовидных ячеек, разделенных валиками.

#### *Micromitra georginaensis* Percival et Kruse, 2014

Табл. V, фиг. 8–11; табл. VI, фиг. 1–6 (см. вклейку)

*Micromitra georginaensis*: Percival, Kruse, 2014, с. 392, фиг. 23, А–У.

**Голотип** — *Micromitra georginaensis* Percival et Kruse, 2014, с/ 392, фиг. 23 А–Г, экз. CPC41739; Австралия, бассейн Джорджина; средний кембрий.

**Описание.** Маленькая (брюшные створки длиной от 1.2 до 1.8 мм, шириной от 1.4 до 2.2 мм; спинные створки длиной от 0.8 до 1.8 мм, шириной от 1.2 до 2.1 мм), тонкая, неравно-двояковыпуклая раковина, от округлых до округленно-овальных очертаний. Брюшная створка более выпуклая, чем спинная, с маленькой шишковидной примакущечной областью, нависающей над задним краем. Наибольшая высота створки находится близ переднего края брэфической ее части. Задний край створки слабоизогнут, около 2/3 его наибольшей ширины составляет апсаклинная интерарее, ее значительную часть занимает широкий треугольный дельтирий, боковые стороны которого расходятся под углом 110°, а задняя половина закрыта гомеодельтидием. Гомеодельтидий выпуклый, несет две–три складки и отделен от пропарей бороздками. Пропарей узкие, ограничены от остальной створки едва заметными пе-

регибами. Спинная створка округленно-прямоугольной формы, длина составляет около 3/4 ширины, она слабовыпуклая в задней половине, боковые и передний края почти плоские, макушка чуть заметная. Задний край слегка изогнут, интерарее низкая, анаклинная, большую ее часть занимает широкоугольный нототирий, закругленный у макушки и с расходящимися под углом 120° боковыми сторонами. Иногда виден у самой макушки зачаточный гомеодельтидий. Пропарей очень узкие. На поверхности у макушки брюшной створки четко выделяется протегулум, который имеет диаметр около 120 мкм и ограничен вокруг бороздкой, на остальной брэфической части иногда видны низкие радиальные ребра. На брэфической части в спинной створке слева и справа лежат по паре невысоких овальных вздутий, между ними имеется пологое углубление. Такие вздутия неоднократно описывались у многих древних брахиопод, в том числе и у патеринид, как *setal sacs* (мешки, заключающие сету на планктотрофной стадии развития) (Holmer et al., 2009; Skovsted et al., 2015). Взрослые части обеих створок покрыты частыми тонкими концентрическими ребрышками, иногда извилистыми, и тонкими пологими радиальными ребрышками, часто отчетливыми, но бывает, что плохо заметными. На некоторых участках поверхности, когда соседние извилистые ребрышки касаются друг друга, образуются ячейки, по форме и размерам напоминающие скульптуру у рода *Dictyonina*, но у последнего ячейки более правильные и покрывают почти всю поверхность створок.

Внутреннее строение у брюшных створок не наблюдалось, лишь видны неотчетливо расходящиеся веером в задней части отпечатки внутренних створок. В задней части спинной створки к заднему краю изнутри по всей его ширине примыкает узкая срединная пластина; ее середина под нототирием более вогнута, на ней видны отпечатки клеток. Вероятно, это место прикрепления мускулов-дидукторов (Williams et al., 1998). Передние мускульные поля видны неотчетливо.

**Сравнение.** От вида *M. nerranubawu* Kruse, 1990, тоже из среднего кембрия Австралии, отличается заметно меньшими размерами, более тонкой раковиной, относительно более короткой срединной пластиной внутри спинной створки. От типового вида рода — *M. sculptilis* (Meek, 1873) — описываемый вид отличается меньшими размерами и гораздо менее резко выраженной наружной скульптурой, особенно, радиальной. По-видимому, близким видом является *M. modesta* (Lochman, 1940), описанный как в Сев. Америке, так и в Австралии и Гренландии (Lochman, 1940; Zell, Rowell, 1988; Robson et al., 2003). Но, хотя канадский вид близок к описываемому по форме и скульптуре поверхности, у него отсутствует гомеодельтидий.

**Распространение.** Средний кембрий, амгинский и майский ярусы, верхняя часть сэктенской и маяктахская свиты; север Сибирской платформы, нижнее течение р. Лены, разрез Чекуровка; Булкурская антиклиналь; разрез по р. Хос-Нелегер.

**Материал.** 24 разрозненные створки.

#### Род *Dictyonina* Cooper, 1942

**Типовой вид** — *Trematis pannulus* White, 1874; нижний и средний кембрий Невады, США.

**Диагноз.** Небольшая полуовальная, немного вытянутая в ширину неравно-двойковыпуклая раковина. Брюшная створка сильно выпуклая, задний край прямой, интераррея высокая, дельтирий частично прикрыт гомеодельтидием. Спинная створка слабо выпуклая, нототирий открытый. Поверхность покрыта рядами тонких ромбовидных ячеек, ограниченных невысокими валиками.

**Видовой состав.** Известно семь видов: *D. pannula* (White, 1874): США (Монтана, Юта, Невада, Аризона, Калифорния), средний кембрий, Канада, средний кембрий (Walcott, 1912; Mount, 1976), Сибирская платформа, Горный Алтай, средний кембрий (Лермонтова, 1940; Аксарина, Пельман, 1978); *D. hexagona* (Bell, 1941): США (Мичиган, Монтана), средний кембрий (Bell, 1941), Юж. Казахстан (Малый Каратау), средний кембрий (Конева, 1986; Holmer et al., 2001), Хабаровский край, средний кембрий (Соболев в: Пельман и др., 1992); *D. ? perforata* Palmer, 1954: США (Техас), верхний кембрий (Palmer, 1954); *D. ? cf. perforata*: Иран, верхний кембрий (Popov et al., 2009); *D. radioplicata* Linan et Mergl, 2001: Испания, средний кембрий, формация Мурперо (Linan, Mergl, 2001); *D. australis* Roberts et Jell, 1990: Австралия (Новый Южный Уэльс), средний кембрий (Roberts, Jell, 1990); *D. ornatella* (Linnarsson, 1876): Норвегия, Швеция, средний кембрий (Walcott, 1912; Berg-Madsen, 1985; Bruton, Harper, 2000); *Dictyonina* sp.: Новая Земля, верхний кембрий (Попов, 1985), Центральная Австралия, средний кембрий (Percival, Kruse, 2014).

**Сравнение.** От остальных родов семейства отличается наружной скульптурой, состоящей из правильных ромбовидных ячеек, покрывающих почти всю взрослую поверхность створок, и дельтирием, частично прикрытым гомеодельтидием в брюшной створке.

#### *Dictyonina pannula* (White, 1874)

Табл. VI, фиг. 7–10

*Trematis pannulus*: White, 1874, с. 6.

*Micromitra* (Iphidea) *pannula*: Walcott, 1912, с. 361, табл. IV, фиг. 1–4.

*Dictyonina pannula*: Cooper, 1942, с. 228; Mount, 1974, с. 1; Rowell, 1980, с. 19, табл. 7, фиг. 1, 2, табл. 8, фиг. 1–5; Коровников в: Пегель и др., 2016, с. 178, табл. 36, фиг. 5.

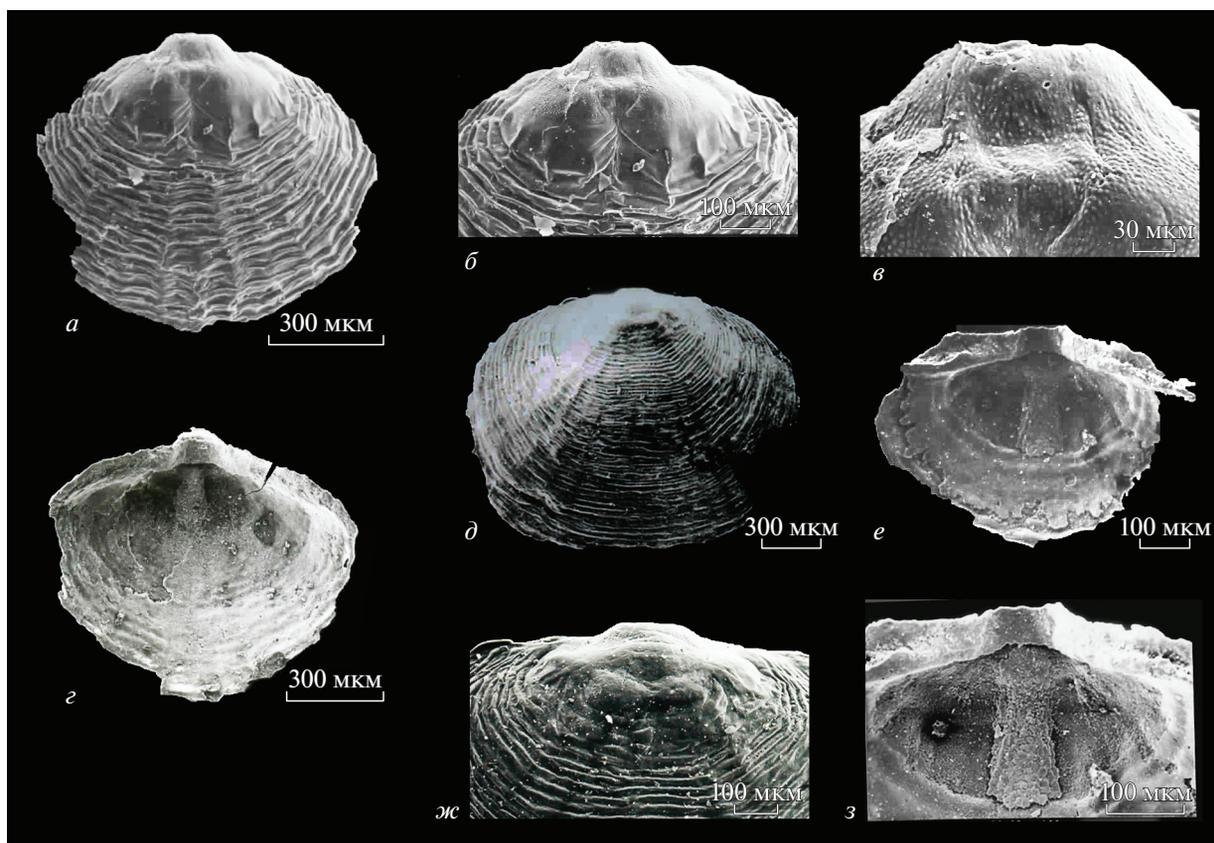
*Dictyonina pannula sibirica*: Лермонтова, 1940, с. 105, табл. 33, фиг. 5; Аксарина, Пельман, 1978, с. 78, табл. 6, фиг. 7–10.

**Голотип** — USNM (United States National Museum), 15331a; США, Невада; средний кембрий.

**Описание.** Маленькая (длина 1.6–2 мм, ширина 1.8–2.8 мм, высота брюшной створки около 0.6 мм), тонкая, неравно-двойковыпуклая раковина, от округлых до овальных очертаний. Задний край почти прямой, занимает около двух третей наибольшей ширины раковины; боковые и передний края закругленные. Макушка брюшной створки тупая, имеет шишковидную форму, примакушечная часть немного загнута назад. Брюшная створка сильно выпуклая, наибольшая высота находится близ переднего края брефической части створки. Интераррея апсаклинная, ограничена от боковых сторон слабым перегибом, ее большая часть занята дельтирием, который у макушки имеет угол около 80° и до середины заполнен гомеодельтидием. Последний в средней части почти плоский, а по бокам ограничен тремя–четырьмя ребрышками, параллельными боковым сторонам дельтирия. Пропарей узкие. Спинная створка поперечно овальная, слабо равномерно выпуклая; интераррея невысокая, четко отделяется от боковых сторон, ее большая часть занята широким треугольным открытым нототирием с апикальным углом около 130°, пропарей узкие. У макушки брюшной створки выделяется протегулум, который имеет диаметр около 150 мкм и четко обособлен от остальной брефической части створки; его поверхность покрыта мелкими многочисленными бугорками около 2 мкм в диаметре. Такая же микроскульптура местами сохранилась и на остальной поверхности брефической части. Взрослая поверхность обеих створок покрыта многочисленными тонкими концентрическими струйками, которые, начинаясь у боковых сторон, быстро превращаются в микроорнамент, состоящий из мелких ромбовидных ячеек, ограниченных низкими изогнутыми валиками, вытянутыми в поперечном направлении. У переднего края ромбовидные ямки снова сменяются волнистыми концентрическими струйками.

Внутреннее строение не наблюдалось.

**Сравнение.** Хотя описанные из Сибири *D. pannula* очень мелкие, их размеры вполне сопоставимы с измерениями того же вида, распространенного в среднем кембрии Невады, которые приводит А. Роуэлл (Rowell, 1980). От *D. ornatella* (Linnarsson, 1876) из среднего кембрия Норвегии (Bruton, Harper, 2000), помимо более мелких размеров (описываемый вид в два–три раза мельче),



**Рис. 5.** *Olenekotretra olenekensis* (Ushatinskaya), 1997: *a–в* – экз. ПИН, № 4290/206: *a* – брюшная створка снаружи, общий вид, *б* – задняя часть той створки, *в* – покрытая бугорками ее брефическая часть; *г* – экз. ПИН, № 5486/160, брюшная створка изнутри; *д, ж* – голотип ПИН, № 4510/141: *д* – спинная створка снаружи, общий вид, *ж* – задняя часть той же створки, увеличено; *е, з* – экз. ПИН, № 4510/146: *е* – спинная створка изнутри, *з* – задняя часть той же створки, увеличено; разрез в среднем течении р. Котуй; средний кембрий, аюсокканский ярус, эйринская свита.

отличается гораздо более узким апикальным углом у дельтирия. У *D. australis* Roberts et Jell, 1990 из среднего кембрия Австралии форма раковины не округленно-овальная, а ближе к прямоугольной, длинный задний край с четко выраженными пропареями, проклинная брюшная интерарея; помимо типичной для диктионин наружной скульптуры, состоящей из многочисленных ячеек, ограниченных изогнутыми валиками, у него четко на всей поверхности видны радиальные ребрышки (Roberts, Jell, 1990).

**Распространение.** Средний кембрий, майский ярус, юнкюлябит-юряхская, лопарская свиты; север Сибирской платформы, разрезы по р. Оленек, Булкурская антиклиналь.

**Материал.** 19 разрозненных створок, главным образом, из разреза р. Оленек.

#### Род *Olenekotretra* Ushatinskaya, nom. nov.

*Olenekina* (non Egorova, 1970): Ушатинская, 1997, с. 55.

**Название рода** – от р. Оленек.

**Типовой вид** – *Olenekina olenekensis* Ushatinskaya, 1997; Сибирская платформа, среднее течение р. Котуй; средний кембрий, майский и аюсокканский ярусы.

**Диагноз.** См.: Ушатинская, 1997, с. 55.

**Видовой состав.** Типовой вид.

**Сравнение.** От близких родов *Paterina* и *Micromitra* отличается развитием в задней части обеих створок по краям дельтирия и нототирия протяженных валиков, почти параллельных заднему краю.

#### *Olenekotretra olenekensis* (Ushatinskaya, 1997)

*Olenekina olenekensis*: Ушатинская, 1997, с. 55, табл. 7, фиг. 6–10.

**Голотип** – ПИН, № 4510/141, спинная створка; Сибирская платформа, среднее течение р. Котуй; средний кембрий, аюсокканский ярус, эйринская свита.

**Описание** (рис. 5, *a–з*). Маленькая (длина брюшных створок 1–1.5 мм, ширина 1.3–1.7 мм; длина спинных створок 0.5–0.9 мм, ширина 0.7–

1.1 мм), неравно-двояковыпуклая раковина эллиптических очертаний, более вытянутая в ширину, со слегка изогнутым задним краем. Брюшная створка более выпуклая, чем спинная, макушка слегка нависает над задним краем. Интераррея невысокая, апсаклинная, дельтирий неширокий, открытый. Спинная створка слабо выпуклая, с узкой интерарреей и открытым нототирием. Поверхность бреклической части покрыта мелкими многочисленными бугорками, на остальной поверхности раковины развиты частые концентрические ребра, которые в задней половине параллельны друг другу, а ближе к переднему краю становятся угловато-изогнутыми. Внутри на дне брюшной створки у концов дельтирия впереди заднего края лежат два низких валика, почти параллельных заднему краю. Пара симметричных отпечатков передних мускульных полей, разделенных низким поднятием, занимает центральную часть створки. Внутри спинной створки близ заднего края, почти параллельно ему, от концов нототирия также расходятся два более высоких валика. Они немного повышаются к боковым сторонам, но не доходят до них. Дно нототирия занято пластиной, к которой, по предположению Уильямса и др. (Williams et al., 1998), могли прикрепляться задние дидукторы. Валики около заднего края могли служить дополнительным местом их прикрепления. Средняя часть створки занята низким, немного расширяющимся кпереди утолщением, по бокам которого лежат отпечатки переднебоковых мускулов-аддукторов, доходящие до середины длины створки. Между ними лежит низкое широкое поднятие, тоже оканчивающееся у середины длины створки.

**З а м е ч а н и я.** При описании вида *Micromitra? semicircularis* Imanaliev et Pelman, 1988 Хольмер с соавт. (Holmer et al., 2001, с. 28) высказали сомнения в обоснованности выделения *Olenekotreta* в качестве самостоятельного рода на основании присутствия у него валиков, параллельных заднему краю внутри спинной створки. По их мнению, внешне изображенные экземпляры сильно напоминают род *Micromitra*, развитие же валиков могло быть связано с очень юной стадией развития (все имеющиеся в коллекции створки не превышают 1–1.5 мм); отсутствие гомеодельтидия также могло быть связано с ювенильной стадией. Однако в имеющемся у нас материале размеры большинства створок из семейства *Paterinidae* не превышают первых миллиметров, но и у *Micromitra*, и у *Dictyonina* гомеодельтидий уже развит, а такой структуры, как описанные валики, у них не было встречено, даже у самых мелких экземпляров.

**Распространение.** Средний кембрий, майский и аюсокканский ярусы, эйринская свита; Сибирская платформа, бассейны р. Котуй и р. Муны.

**М а т е р и а л.** 14 створок из разреза среднего течения р. Котуй; пять створок из разреза по р. Муны.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксарина Н.А.* Брахиоподы // Стратиграфия и фауна нижнего палеозоя северных предгорий Туркестанского и Алайского хребтов. Новосибирск, 1975. С. 91–100.
- Аксарина Н.А., Пельман Ю.Л.* Кембрийские брахиоподы и двустворчатые моллюски Сибири. М.: Наука, 1978. 146 с.
- Воронова Л.Г., Дроздова Н.А., Есакова Н.В. и др.* Ископаемые нижнего кембрия гор Маккензи (Канада). М.: Наука, 1987. 88 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 224).
- Горянский В.Ю.* Класс Inarticulata. Беззамковые // Основы палеонтологии. Мшанки, брахиоподы. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 172–182.
- Егорова Л.И.* Новые трилобиты среднего кембрия севера Сибирской платформы // Палеонтол. журн. 1970. № 4. С. 72–76.
- Иманалиев Ч.И., Пельман Ю.Л.* Беззамковые брахиоподы раннего и среднего кембрия Южного и Северо-Западного Тянь-Шаня // Тр. ИГиГ СО АН СССР. 1988. Т. 720. С. 156–176.
- Кембрийская фауна и флора хребта Джагды (Дальний Восток). М.: Наука, 1975. 208 с.
- Конева С.П.* Некоторые средне- и позднекембрийские беззамковые брахиоподы Малого Каратау (Южный Казахстан) // Биостратиграфия и палеонтология кембрия Северной Азии. М., 1986. С. 201–209.
- Конева С.П.* Новые лингуляты среднего и низов верхнего кембрия разреза по р. Кыршабакты в Малом Каратау // Древнейшие брахиоподы территории Северной Евразии. Новосибирск: ОИГГМ, 1992. С. 88–99.
- Лермонтова Е.В.* Класс Brachiopoda // Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. 1. М.–Л.: Госгеолиздат, 1940. С. 104–108.
- Лермонтова Е.В.* Нижнекембрийские трилобиты и брахиоподы Восточной Сибири. М.: Госгеолтехиздат, 1951. 222 с.
- Пегель Т.В., Егорова Л.И., Шабанов Ю.Л. и др.* Стратиграфия нефтегазоносных бассейнов Сибири. Кембрий Сибирской платформы. Т. 2. Палеонтология. Новосибирск: ИНГГ СО РАН, 2016. 294 с.
- Пельман Ю.Л.* Ранне- и среднекембрийские беззамковые брахиоподы Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1977. 168 с.
- Пельман Ю.Л.* Древнейшие комплексы брахиопод (класс Inarticulata) // Биостратиграфия и палеонтология нижнего кембрия Сибири. Новосибирск, 1979. С. 34–39 (Тр. ИГиГ СО АН СССР. Т. 406).
- Пельман Ю.Л.* Среднекембрийские брахиоподы реки Муны (Лена, нижнее течение) // Биостратиграфия и палеонтология нижнего и среднего кембрия Северной Азии. М.: Наука, 1983. С. 115–128.
- Пельман Ю.Л., Аксарина Н.А., Конева С.П. и др.* Древнейшие брахиоподы территории Северной Евразии. Новосибирск: ОИГГМ, 1992. 145 с.

- Попов Л.Е. Кембрийские беззамковые брахиоподы из северо-западной части Южного острова архипелага Новая Земля // Стратиграфия и фауна палеозоя Новой Земли. Л., 1985. С. 17–30.
- Розанов А.Ю., Миссаржевский В.В., Волкова Н.А. и др. Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия // Тр. Геол. ин-та АН СССР. 1969. Вып. 206. 380 с.
- Розанов А.Ю., Пархаев П.Ю., Демиденко Ю.Е. и др. Ископаемые стратотипов ярусов нижнего кембрия. М.: ПИН РАН, 2010. 227 с.
- Соболев Л.П. Ревизия некоторых средне-позднекембрийских лингулят Удско-Шантарской зоны (Хабаровский край) // Древнейшие брахиоподы территории Северной Евразии. Новосибирск: ОИГГМ, 1992. С. 99–108.
- Ушатинская Г.Т. Новые средне- и верхнекембрийские лингулиды и патериниды севера Сибирской платформы // Палеонтол. журн. 1997. № 5. С. 50–57.
- Ушатинская Г.Т. Микроструктура раковины у древних патеринид (брахиоподы) и ее преобразования в ходе захоронения // Палеонтол. журн. 2020. № 5. С. 49–61.
- Ушатинская Г.Т., Коровников И.В. Ревизия ранне-среднекембрийских лингулид (брахиоподы) Сибирской платформы // Палеонтол. журн. 2014. № 1. С. 28–41.
- Ушатинская Г.Т., Коровников И.В. Ревизия надсемейства Acrothelodea (Brachiopoda, класс Linguliformea, отряд Lingulida) из нижнего и среднего кембрия Сибирской платформы // Палеонтол. журн. 2016. № 5. С. 23–34.
- Ярусное расчленение нижнего кембрия. Атлас окаменелостей. М.: Наука, 1983. 212 с.
- Bell W.Ch. Cambrian brachiopoda from Montana // J. Paleontol. 1941. V. 16. № 3. P. 193–255.
- Berg-Madsen V. A review of the Andrarum Limestone and the upper Alum shale (Middle Cambrian) of Bornholm, Denmark // Bull. Geol. Soc. Denmark. 1985. V. 34. P. 133–143.
- Brock G.A., Percival I.G. Cambrian stratigraphy and faunas at Mount Arrowsmith, northwestern New South Wales // Mem. Assoc. Austral. Palaeontol. 2006. V. 32. P. 75–101.
- Brunton D.L., Harper D.A.T. A mid-Cambrian shelly fauna from Ritland, western Norway and its paleogeographical implications // Bull. Geol. Soc. Denmark. 2000. V. 47. P. 29–51.
- Cocks L.R.M. A review of British Lower Palaeozoic Brachiopods // Palaeontogr. Soc. Monogr. 1978. № 549. 256 p.
- Cooper G.A. New genera of North American brachiopods // J. Wash. Acad. Sci. 1942. V. 32. P. 228–235.
- Engelbretsen M.J. Middle Cambrian lingulate brachiopods from the Murrawong Creek Formation, Northeastern New South Wales // Histor. Biol. 1996. V. 11. P. 69–99.
- Engelbretsen M.J., Shanchi Peng. Middle Cambrian (Wulingian) linguliformean brachiopods from the Paibi section, Huaqiao Formation, Human Province, South China // Mem. Assoc. Austral. Palaeontol. 2007. V. 34. P. 311–329.
- Gonzales-Gomez Ch. Linguliformean brachiopods of the Middle-Upper Cambrian transition from the Val d'Homs Formation, Southern Montagne Noire, France // J. Paleontol. 2005. V. 79. № 1. P. 29–47.
- Henderson R.A., Debrenn F., Rowell A.J., Webers G.F. Brachiopods, archaeocyathids, and Pelmatozoa from the Minaret Formation of the Ellsworth Mountains, West Antarctica // Geol. Soc. Amer. 1992. Mem. 170. P. 249–267.
- Henderson R.A., MacKinnon D.I. New Cambrian inarticulate Brachiopoda from Australasia and the age of the Tasman Formation // Alcheringa. 1981. V. 9. № 4. P. 289–309.
- Hinz I. The Lower Cambrian microfauna of Comley and Rushton, Shropshire England // Palaeontogr. Abt. A. 1987. V. 198. Lief. 1–3. P. 41–100.
- Holmer L.E., Popov L.E. Paterinata // Treatise of Invertebrate Paleontology: Pt H. Brachiopoda, Revised V. 6. Suppl. Lawrence: Univ. Kansas Press, 2007. P. 2578–2579.
- Holmer L.E., Popov L.E., Koneva S.P., Bassett M.G. Cambrian–early Ordovician brachiopods from Malvi Karatau, the western Balkhash region, and Tian Shan, Central Asia // Spec. Pap. Palaeontol. 2001. V. 65. 180 p.
- Holmer L.E., Popov L.E., Lehnert O. Cambrian phosphatic brachiopods from the Precordillera of Western Argentina // GFF. 1999. V. 121. P. 227–242.
- Holmer L.E., Stolk S.P., Skovsted Ch.B. et al. The enigmatic Early Cambrian Salanygolina – a step group of rhynchonelliform chileate brachiopods? // Palaeontology. 2009. V. 52. Pt 1. P. 1–10.
- Kruse P.D. Cambrian palaeontology of the Daily Basin // Govt. Printer Northern Territory. 1990. Rep. 7. 58 p.
- Kruse P.D. Cambrian fauna of the Top Springs Limestones, Georgina Basin // The Beagle. Rec. Northern Territory Mus. Arts Sci. 1991. V. 8. № 1. P. 169–188.
- Kruse P.D. Cambrian palaeontology of the eastern Wiso and western Georgina Basins // Govt. Printer Northern Territory. 1998. Rep. 9. 68 p.
- Landing E. Upper Precambrian through Lower Cambrian of Cape Breton Island: fauna, paleoenvironment and stratigraphic revision // J. Paleontol. 1991. V. 65. P. 570–595.
- Laurie J.R. Class Paterinata // Treatise of Invertebrate Paleontology: Pt H. Brachiopoda, Revised. V. 2. Lawrence: Univ. Kansas Press, 2000. P. 147–157.
- Liang Yue, Holmer L.E., Hu Yazhou, Zhang Zhifei. First report of brachiopods with soft parts from the Lower Cambrian Latham Shale (Series 2, Stage 4), California // Sci. Bull. 2020. <https://doi.org/10.1016/j.scib.2020.05/001>
- Linan E., Mergl M. Lower and Middle Cambrian brachiopods from the Iberia chains and Sierra Morena (Spain) // Rev. Esp. Paleontol. 2001. V. 16. № 2. P. 317–337.
- Lochman C. Fauna of the basal Bonnetterre Dolomite (Upper Cambrian) of the southeastern Missouri // J. Paleontol. 1940. V. 14. № 1. P. 1–53.
- Lochman C., Duncan D. Early Upper Cambrian faunas of Central Montana // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1944. № 54. 181 p.
- Mount J.D. Early Cambrian faunas from the Murble and Providence mountains, San Bernardino County, California // Bull. S. Calif. Paleontol. Soc. 1974. V. 6. P. 31–42.
- Mount J.D. Early Cambrian faunas from Eastern San Bernardino County, California // Bull. S. Calif. Paleontol. Soc. 1976. V. 8. № 12. P. 173–182.
- Palmer A.R. The faunas of the Riley Formation in Central Texas // J. Paleontol. 1954. V. 28. № 6. P. 709–785.

- Percival I.G., Kruse P.D.* Middle Cambrian brachiopods from the southern Georgina Basin of central Australia // Mem. Assoc. Austral. Palaeontol. 2014. V. 45. P. 349–402.
- Popov L.E., Holmer L.E., Hughes N.G. et al.* Himalayan Cambrian brachiopods // Pap. Palaeontol. 2015. V. 1. Pt 4. P. 345–399.
- Popov L.E., Pour M.G., Hosseini M., Holmer L.E.* Furongian linguliform brachiopods from the Alborz Mountains, Iran // Mem. Assoc. Austral. Palaeontol. 2009. V. 37. P. 103–122.
- Roberts J., Jell P.A.* Early Middle Cambrian (Ordian) brachiopods of the Coonigan Formation western New South Wales // Alcheringa. 1990. V. 14. P. 257–309.
- Robson S.P., Godfrey S., Nowlan S., Pratt B.R.* Middle to upper Cambrian linguliformean brachiopods from the Deadwood Formation of subsurface Alberta and Saskatchewan, Canada // J. Paleontol. 2003. V. 77. № 2. P. 201–211.
- Rowell A.J.* Inarticulate brachiopods of the Lower and Middle Cambrian Pioche shale of the Pioche district, Nevada // Univ. Kansas Paleontol. Contrib. 1980. Pap. 98. 26 p.
- Skovsted Ch.B., Holmer L.E.* Early Cambrian brachiopods from North-East Greenland // Palaeontology. 2005. V. 48. Pt 2. P. 325–345.
- Skovsted Ch.B., Knight I., Balthasar U., Boyce W.D.* Depth related brachiopods faunas from the lower Cambrian Forteau Formation of southern Labrador and western Newfoundland, Canada // Palaeontol. Electron. 2017. 20.3.54 A. P. 1–52.
- Skovsted Ch.B., Kuchinsky A., Bengtson S., Holmer L.E.* The problematic early Cambrian fossil Tumulduria compacta represents the detached ventral interarea of a paterinid brachiopod // Acta Palaeontol. Pol. 2014. V. 59. № 2. P. 359–365.
- Skovsted Ch.B., Ushatinskaya G.T., Holmer L.E. et al.* Taxonomy, morphology, shell structure and early ontogeny of *Pelmanotreta* nom. nov. from the lower Cambrian of Siberia // GFF. 2015. V. 137. № 1. P. 1–8.
- Smith P.M., Brock G.A., Paterson J.R.* Linguliformean brachiopods from the early Templetonian (Cambrian Series 3, Stage 5) Giles Creek Dolostone, Amadeus Basin, Northern Territory // Austral. Palaeontol. Mem. 2016. V. 49. P. 125–143.
- Topper T.P., Strotz L.C., Holmer L.E., Caron J.-B.* Survival on the soft seafloor: life strategie of brachiopods from the Cambrian Burgess Shale // Earth-Sci. Rev. 2015. V. 151. P. 266–287.
- Ushatinskaya G.T., Korovnikov I.V.* Revision of the Early and Middle Cambrian Acrotretids (Brachiopoda, Linguliformea) from the Siberian Platform // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 7. P. 689–714.
- Walcott C.D.* Cambrian fauna of China // Smithson. Misc. coll. 1911. № 4. P. 69–109.
- Walcott C.D.* Cambrian Brachiopoda // Monogr. US Geol. Surv. 1912. № 51. Pt I (Text): P. 1–872; Pt II (Plates): P. 1–363, pl. 1–104.
- White C.A.* Preliminary report upon invertebrate fossils collected by the expeditions of 1871, 1872, and 1873, with descriptions of new species // US Geogr. Geol. Explor. West of the 100<sup>th</sup> Meridian (Wheeler). 1874. 27 p.
- Williams A., Holmer L.E.* Ornamentation and shell structure of acrotretoid brachiopods // Palaeontology. 1992. V. 35. Pt 2. P. 657–692.
- Williams A., Popov L.E., Holmer L.E., Cusack M.* The diversity and phylogeny of the paterinate brachiopods // Palaeontology. 1998. V. 41. Pt 2. P. 221–262.
- Winrow P.* A review of Cambrian lingulate brachiopods of England and Wales. PhD thesis. Imp. College Dept of Earth Sci. and Engineering, 2016. 243 p.
- Wotte Th., Mergl M.* Brachiopods from Lower-Middle Cambrian Lancara Formation of the Cantabrian Mountains, Northwest Spain // Mem. Assoc. Austral. Palaeontol. 2007. V. 33. P. 101–122.
- Zell M.G., Rowell A.J.* Brachiopods of the Holm Dal Formation (late Middle Cambrian, center North Greenland // Geoscience. 1988. V. 20. P. 119–144.

## Объяснение к таблице V

Фиг. 1–7. *Paterina alaic* Imanaliev et Pelman, 1988: 1 – экз. ПИН, № 5486/621, брюшная створка снаружи: 1а – общий вид, 1б – брэфическая часть створки; 2 – экз. ПИН, № 5486/622, брюшная створка, стоит на переднем крае, виден открытый дельтирий; 3 – экз. ПИН, № 5486/623, брюшная створка: 3а – общий вид, 3б – вид сбоку, 3в – вид со стороны заднего края; 4 – экз. ПИН, № 5486/624: спинная створка снаружи: 4а – общий вид, 4б – брэфическая часть створки, 4в – вид со стороны заднего края, 4г – вид сбоку, 4д – участок с наружной скульптурой; 5 – экз. ПИН, № 5486/625, спинная створка изнутри; 6 – экз. ПИН, № 5486/626, брюшная створка снаружи: 6а – общий вид, 6б – примакущечная часть; 7 – экз. ПИН, № 5486/627, частично обломанная спинная створка изнутри, хорошо видна часть срединной пластины, примыкающая к интерарее; разрез по нижнему течению р. Оленек; верхи нижнего – нижняя часть среднего кембрия, юнкюлябит-юряхская свита.

Фиг. 8–11. *Micromitra georginaensis* Percival et Kruse, 2004: 8 – экз. ПИН, № 5486/651, брюшная створка снаружи: 8а – общий вид, 8б – примакущечная часть, 8в – вид со стороны заднего края; 9 – экз. ПИН, № 5486/652, брюшная створка снаружи: 9а – общий вид, 9б – брэфическая часть створки, 9в – участок с поверхностной скульптурой; 10 – экз. ПИН, № 5486/653, спинная створка изнутри; 11 – экз. ПИН, № 5486/654, спинная створка снаружи: 11а – общий вид, 11б – вид со стороны заднего края на нототирий; разрез по р. Хос-Нелегер (низовья р. Лены); средний кембрий, амгинский ярус, сэктенская свита, “куонамский язык”.

## Объяснение к таблице VI

Фиг. 1–6. *Micromitra georginaensis* Percival et Kruse, 2004: 1 – экз. ПИН, № 5486/655, брюшная створка снаружи; 2 – экз. ПИН, № 5486/656, брюшная створка снаружи: 2а – общий вид, 2б – вид сбоку в профиль; 3 – экз. ПИН, № 5486/657, неполная брюшная створка снаружи, хорошо виден характер поверхностной скульптуры; 4 – экз. ПИН, № 5486/658, спинная створка снаружи: 4а – общий вид, 4б – брэфическая часть спинной створки; 5 – экз. ПИН, № 5486/659, брюшная створка изнутри; 6 – экз. ПИН, № 5486/660, спинная створка изнутри; разрез по р. Хос-Нелегер (низовья р. Лены); средний кембрий, амгинский ярус, сэктенская свита, “куонамский язык”.

Фиг. 7–10. *Dictyonina pannula* (White, 1874): 7 – экз. ПИН, № 5486/701, частично обломанная брюшная створка снаружи: 7а – общий вид, 7б – примакушечная часть, 7в – вид со стороны заднего края, хорошо виден дельтирий, частично прикрытый гомеодельтидием; 8 – экз. ПИН, № 5486/702, спинная створка снаружи: 8а – общий вид, 8б – примакушечная часть, 8в – вид со стороны заднего края, нототирий открытый, 8г – скульптура на поверхности взрослой створки, 8д – то же, увеличено, 8е – мелкие бугорки на поверхности брегмической части створки; 9 – экз. ПИН, № 5486/703, спинная створка снаружи: 9а – общий вид, 9б – вид со стороны заднего края, 9в – левая половина интерареи той же створки; 10 – экз. ПИН, № 5486/704, брюшная створка снаружи; разрез в нижнем течении р. Оленек; средний кембрий, майский ярус, лопарская свита.

## Revision of Order Paterinida (Brachiopoda) from the Lower and Middle Cambrian of the Siberian Platform

G. T. Ushatinskaya<sup>1</sup>, I. V. Korovnikov<sup>2,3</sup>

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

<sup>2</sup>*Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia*

<sup>3</sup>*Novosibirsk state university, Novosibirsk, 630090 Russia*

This paper continues the revision of brachiopods from order Paterinida from collections of Yu. L. Pelman and our own materials from the Early–Middle Cambrian from the Siberian platform. The first three previous papers see dealt with the Class Linguliformea.

*Keywords:* brachiopods, paterinids, revision, Lower–Middle Cambrian, Siberian Platform

УДК 565.7:551.736(470.13)

## НОВЫЕ BLATTINOPSIDAE (INSECTA: BLATTINOPSIDA) ИЗ ПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ПЕЧОРСКОГО БАССЕЙНА (РЕСПУБЛИКА КОМИ, РОССИЯ) В КОНТЕКСТЕ ЭВОЛЮЦИИ ЛАНДШАФТА И РАСТИТЕЛЬНОСТИ

© 2021 г. Д. С. Аристов<sup>a, b, \*</sup>, А. П. Расницын<sup>a, c, \*\*</sup>, С. В. Наугольных<sup>d, \*\*\*</sup>

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

<sup>b</sup>Череповецкий государственный университет, Череповец, Россия

<sup>c</sup>Музей естественной истории, Лондон, Великобритания

<sup>d</sup>Геологический институт РАН, Москва, Россия

\*e-mail: danil\_aristov@mail.ru

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

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

Поступила в редакцию 28.01.2021 г.

После доработки 01.04.2021 г.

Принята к публикации 08.04.2021 г.

Рассмотрены пермские блаттинопсидовые насекомые воркутской серии Печорского бассейна (Россия, Республика Коми). Описаны *Glaphyrophlebia komia* sp. nov., *G. vorkutensis* sp. nov. и *G. borea* sp. nov. из интинской свиты. Рассмотрен таксономический состав растений пограничного кунгурско-уфимского интервала в Печорском бассейне в сравнении с флорами Приуралья.

**Ключевые слова:** Insecta, Blattinopsida, Blattinopsidae, нижняя пермь, средняя пермь, Россия, палеоботаника

**DOI:** 10.31857/S0031031X21060027

Настоящая работа посвящена описанию новых блаттинопсидовых насекомых, питавшихся растениями (Расницын, 1980б), и обзору флоры из воркутской серии Печорского бассейна (далее для краткости иногда используется термин Воркута). Материал представляет собой керны многочисленных скважин Воркутского и Сейдинского месторождений в Республике Коми, Россия. Местонахождение относится к воркутской серии Печорского угольного бассейна. Насекомые найдены в двух свитах этой серии – лекворкутской и более молодой интинской. Описываемый в данной работе материал по насекомым происходит из пакетов (подсвит) I и Ia интинской свиты. Из этих пакетов (середина интинской свиты) происходят почти все блаттинопсидовые воркутской серии. Из нижележащей лекворкутской свиты указано два остатка блаттинопсид (Расницын и др., 2005). Один остаток из пакета N рудницкой подсвиты отнесен нами к *Insecta incertae sedis*. Второй экз. из той же подсвиты (пакет не известен) представляет собой фрагмент переднего крыла *Blattinopsidae*. Этот фрагмент не описывается, но он отличается от описанных в данной работе видов простой задней ветвью CuA (рис. 1, ж;

табл. VII, фиг. 7, см. вклейку). У *Glaphyrophlebia vorkutensis* sp. nov., *G. borea* sp. nov. и *G. komia* sp. nov. эта жилка ветвится. Остаток наиболее сходен с *G. subcostalis* из Сояны, от которого отличается узким (равным по ширине интеррадиальному) костальным полем за вершиной SC. У *G. subcostalis* это поле вдвое шире интеррадиального (Аристов, Расницын, 2021).

Отложения воркутской серии относят к уфимскому ярусу (Лозовский и др., 2009). Однако относительно возраста этой серии существуют разные точки зрения. Либо она относится к кунгурскому ярусу целиком (Пухонто, Фефилова, 1982; Котляр и др., 2004; Henderson et al., 2012), либо лекворкутская свита относится к кунгурскому ярусу, а интинская – к уфимскому (Водолазская и др., 2013).

Объем и статус уфимского яруса и его граница с кунгурским ярусом остаются предметом острых дискуссий (Лозовский и др., 2009). Мы принимаем кунгурский и уфимский ярусы в их традиционном объеме, относя к последнему соликамский и шешминский горизонты. В настоящей работе мы с некоторой долей условности относим лекворкут-

скую свиту к кунгурскому ярусу, а интинскую свиту – к уфимскому.

Отложения печорской серии сформировались в зоне влажного теплоумеренного морского климата, севернее остальных крупных местонахождений верхов нижней – низов средней перми. Воркута располагалась на палеошироте 39.5° С, Чекарда, Тюлькино и Сояна – на 30.6°, 31.9° и 33.2° С, соответственно. Для последних трех местонахождений был характерен семиаридный климат (Щербаков, 2008), Чекарда, Тюлькино и Сояна имели прибрежноморской (лагунный или дельтовый) генезис ([http://fossilworks.org/bridge.pl?a=collectionSearch&collection\\_no=122753](http://fossilworks.org/bridge.pl?a=collectionSearch&collection_no=122753), [no=103639](http://fossilworks.org/bridge.pl?a=collectionSearch&collection_no=103639) и [no=104992](http://fossilworks.org/bridge.pl?a=collectionSearch&collection_no=104992), соответственно). Отложения Воркуты были лагунно-морскими или лагунно-озерными, причем к интинскому времени морское влияние сильно уменьшается. Отложения пакета Ia, откуда известно большинство блаттинопсид, формировались в пресном водоеме (Пухонто, Фефилова, 1982).

Блаттинопсидовые в воркутской серии в целом составляют 12% остатков насекомых. Однако найдены они все в пакетах I и Ia (кроме одного экз. из лекворкутской свиты). В этих пакетах Blattingopsida составляют 46%. В отличие от блаттинопсидовых, за единственным исключением приуроченных к одному стратиграфическому уровню, остальные отряды насекомых стратиграфически распространены по воркутской серии более равномерно.

Ниже описываются три новых вида рода *Glaephyrophlebia* (Blattingopsidae): *G. komia* sp. nov., *G. vorkutensis* sp. nov. и *G. borea* sp. nov. Ранее из местонахождения Воркута блаттинопсиды указывались как относящиеся к *G. subcostalis* (Martynov, 1928), описанному из местонахождения Сояна (Расницын, 1980а). Этот вид был нами переописан (Аристов, Расницын, 2021), и ниже показано, что материал из Воркуты относится к самостоятельным видам. Большая часть определяемого материала относится к *G. komia*, остальные виды единичны. Сходная ситуация наблюдается в Сояне – все определяемые блаттинопсиды относятся к *G. subcostalis*, *G. iva* Aristov et Rasnitsyn, 2021 известен только по голотипу (Аристов, Расницын, 2021).

#### СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФЛОР КУНГУРСКОГО И УФИМСКОГО (РОУДСКОГО) ЯРУСОВ ПЕЧОРСКОГО ПРИУРАЛЬЯ И СРЕДНЕГО ПРИУРАЛЬЯ

Несмотря на относительную географическую близость Печорского Приуралья и Среднего Приуралья, пермские флоры этих регионов очень существенно различаются. Пермская флора Печорского угольного бассейна и близлежащих раз-

резов Печорского Приуралья обладает совершенно отчетливым ангарским обликом (Залесский, Чиркова, 1938; Пухонто, Фефилова, 1982; Полетаева, Пухонто, 1990; Пухонто, 1998; Исаев и др., 2018; см. здесь рис. 2 и табл. VIII, см. вклейку).

Здесь доминируют остатки голосеменных порядка *Vojnovskyales*, в последние годы обособляемого в самостоятельный класс *Vojnovskyopsida*, с характерными “кордаитоподобными” ланцетовидными листьями и весьма своеобразными репродуктивными органами. Второй по частоте встречаемости группой высших растений, остатки которых могут доминировать в околводных фитоориктоценозах, являются хвощевидные (отдел *Equisetophyta*), представленные, преимущественно, видами, относящимися к семейству черновиевых (*Tchernoviaceae*). Кроме них, но реже, в тех же местонахождениях встречаются папоротники (преимущественно, глейхениевые – роды *Tumidopteris* Naug. и *Prunadaeopteris* Radczenko emend. Naug.), реже – мараттиевые (представители рода *Corsinopteris* Doweld, нуждающегося в ревизии). В интинских (нижнеуфимских, роудских) отложениях разреза по левобережью р. Кожим ниже пос. Кожим-Рудник, обнаружены древнейшие достоверные остатки осмундовых папоротников (*Todites lobulatus* Naug.; подробнее см.: Naugolnykh, 2002).

Таксономическое разнообразие флоры кунгурского яруса стратотипической местности (Среднее Приуралье) исключительно велико. Кунгурская флора нам известна из целого ряда местонахождений, часть из которых вполне заслуженно рассматриваются в качестве особо охраняемых природных территорий (напр., разрез Чекарда, имеющий мировое значение). Не меньшее значение имеет целый комплекс местонахождений, расположенных у с. Матвеево в Пермском крае, по обоим берегам р. Барды (Naugolnykh, 2014). В кунгурской флоре Среднего Приуралья есть представители всех основных групп высших растений, характерных для позднего палеозоя, за очень небольшим исключением.

Главная отличительная особенность флористических комплексов верхней части нижней перми (кожимрудницкая и лекворкутская свиты и их аналоги) и нижней части средней перми (интинская свита) Северного Приуралья, по сравнению с ископаемыми флорами из синхронных отложений Среднего Приуралья, заключается практически в полном отсутствии хвойных и пельтаспермовых. Единичные находки представителей этих групп в лекворкутской, кожимрудницкой и интинской свитах Печорского Приуралья очень сомнительны и нуждаются в детальной проверке. Так, например, за остатки хвойных в некоторых случаях принимались побеги листо-стебельных мхов. Каллиптериды, представленные

ные несколькими видами рода *Permocallipteris* Naug., из которых наиболее широко распространен *P. adzvensis* (Zalessky) Naug., а также родами *Comia* Zalessky и *Compsopteris* Zalessky, появляются в Печорском угольном бассейне и в Печорском Приуралье существенно позднее, в казанском веке (т.е., в отложениях вордского или казанского яруса). Связано это было с миграцией этих растений во второй половине пермского периода из Среднего и Южного Приуралья к северу и северо-востоку, во внешние пределы Ангариды s.s.

Эти различия, скорее всего, были обусловлены разными палеоклиматическими условиями, в которых развивались пермские флоры Среднего Приуралья и Печорского угольного бассейна, в том числе, районы Печорского Приуралья. Климат Среднего Приуралья в конце ранней и начале средней перми был отчетливо семиаридным, сезонно сухим, что подчеркивается присутствием ксерофильных элементов [реликтовые каламитовые *Calamites gigas* Brongn. (подробнее о палеогеографической истории этого вида см.: Наугольных, 2005), каллиптериды, вальхиевые хвойные — *Walchia appressa* Zalessky, *W. bardaena* Zalessky emend. Naug., первые представители вольциевых хвойных — род *Archaeovoltzia* Naug.]. О сезонно сухом климате Среднего Приуралья в конце ранней перми свидетельствуют огромные толщи эвапоритов кунгурского яруса (сульфатные отложения иренского горизонта, а также залежи каменной и калийной солей Березниковского месторождения). В пользу существования жаркого и сухого климата на территории Среднего Приуралья в уфимском веке говорят многочисленные глиптоморфозы каменной соли и сростки кристаллов гипса (“гипсовые солнца”), широко встречающиеся в отложениях соликамского горизонта в бассейне рек Чусовой и Сылвы. По всей видимости, именно теплый климат способствовал тому, что в Среднем Приуралье произрастали древовидные плауновидные отчетливо термофильного облика, отнесенные к самостоятельному роду *Ufadendron* Naug. Представители этого рода были обнаружены и в зоне развития низкоширотной растительности пермского периода (Tang et al., 2020).

В отличие от Среднего Приуралья, климат в середине пермского периода в Печорском Приуралье был существенно более влажным и, возможно, более прохладным. Это отразилось в активном торфо- и углеобразовании в Печорском бассейне, а также в отсутствии заведомых ксерофитов (каллиптериды, вальхиевые хвойные) в отложениях лекворкутской, кожмрудницкой и интинской свит. Те растения, которые присутствуют во флорах обоих регионов (клинолистники: Наугольных, 2015b), хвощевидные семейства черновиевых, в частности, род *Annulina* Neuburg (подробнее см.: Наугольных, Могилникова, 2018), либо произрастали в интразональной околоводной

растительности, либо обладали широкими экологическими амплитудами (напр., войновские). Эти же тенденции продолжились и в казанском веке, в частности, в соянской флоре (Наугольных, 2015a).

В самом общем плане раннепермская растительность, существовавшая в районах, соответствующих современному положению Приполярного и Северного Урала и Приуралья, выглядит несколько более архаично по сравнению со Средним Приуральем, где много эволюционно продвинутых таксонов, таких как разнообразные гинкгофиты и ангаропельтовые.

Интинская свита воркутского разреза, так же как и соответствующие отложения в кожимском разрезе, включает в себя большое количество листьев войновских (остатки этой группы доминируют среди растений), однако они вряд ли представляли собой важный трофический ресурс для насекомых. Дело в том, что до мела (до покрытосеменных) грызущих филофагов среди насекомых практически не было: были потребители семян, плодов и древесины, а также сосущие фитофаги на вегетативных частях растений (Rasnitsyn, Quicke, 2002).

Авторы признательны А.Г. Пономаренко (ПИН РАН) и С.М. Снигиревскому (СПбГУ) за замечания по рукописи. Работа поддержана Программой 15 Президиума Российской академии наук “Проблемы происхождения жизни и становления биосферы” и Госзаданием № 0135-2019-0044 Геологического ин-та РАН.

## О Т Р Я Д BLATTINOPSIDA

### СЕМЕЙСТВО BLATTINOPSIDAE BOLTON, 1925

#### Род *Glaphyrophlebia* Handlirsch, 1906

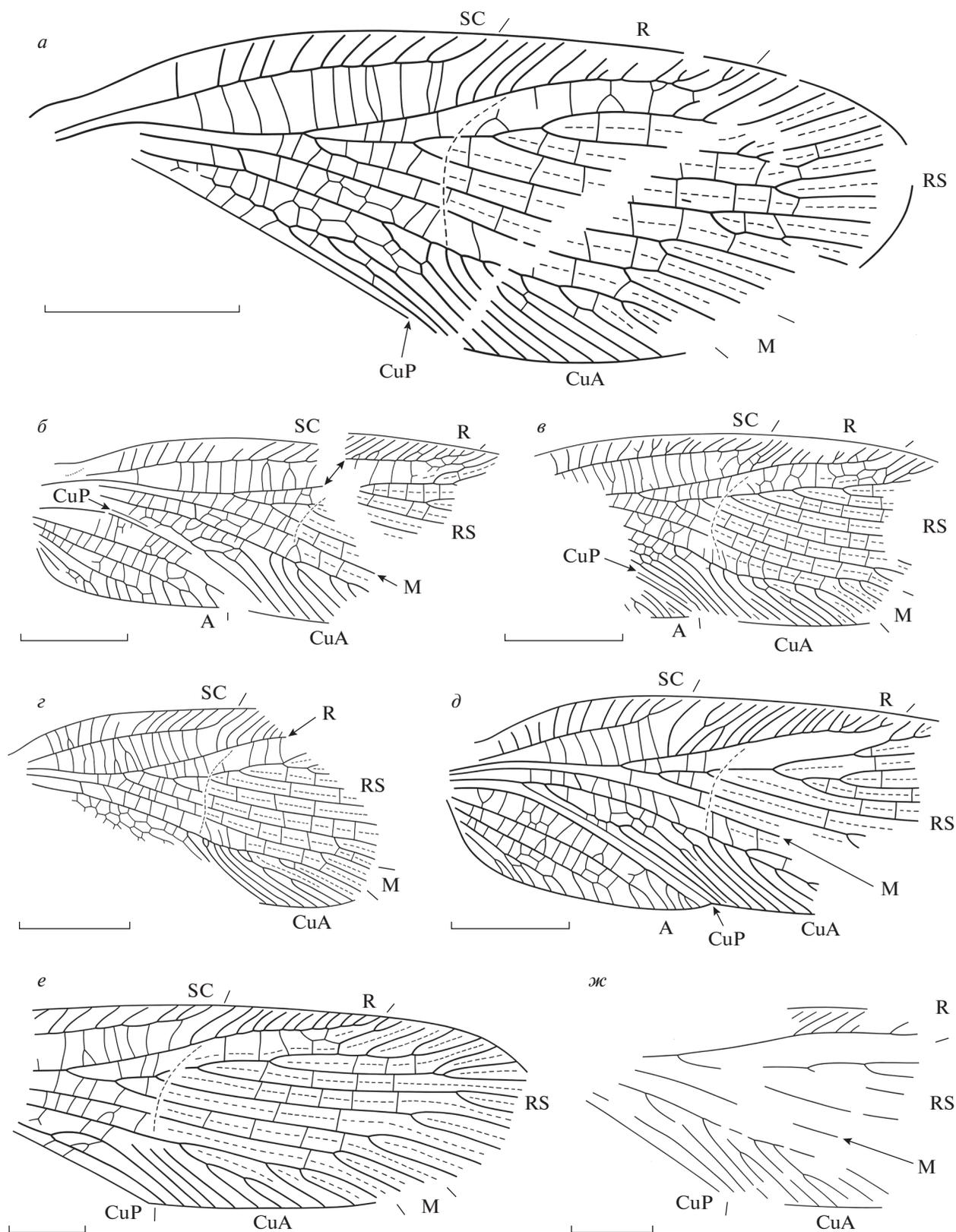
*Glaphyrophlebia komia* Aristov, Rasnitsyn et Naugolnykh, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 1–3

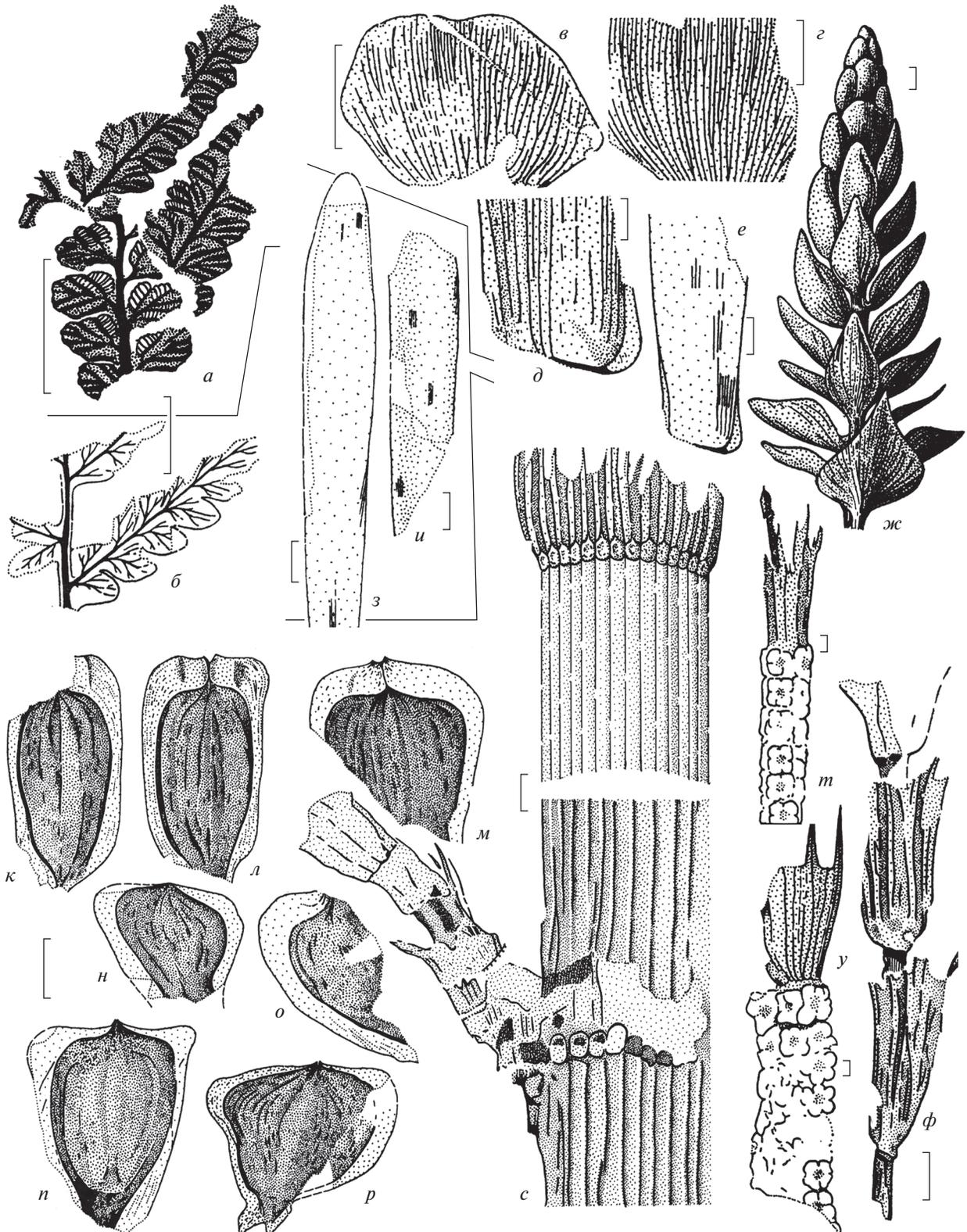
Название вида — от Республики Коми.

Голотип — ПИН, № 1631/157, прямой и обратный отпечатки неполного переднего крыла; Республика Коми, Печорский угольный бассейн, бассейн р. Воркуты, Воркутское месторождение, керн скв. К-1143, глуб. 258.8 м; средняя пермь, уфимский ярус, воркутская серия, интинская свита, пакет I, горизонт Ia.

Описание (рис. 1, а–в). Мелкие насекомые. Костальное поле у основания RS в два раза уже субкостального. SC заканчивается сразу за серединой крыла. Ствол R у своей вершины изогнут S-образно. RS начинается на границе базальной трети крыла, отходит от R одним стволом, с пятью-семью основными ветвями и с 14 или более окончаниями. Основные ветви RS без развилков. M<sub>5</sub> впадает в CuA после ее разделения на ветви, M простая, с двумя-тремя окончаниями. CuA с 10–14 ветвями, “задняя” ветвь CuA образует гре-



**Рис. 1.** Представители семейства Blattinopsidae из Воркутского месторождения (средняя пермь России), передние крылья: *a–в* – *Glarygrophlebia komia* sp. nov.: *a* – голотип ПИН, № 1631/157, *б* – экз. ПИН, № 1631/132, *в* – экз. ПИН, № 1631/497; *г* – *G. vorkutensis* sp. nov., голотип ПИН, № 1631/154; *д, е* – *G. borea* sp. nov.: *д* – голотип ПИН, № 1631/148; *е* – экз. ПИН, № 1631/128; *ж* – *Glarygrophlebia* sp., экз. ПИН, № 1206/19. Длина масштабной линейки на *a–д* соответствует 2 мм, на *е, ж* – 1 мм.



**Рис. 2.** Наиболее характерные представители кунгурской (кожимрудницкая свита, местонахождение Кожим-4) и уфимской (интинская свита, местонахождение Кожим-5) флор Кожимского разреза (Печорское Приуралье): *a* – *Corsinopteris semiliberus* (Naug.) Doweld, мараттиевый папоротник; *b* – *Pecopteris* cf. *borealis* Zalesky, фрагмент пера папоротника; *v, z* – *Nephropsis* (*Sulcinephropsis*) sp., чешуевидный лист войновскиевского; *d, e* – *Ruffloria* (*Alatoruffloria*) aff. *derzavini* (Neuburg) S. Meyen; *zh* – реконструкция апикальной части побега войновскиевского, по материалам из местонахождения Кожим-5; *z, u* – *Ruffloria* (*Alatoruffloria*) cf. *recta* (Neuburg) S. Meyen; *k-p* – семена *Samaropsis vorcutana* Tschirkova; *c-f* – хвощевидное *Paracalamitina striata* Zalesky emend. Naug. Местонахождения: Кожим-5 (*a-ж, k-p; c-f*); Кожим-4 (*b, z, u*); деталинные привязки см. в: (Наугольных, 2007). Длина масштабной линейки: 1 см (*a-u*); 2 мм (*k-f*).

бень из трех-четырех ветвей. CuP прямая, A<sub>1</sub> простая, A<sub>2</sub> с пятью ветвями и более чем с 13 окончаниями. Поперечные жилки простые, Y-образные, могут образовывать двойной ряд ячеек в медиальном и интеркубитальном полях.

Размеры в мм: длина переднего крыла 9.5–11.

Сравнение. *G. komia* sp. nov. наиболее близок к *G. borea* sp. nov. из Воркутского месторождения, от которого отличается узким костальным полем и обильно ветвящейся “задней ветвью” CuA. У *G. borea* костальное поле у основания RS немного уже субкостального, “задняя” ветвь CuA с двумя окончаниями. От *G. subcostalis* новый вид отличается узким костальным полем и гребенчатой “задней” ветвью CuA. У *G. subcostalis* костальное поле в 1.5 раза уже субкостального, задняя ветвь CuA с двумя окончаниями (Аристов, Расницын, 2021).

Материал. Кроме голотипа, три экземпляра из горизонта I Воркутского месторождения: экз. ПИН, №№ 1206/21, 25, 31; 21 экз. из горизонта Ia того же месторождения: экз. ПИН, №№ 1206/22; 1631/127, 129, 130, 131, 132, 137, 138, 141, 143, 149, 151, 157, 158, 262; 263; 264, 356, 495, 496, 497, 499 и один экз. (ПИН, № 1631/502) из горизонта I Сейдинского месторождения.

*Glyphyrophlebia vorkutensis* Aristov, Rasnitsyn et Naugolnykh, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 4

Название вида — от местонахождения Воркута.

Голотип — ПИН, № 1631/154, прямой и обратный отпечатки неполного переднего крыла; Республика Коми, Воркутское месторождение, керн скв. К-1143, глуб. 258.8 м; средняя пермь, уфимский ярус, интинская свита, горизонт Ia.

Описание (рис. 1, з). Мелкие насекомые. Передний край переднего крыла в его базальной половине выпуклый. Костальное поле у оснований RS уже субкостального. SC заканчивается перед уровнем вершины CuP, изогнута параллельно переднему краю крыла. RS начинается перед границей базальной трети крыла, отходит от R двумя стволами. Передний из них более чем с семью ветвями, задний с коротким концевым развилком. Основные ветви RS, кроме передней, с развилками. M простая, с коротким концевым развилком. CuA начинает ветвиться после впадения M<sub>5</sub>, неправильно гребенчатая, с 10 ветвями. Поперечные жилки простые и Y-образные, образуют ряды ячеек в основании интеркубитального поля.

Размеры в мм: длина сохранившегося фрагмента 6.7, предполагаемая длина переднего крыла 9.5.

Сравнение. *G. vorkutensis* sp. nov. наиболее близок к *G. uralensis* (Martynov, 1940) из нижне-

пермского местонахождения Чекарда (кунгурский ярус Пермского края России), от которого отличается короткой SC. У *G. uralensis* SC заканчивается за уровнем вершины CuP (Расницын, 1980). От *G. subcostalis* (Martynov, 1928) новый вид отличается RS, отходящим от R двумя стволами. У *G. subcostalis* RS отходит одним стволом (Аристов, Расницын, 2021).

Материал. Голотип.

*Glyphyrophlebia borea* Aristov, Rasnitsyn et Naugolnykh, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 5, 6

Название вида от βόρειο *grec.* — север.

Голотип — ПИН, № 1631/148, прямой и обратный отпечатки неполного переднего крыла; Республика Коми, Воркутское месторождение, керн скв. К-1006, глуб. 420.8–425.2 м; средняя пермь, уфимский ярус, интинская свита, горизонт Ia.

Описание (рис. 1, д, е). Мелкие насекомые с широкими передними крыльями (длина переднего крыла примерно в 2.8 раза больше ширины). Передний край переднего крыла выпуклый. Костальное поле у оснований RS немного уже субкостального, SC слабо изогнута S-образно, заканчивается перед серединой крыла или у его середины. R с небольшим S-образным изгибом. RS начинается на границе базальной трети крыла, отходит от R одним стволом, не всегда правильно гребенчатый назад, более чем с 10 ветвями. Основные ветви RS с развилками. M<sub>5</sub> впадает в CuA после ее разделения на ветви, M лишь с конечным развилком. CuA с более чем с 11 ветвями, основание одной из них теряется среди поперечных жилок, задняя (отходящая от CuA до ее слияния с M<sub>5</sub>) с четким простым развилком. CuP прямая. Клавус небольшой, A<sub>1</sub> простая, с пятью веточками у вершины, A<sub>2</sub> с четырьмя ветвями и 11 окончаниями. Поперечные жилки простые, Y- и H-образные в клавусе и образующие двойной ряд ячеек между ветвями CuA и анальными жилками.

Размеры в мм: длина сохранившегося фрагмента переднего крыла голотипа 8.3, предполагаемая длина переднего крыла 9–10.

Сравнение. Новый вид наиболее близок к *G. subcostalis* (Martynov, 1928) из среднепермского местонахождения Сояна (казанский ярус Архангельской обл. России), от которого отличается четким развилком на задней ветви CuA. У *G. subcostalis* область развилка дезинтегрирована, и ветви отходят от поперечных жилок (Аристов, Расницын, 2021).

Материал. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 1613/126, 128 из типового местонахождения.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристов Д.С., Расницын А.П. Новый и малоизвестные виды Blattinopsidae (Insecta: Blattinopsida) из средней перми России // Палеонтол. журн. 2021. № 3. С. 49–53.
- Водолазская В.П., Опаренкова Л.И., Зархидзе Д.В. и др. Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1 : 1000000 (третье поколение). Серия Уральская. Лист Q-40 – Печора. Объяснительная записка. – СПб.: Картогр. фабрика ВСЕГЕИ, 2013. 365 с.
- Залесский М.Д., Чиркова Е.Ф. Пермская флора Печорского Урала и хребта Пай-Хой. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 52 с.
- Исаев В.С., Наугольных С.В., Кирилишина Е.М. Пермские ископаемые растения из отложений воркутской серии Печорского угольного бассейна в коллекции Музея земледелия МГУ им. М.В. Ломоносова // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геол. 2018. № 4. С. 42–51.
- Котляр Г.В., Косовая О.Л., Шишлов С.Б. и др. Граница отделов перми в разнофациальных отложениях севера Европейской России // Стратигр. Геол. корреляция. 2004. Т. 12. № 5. С. 29–54.
- Лозовский В.Р., Миних М.Г., Грунт Т.А. и др. Уфимский ярус Восточно-Европейской шкалы: статус, валидность, корреляционный потенциал // Стратигр. Геол. корреляция. 2009. Т. 17. № 6. С. 46–58.
- Наугольных С.В. Пермский каламит *Calamites gigas* Brongniart, 1828: морфологическая концепция, палеоэкология и значение для палеофитогеографии и палеоклиматологии // Палеонтол. журн. 2005. № 3. С. 94–103.
- Наугольных С.В. Пермские флоры Урала. М.: Геос, 2007. 322 с. (Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 524).
- Полтаева Е.И., Пухонто С.К. Флора // Угленосная формация Печорского бассейна. Л.: Наука, 1990. С. 37–43.
- Пухонто С.К. Стратиграфия и флористическая характеристика пермских отложений угольных месторождений Печорского бассейна. М.: Научн. мир, 1998. 312 с.
- Пухонто С.К., Фефилова Л.А. Макрофлора // Палеонтологический атлас пермских отложений Печорского угольного бассейна. Л.: Наука, 1982. С. 28–92.
- Расницын А.П. Надотряд *Caloneuroidea*. Отряд *Blattinopsida* // Историческое развитие класса насекомых / Ред. Родендорф Б.Б., Расницын А.П. М.: Наука, 1980а. С. 38–41 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 178).
- Расницын А.П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука, 1980б. 192 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 174).
- 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.
- Щербаков Д.Е. О пермских и триасовых энтомофаунах в связи с биогеографией и пермо-триасовым кризисом // Палеонтол. журн. 2008. № 1. С. 15–32.
- Henderson C.M., Davydov V.I., Wardlaw B.R. The Permian Period // Gradstein F.M., Ogg J.G., Schmitz M.D., Ogg G.M. The Geologic Time Scale. Elsevier, 2012. P. 643–679.
- Naugolnykh S.V. A new species of *Todites* Seward with in situ spores from the Upper Permian of Pechora Cis-Urals (Russia) // Acta Palaeontol. Pol. 2002. V. 47. № 3. P. 469–478.
- 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. and 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. 2015a. V. 49. № 11. P. 1193–1205.
- Naugolnykh S.V. Sphenophylls from the Permian deposits of the Pechora Cis-Urals (Russia) // Wulfenia. 2015b. V. 22. P. 95–112.
- Naugolnykh S.V., Mogilnikova I.S. *Annulina* Neuburg, a genus of Palaeozoic equisetophytes of Angaraland: new insights into morphology and systematic position // Kazan Golovkinsky Stratigr. Meeting. Advances in Devonian, Carboniferous and Permian Research: Stratigraphy, Environments, Climate and Resources. Kazan, 2018. P. 197–201.
- Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. (eds.). History of Insects. Dordrecht etc.: Kluwer Acad. Publ., 2002. 517 p.
- 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.

## Объяснение к таблице VII

- Фиг. 1–3. *Glaphyrophlebia komia* sp. nov., передние крылья: 1 – голотип ПИН, № 1631/157; 2 – паратип ПИН, № 1631/132; 3 – экз. ПИН, № 1631/497.
- Фиг. 4. *Glaphyrophlebia vorkutensis* sp. nov., голотип ПИН, № 1631/154, переднее крыло.
- Фиг. 5, 6. *Glaphyrophlebia borea* sp. nov., передние крылья: 5 – голотип ПИН, № 1631/148; 6 – экз. ПИН, № 1631/128.
- Фиг. 7. *Glaphyrophlebia* sp., экз. ПИН, № 1206/19, переднее крыло; Россия, Республика Коми, Воркутское месторождение; средняя пермь, уфимский ярус).

## Объяснение к таблице VIII

- Фиг. 1. Одно из пыльцевых зерен, извлеченных из микроспорангиев *Vojnovskya*-подобного репродуктивного органа, изображенного здесь на табл. VIII, фиг. 2.
- Фиг. 2. *Vojnovskya*-подобный репродуктивный орган, PGt – участок, из которого были извлечены пыльцевые зерна; Россия, Республика Коми, местонахождение Кожим-4; нижняя пермь, кунгурский ярус.
- Фиг. 3. *Sphenophyllum somiense* Tschirkoва, облиственный побег клинолистника; Россия, Республика Коми, Хальмерское месторождение, скв. ХК-157, глуб. 400 м; средняя пермь, уфимский ярус.
- Фиг. 4. *Sinopteris semilibera* (Naug.) Doweld, мараттиевый папоротник; Россия, Республика Коми, местонахождение Кожим-5; средняя пермь, уфимский ярус.

## **New Blattinopsidae (Insecta: Blattinopsida) in the Permian of Pechora Basin (Komi Rep., Russia) in the Context of Landscape and Vegetation Evolution**

**D. S. Aristov<sup>1,2</sup>, A. P. Rasnitsyn<sup>1,3</sup>, S. V. Naugolnykh<sup>4</sup>**

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

<sup>2</sup>*Cherepovets State University, Cherepovets, 162602 Russia*

<sup>3</sup>*Natural History Museum, London, Cromwell Road, South Kensington, London, SW7 5BD UK*

<sup>4</sup>*Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119017 Russia*

Permian Blattinopsida in the Vorkuta Series of Pechora Basin (Komi Rep., northern Russia) are reviewed. *Glaphyrophlebia komia* sp. nov., *G. vorkutensis* sp. nov. and *G. borea* sp. nov. are described from Inta Formation. Taxonomic composition of plants in the Kungurian-Ufimian interval is analyzed for the Pechora basin in comparison with that in Middle Cisuralian.

*Keywords:* Insecta, Blattinopsida, Blattinopsidae, Lower Permian, Middle Permian, Russia, paleobotany

## ПЕРМСКИЕ ТРИАПЛИДЫ (COLEOPTERA, TRIAPLIDAE), ЕЩЕ ОДНА МЕЗОЗОЙСКАЯ ГРУППА ЖУКОВ В ТЕРМИНАЛЬНОЙ ПЕРМИ

© 2021 г. А. Г. Пономаренко\*

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

\*e-mail: [aponom@paleo.ru](mailto:aponom@paleo.ru)

Поступила в редакцию 23.05.2020 г.

После доработки 28.09.2020 г.

Принята к публикации 06.10.2020 г.

Пересмотрено систематическое положение жуков *Tomiarplus* gen. nov., *T. sibiricus* (Volkov, 2013), *T. minimus* sp. nov., *Tunguskagyrgus* Yan, Beutel et Lawrence, 2018, *T. planus* Yan et al., 2018, *T. yani* sp. nov., описанных из отложений, близких к пермо-триасовой границе в Тунгусском и Кузнецком бассейнах; эти таксоны предлагается рассматривать принадлежащими к семейству Triaplidae, ранее известному только из верхнего триаса. Поддерживается мнение о том, что *Tunguskagyrgus* не принадлежит к семейству вертячек (Kirejtshuk, Prokin, 2018). Отвергается синонимизация Triaplidae и Coleocatiniidae (Kirejtshuk, Prokin, 2018). Жук, рассматривавшийся как один из триапид, описывается как *Permocatinius* gen. nov., *P. tomiensis* sp. nov. в семействе Coleocatiniidae Ponomarenko et Prokin, 2015. Многочисленность пермских триапид подтверждает представления о том, что новые группы появляются не после и в результате пермо-триасового кризиса, а до него. На горном плато сибирских траппов нет падения разнообразия ни растений (Садовников, 2016), ни животных, и именно горные сооружения были наиболее вероятными рефугиями сохранения биоразнообразия во время кризиса.

**Ключевые слова:** Coleoptera, Coleocatiniidae, Gyridae, новые таксоны, пермо-триасовый кризис, сибирские траппы

**DOI:** 10.31857/S0031031X21050135

### ВВЕДЕНИЕ

Семейство Triaplidae было предложено (Пonomаренко, 1977) для новых жуков из верхнего триаса Мадыгена (Средняя Азия). Название отражало определенное сходство новых жуков с жуками семейства Haliplidae, которых традиционно относят к адефагам, хотя они имеют и целый ряд признаков, характерных для архостемат, особенно в строении крыльев (Пonomаренко, 1977). У Haliplidae и Triaplidae задние тазики имеют необычно длинные медиальные отростки и большие бедренные покрывки. Неожиданно оказалось, что многие древнейшие адефаги, карабоиды и дитискоиды, также имели большие бедренные покрывки. Появилась возможность по-новому представить взаимоотношение адефаг и архостемат, что и было сделано в указанной выше публикации. В момент выделения семейства Triaplidae высшие подотряды жуков, Polyphaga и Aderphaga, были известны только с позднего триаса, и пред-

полагалось, что они возникли в триасе (Пonomаренко, 1969). К настоящему времени стало известно, что это предположение было ошибочным, и высшие подотряды уже существовали в терминальной перми. В терминальной перми (Кузнецкий бассейн, Бабий Камень; мальцевская свита, кедровские слои) были найдены и Haliplidae (Ponomarenko, Prokin, 2015), к сожалению, еще не описанные.

Из этого же местонахождения был описан как новый вид *Triarplus sibiricus* Volkov, 2013, довольно крупный жук посредственной сохранности с большими бедренными покрывками (Волков, 2013). Затем в том же местонахождении был найден остаток жука лучшей сохранности, он был сходного внешнего вида и примерно того же размера. Он рассматривался как принадлежащий к тому же виду, и в дальнейшем обсуждение строения и систематического положения *T. sibiricus* в основном основывалось не на голотипе, а на этом экземпляре. Так, утверждалось, что жуки этого

вида не имели больших бедренных покрывок задних тазиков (Kirejtshuk, Prokin, 2018), тогда как на обратном отпечатке голотипа бедренные покрывки видны. При электронно-микроскопическом изучении голотипа на его надкрылье были обнаружены маленькие (длиной около 0.1 мм) черточки, расположенные по большей части неправильными поперечными рядами. Предполагается, что это волоски, от которых сохранилась лишь часть. Такие же структуры могут быть видны на электронных изображениях нескольких изолированных надкрылий из того же местонахождения. Кажется, что они расположены на той же поверхности, что и фрамбоиды пирита. Сохранение фрамбоидов более вероятно под надкрыльем, возможно, что и волоски были расположены на его нижней поверхности. В местонахождении было найдено несколько крупных (до 1 см) изолированных надкрылий с гладкой верхней поверхностью и продольным вдавлением на боковом крае (схиза). Поскольку крупные жуки в местонахождении очень редки, эти надкрылья рассматривались как принадлежащие жукам того же вида. Изучение голотипа и дополнительного экземпляра показало существенные различия между ними и отличия от типового вида рода *Triaplus* Ponomarenko, 1977. Об этом свидетельствуют большие поперечные передние тазики, разделенные у голотипа *T. sibiricus* переднегрудным отростком, достигающим до их вершины. У дополнительного экземпляра контакт передних тазиков виден плохо, и нельзя решить, разделены тазики переднегрудным отростком или нет. У него задние тазики оказались много короче, чем у голотипа. На голотипе можно видеть многочисленные фрамбоиды пирита, тогда как на втором экземпляре их нет. Эти два остатка отличаются по размерам, ширине лба, форме переднеспинки и метэпистерна, относительной длине последнего стернита брюшка, и должны быть описаны как представители разных видов, хотя частично эти отличия могут зависеть от условий захоронения. Голова и переднеспинка голотипа направлены прогнатно; у второго экземпляра они повернуты вбок на правую сторону и голова немного отогнута вниз, с чем частично могут быть связаны различия в форме этих частей тела. Оба экземпляра имеют на среднегрудке большие округлые выемки для вкладывания передних тазиков; на отпечатках между ними и тазиками значительное расстояние, так что прижизненное положение переднегруды и головы должно было быть наклонным, или даже ортогнатным. На новом экземпляре бедренные покрывки видны лишь фрагментарно, они часто вообще не видны, если налегают на брюшко, и об их присутствии можно судить только по разной пунктировке базальных стернитов брюшка с правой и левой стороны.

Поэтому ниже эти жуки описываются как представители разных видов, и для *T. sibiricus* Volkov, 2013 описывается особый род, который, тем не менее, можно оставить в семействе *Triaplidae*, поскольку различия между *T. sibiricus* и остальными *Triaplidae* не больше, чем между разными родами семейства *Schizophoridae*. Для второго экземпляра (ПИН, № 4887/348) описывается новый род в семействе *Coleocatinidae* Ponomarenko et Prokin, 2015 (= *Catiniidae* Ponomarenko, 1968).

Наконец, недавно еще одна экспедиция на местонахождении Бабий Камень (начальник А.В. Храмов) собрала значительную коллекцию, почти вдвое увеличив число жуков. Среди них оказалось два экземпляра, возможно, принадлежащих жукам того же рода. Они много меньше по размерам, чем голотип *T. sibiricus*, так что не могут принадлежать к тому же виду. К сожалению, оба жука неполной сохранности. Присутствует только один признак, сближающий этих жуков с *Tomiaplus*. Это характерные короткие черточки (или волоски) на надкрыльях. У одного (экз. ПИН, № 4887/704) видны длинные срединные отростки задних тазиков. Большие поперечные передние тазики, разделенные отростком, сближают его с голотипом *T. sibiricus*. Поскольку второй экземпляр много меньше, ниже он описывается как второй вид рода *Tomiaplus*. Вторым экземпляром (ПИН, № 4887/626) еще меньше, и у него не видны достаточно отчетливо структуры нижней стороны. У него отличное от всех остальных триапид строение переднегруды, которая не вырезана спереди. В настоящее время предпочтительнее не рассматривать этот вид среди триапид.

Похожие жуки найдены в местонахождении Анакит-3 в Тунгусском бассейне (Средняя Сибирь, Красноярский край; верхняя пермь, таймырский ярус, лебедевский горизонт). Они также имеют длинные медиальные отростки задних тазиков, длина которых лишь немного уступает ширине тазика. Они были описаны как новый род и вид *Tunguskagyus planus* Yan, Beutel et Lawrence, 2018 и отнесены к вертячкам (Yan et al., 2018). Еще до выхода этой публикации они были переизучены, объединены в один род с *Triaplus sibiricus* Volkov, 2013 и помещены в семейство *Triaplidae*, которое было переведено в схизофороидные архостематы в (Kirejtshuk, Prokin, 2018). При этом интерпретация строения была радикально изменена; признаки, по которым данный жук был отнесен к вертячкам, были сочтены артефактом: глаза были описаны как простые, а не двойные, строение базальных члеников антенн, как не соответствующее таковому вертячек, брюшко описано как имеющее только пять видимых стернитов, ноги как ходильные (Kirejtshuk, Prokin, 2018). Предложенная интерпретация строения мало отличалась от той, что получилась у меня в резуль-

тате изучения этого же материала. Есть, однако, и важные отличия.

В обеих публикациях голова голотипа считается прогнатной, однако с самого начала я считал, что она ортогнатная. На это указывает то, что голова поперечная, и на образце, по моему мнению, не видно структур ни верхней, ни нижней стороны головы. Ни в одной публикации не отражено то, что на голове есть несколько фрамбоидов пирита, весьма похожих на фасеточные глаза. В последней публикации утверждается, что у голотипов *Triaplus sibiricus* и *Tunguskagyus planus* нет больших бедренных покрывшек, однако на первом из них они видны достаточно отчетливо, почему он и был помещен в род *Triaplus*. Задние тазики описаны как “сильно поперечные” (Kirejtshuk, Prokin, 2018, с. 879), но на рис. 5 в той же работе их длина составляет четыре пятых ширины, тогда как у рода *Hadeocoleodes* лишь менее двух пятых. Это отличие не позволяет относить *Tunguskagyus* к схизофороидам и подтверждает справедливость сближения *Triaplus sibiricus* и *Tunguskagyus planus* с *Triaplus*.

Наконец, недавно А.С. Башкуевым среди немаркированного материала из местонахождения Анакит, без указания конкретной точки сбора, был обнаружен еще один остаток жука, похожий на голотип *Tunguskagyus planus*, но существенно большего размера и отличающийся пропорциями тела (экз. ПИН, № 2362/22). Этот остаток имеет лучшую сохранность, и на нем ноги сохранились как объемные структуры. При этом границы склеритов видны плохо, и на фотографиях, сделанных при косом освещении, лучше видна тень от склерита, чем его граница. На изображениях, сделанных при большом увеличении на СЭМ видно, что граница размывается из-за того, что остаток состоит из пеплового материала, частицы которого уплощены в чешуйки, слегка смещенные друг относительно друга. Из-за этого не удается получить ни качественных фотографий, ни прорисовок. Даже границы стернитов брюшка, обычно видимые хорошо, на отпечатке точно установить невозможно. Наравне с ними видны и другие поперечные структуры, вероятно, границы тергитов. В зависимости от характера освещения образца лучше видны то одни, то другие наборы поперечных структур, почему число и пропорции склеритов трудно установить. Те же трудности встречаются и при определении числа и формы члеников лапок. Под надкрыльями видны и продольные структуры, по-видимому, жилкование сложенных крыльев, но его строение восстановить не удалось. Можно видеть только овальные структуры, очень похожие на *oblongum* *Hydradephaga*. Поскольку они видны на одном и том же месте под обоими надкрыльями и хуже, но все же видны на голотипе; гипотеза, что это все же *oblongum*, представляется весьма вероятной.

На некоторых электронных изображениях, возможно, видны структуры, похожие на длинные щетинкоподобные образования на задних голених. Возможно, это остатки плавательных волосков.

Авторы рода *Tunguskagyus* опубликовали статью (Beutel et al., 2019), содержащую некоторые новые результаты переизучения голотипа *T. planus*. Отвергается большая часть соображений А.Г. Кирейчука и А.А. Прокина (Kirejtshuk, Prokin, 2018), причем главным недостатком их работы признается то, что не были использованы кладистические методы. Не могу с этим согласиться. За 60 лет занятий филогенией жуков я не могу припомнить ни одного случая, когда кладистическими методами был бы получен результат, существенно превосходящий результаты, полученные традиционными методами. Обвинение филогенетиков, работающих традиционными методами, в том, что их гипотезы не могут быть фальсифицируемы, несправедливо. Единственный метод фальсификации филогенетических деревьев — это накопление палеонтологических фактов, и он применим к филогенетическим гипотезам, полученным любым способом. Приходится еще раз остановиться на характере глаз — цельные они или разделенные, как по-прежнему утверждают авторы; это мне, несмотря на тщательные поиски, найти не удалось. Зато ноги действительно присутствуют, но сохранились они настолько плохо, что их можно изобразить только предположительно.

Описываемые остатки интересны не только сами по себе как дающие важный материал для понимания эволюции жуков на одном из базальных этапов, но и как значимые свидетельства характера прохождения пермо-триасового экологического кризиса. Оба местонахождения, где они найдены, находятся во временной близости к границе палеозоя и мезозоя, и образовывались во время пермо-триасового события. Ныне большинство исследователей считает, что причиной этого события было колоссальное извержение, давшее вулканогенную толщу Тунгусских траппов. Климатические и ландшафтные последствия этого извержения преобразовали всю экосистему Земли, однако детальное изучение межтрапповых отложений, проведенное, главным образом, Г.Н. Садовниковым, показало, что на самом базальтовом плато картина вовсе не была апокалиптической и существовали достаточно нормальные для этого времени фитоценозы. Многочисленность и разнообразие остатков насекомых также подтверждает выводы Садовникова. Местонахождения Тунгуски и Кузбасса, возможно, образовались в результате единого гигантского вулканического события (Svetlitskaya, Nevolko, 2016): Анакит — в конце туфогенно-осадочного этапа строительства плато, а Бабий Камень, в разрезе которого также присутствуют дайки и покро-

вы базальтов, возник несколько позже, перед массовым излиянием базальтов, когда они распространились далеко от центра извержения. Возможно, что дайки и покровы базальтов Кузнецкого бассейна — это тоже часть базальтов Сибирских траппов и они синхронны. Считается, что высота вулканогенного плато была более 1.5 км, и на этом горном сооружении существовали условия, приемлемые для достаточно обильной жизни и во время термического максимума в середине индского времени (Sun et al., 2012). М.П. Арефьев в важной работе о распределении изотопов углерода и кислорода в карбонатах Русской платформы в конце перми — начале триаса выразил сомнение о связи вымирания с излиянием базальтов, поскольку близ границы имело место не потепление, а значительное похолодание (Арефьев и др. 2015), однако следует заметить, что в начале события была стадия взрывного вулканизма с выбросом в атмосферу огромного количества пепла и соединений серы, что не могло не вызвать заметного похолодания. Представляется, что образование вулканогенных отложений Тунгусского бассейна было однократным событием и заняло ничтожное в геологическом смысле время. Само по себе однократное извержение такой чудовищной мощности вне вулканических областей требует специального объяснения. Оно было предложено в виде воздействия ударной волны в земном ядре после падения крупного астероида, способного пробить земную кору. Подходящие астроблемы известны в южном полушарии. Находки метеоритного вещества известны в верхневятских отложениях Русской платформы (Арефьев, Цельмович, 2017). Более подробно эти соображения изложены в специальной статье (Пономаренко, 2017), хотя новые факты и концепции появляются так быстро, что она уже несколько устарела.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изученный материал хранится в коллекции лаборатории артропод Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН, Москва (ПИН).

Были использованы сканирующий электронный микроскоп Tescan Vega XMU и световой стереоскопический микроскоп Leica M165C с цифровой камерой Leica DFC420 (ПИН РАН).

Рисунки по фотографиям и фототаблицы выполнены в программе Corel Draw. Условные обозначения: сплошные линии — границы склеритов и частей тела, волоски; пунктирные линии — неясные границы склеритов, частей тела и борозд, места повреждения отпечатка, структуры, перекрывающие друг друга.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН I.22П “Эволюция

органического мира и планетарных процессов”. Автор благодарит Р.А. Ракитова за электронно-микроскопическое исследование остатков, Е.В Яна и А.А. Прокина за помощь в подготовке публикации.

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### СЕМЕЙСТВО TRIAPLIDAE PONOMARENKO, 1977

#### Род *Tomiaplus* Ponomarenko, gen. nov.

Название рода — от р. Томи (им. пад.: р. Томь) и рода *Triaplus*.

Типовой вид — *Triaplus sibiricus* Volkov, 2013.

Диагноз. Голова слабо поперечная, почти прогнатная. Передние тазики большие, поперечные, косые, разделены переднегрудным отрезком. Щиток округло-треугольный. Среднегрудка довольно длинная, спереди с парными округлыми вырезками для вхождения вершин передних тазиков. Средние тазики большие, округлые. Метэпистерн сильно расширен вперед. Заднегрудка поперечная, округло сужена вперед. Длина медиального отростка заднего тазика почти равна его ширине на переднем крае. Голени и бедра с короткими редкими волосками, плавательные волоски отсутствуют. Надкрылья гладкие, без точечных борозд; при большом увеличении на них видны короткие черточки, по-видимому, это маленькие волоски. На некоторых надкрыльях видны кольцевые структуры, которые обычно интерпретируются как отверстия колумелл.

Видовой состав. Два—три вида из местонахождения Бабий Камень, терминальная пермь Кузбасса. Помимо двух описанных ниже видов, в местонахождении присутствуют более крупные надкрылья с характерными черточками.

Сравнение. От других родов семейства отличается почти прогнатной головой и разделенными отростком переднегруды тазиками.

#### *Tomiaplus sibiricus* (Volkov, 2013)

*Triaplus sibiricus*: Волков, 2013, с. 74, рис. 1, 2.

Голотип — ПИН, № 4887/72, неполный прямой и обратный деформированные отпечатки тела жука с головой и переднеспинкой, без антенн и конечностей, стороны остатка асимметричны; Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, правый берег р. Томь в 10 км ниже пос. Усть-Нарык, местонахождение Бабий Камень; мальцевская свита, кедровские слои.

Описание (рис. 1). Голова почти треугольная, ее длина примерно в 1.5 раза меньше ширины. Глаза большие, овальные, боковые. Переднеспинка сильно поперечная, ширина переднеспинки втрое больше длины, спереди вырезанная,



**Рис. 1.** *Tomiarplus sibiricus* (Volkov, 2013), голотип ПИН, № 4887/72: *a* – обратный, *б* – прямой отпечатки; *в*, *г* – рисунок, вид сверху и снизу; *д* – надкрылье с характерными структурами: насечки или волоски и fr – фрамбонды пирита; Бабий Камень; верхняя пермь, вятский ярус. Масштабная линейка – 1 мм.

передние углы слабо выступают вперед. Переднегрудь короче головы, длина переднегрудки не больше длины передних тазиков. Проплевры у заднего края вдвое шире, чем у переднего. Перед-

ние тазики большие, поперечные, косые, вдвое больше в ширину, чем в длину; разделены переднегрудным отрезком, почти совсем не сужающимся назад. Щиток округло-треугольный.

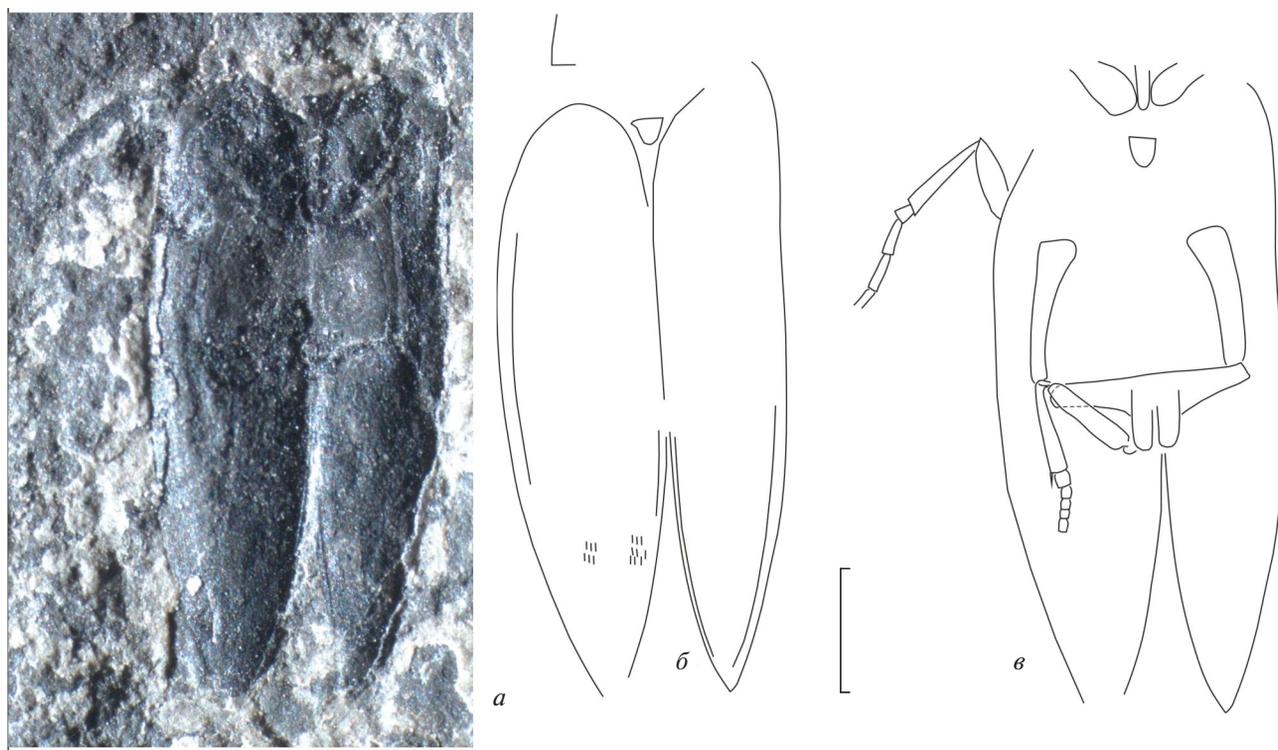


Рис. 2. *Tomiaplus minimus* sp. nov., голотип ПИН, № 4887/704: а, б – сверху, в – снизу; Бабий Камень; верхняя пермь, вятский ярус. Масштабная линейка – 1 мм.

Среднегрудка довольно длинная. Средние тазики большие, округлые, расставленные. Метэпистерн сильно расширен вперед. Заднегрудка поперечная, округло сужена вперед (ее длина в 2.4 раза меньше ширины), несет отросток между средними тазиками, на заднем крае с поперечным швом. Задние тазики немного сужены вбок, на заднем крае вырезаны. Бедренные покрывки меньше в длину, чем в ширину. Медиальный отросток заднего тазика лишь немного короче его ширины. Средние бедра расширены, примерно такой же длины, как задние, которые не расширены. Задняя голень такой же длины, как заднее бедро, но немного уже.

Размеры в мм. Длина 7.1, ширина 3.4, длина надкрылья 6.4.

Сравнение. От *T. minimus* sp. nov. отличается более короткой заднегрудкой, более длинными медиальными отростками задних тазиков и большими размерами.

Материал. Голотип.

*Tomiaplus minimus* Ponomarenko, sp. nov.

Название вида *minimus* лат. – меньший.

Голотип – ПИН, № 4887/704, неполный прямой и обратный деформированные отпечатки тела жука без головы и большей части переднес-

пинки, без антенн и передней конечности; из-за захоронения в наклонном положении стороны остатка асимметричны, правое надкрылье на четверть шире левого; Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, правый берег р. Томь в 10 км ниже пос. Усть-Нарык, местонахождение Бабий Камень; мальцевская свита, кедровские слои.

Описание (рис. 2). Передние тазики большие, поперечные, косые, разделены переднегрудным отрезком, почти совсем не сужающимся назад. Щиток продольный, округло-треугольный. Среднегрудка длинная, лишь немного короче заднегрудки. Средние тазики округлые, расставленные. Метэпистерн не сильно расширен вперед. Заднегрудка поперечная, несильно округло сужена вперед; ее длина на одну пятую меньше ширины. Метэпистерн втрое шире у переднего края, чем у заднего. Задние тазики немного сужены вбок, их задние отростки немного короче ширины тазика. Бедренные покрывки больше в длину, чем в ширину. Средние бедра расширены, примерно такой же длины, как линейные голени; первый членик средней лапки втрое короче второго. Задняя голень такой же длины, как заднее бедро, расширена к вершине; первый членик задней лапки втрое короче второго.

Размеры в мм. Длина надкрылья 3.97.

**Сравнение.** От типового вида отличается более длинной заднегрудкой, менее длинными медиальными отростками задних тазиков и меньшими размерами.

**Материал.** Голотип.

**Под *Tunguskagyus Yan, Beutel, Lawrence, 2018***

*Tunguskagyus*: Yan et al., 2018, с. 2.

**Типовой вид** — *Tunguskagyus planus* Yan et al., 2018, по первоначальной моноимии; Красноярский край, Тунгусский бассейн; верхняя пермь, таймырский ярус, лебедевский горизонт.

**Диагноз.** Средних размеров жуки с вальковатым телом, ортогнатной головой, отогнутой вниз переднегрудью, надкрыльями без следов жилкования, довольно длинными ногами. Переднеспинка сильно поперечная, спереди вырезанная, передние углы выступают вперед. Щиток округло-треугольный. Переднегрудь короче головы. Передние тазики большие, входят в округлые ямки на среднегрудки. Среднегрудка довольно длинная, спереди с парными округлыми вырезками для вхождения вершин передних тазиков. Средние тазики большие, округлые. Метэпистерн расширен вперед. Заднегрудка поперечная, округло сужена вперед, несет отросток с округлым передним краем между средними тазиками, на заднем крае с поперечным швом. Задние тазики немного сужены вбок, на заднем крае вырезаны. Длина медиального отростка заднего тазика не меньше его ширины на переднем крае. Бедренные покрывки меньше в длину, чем в ширину. Ноги довольно длинные. Голени и бедра почти равной длины, с короткими редкими волосками. Надкрылья гладкие, без точечных борозд, при большом увеличении на них видны короткие черточки, по-видимому, это маленькие волоски. На некоторых надкрыльях видны кольцевые структуры, которые обычно интерпретируются как отверстия колумелл.

**Видовой состав.** Два вида из местонахождения Анакит-3.

**Сравнение.** От других родов семейства отличается широкими и короткими соприкасающимися передними тазиками.

***Tunguskagyus planus* Yan et al., 2018**

*Tunguskagyus planus*: Yan et al., 2018, с. 2, рис. 1–3.

**Голотип** — ПИН, № 3381/32, прямой и обратный отпечатки жука без антенн и большей части ног, переднегрудь и голова сдвинута вперед и повернута налево, так что переднегрудь выглядит асимметричной; Красноярский край, Тунгусский бассейн, Анакит-3; верхняя пермь, таймырский ярус, лебедевский горизонт.

**Описание** (рис. 3). Овальный жук, сильнее суженный назад. Длина жука вдвое больше ширины. Переднеспинка в длину равна толщине головы, сильно поперечная, спереди вырезанная, передние углы выступают вперед. Передние тазики большие, поперечные, косые, их длина примерно вдвое меньше ширины. Среднегрудка без крестообразного шва. Средние тазики большие, округлые. Метэпистерн на переднем крае в 5 раз шире, чем на заднем. Длина заднегрудки между тазиками втрое меньше ширины на заднем крае, ширина переднего края составляет  $\frac{3}{4}$  заднего. Передний отросток между средними тазиками почти треугольный, поперечный шов не доходит до границ заднегрудки. Задние тазики сильно сужены вбок, длина медиального отростка примерно равна ширине тазика на переднем крае. Бедренные покрывки в длину примерно равны медиальному отростку. Последний вентрит брюшка вдвое длиннее предпоследнего. Задние ноги, вытянутые назад, не доходят до вершины брюшка. Задние бедра длинные, выходят за границы тела, голени короче бедер, первый и пятый членики лапок длиннее почти равных остальных. Надкрылья тонкие, через них видны основания жилок крыла, в том числе и *oblongum*.

**Размеры** в мм. Длина 9.48, ширина 4.66, длина надкрылья 7.1.

**Сравнение.** Вид отличается меньшим размером, более широким телом, сильнее расширенными вперед метэпистернами, более короткими ногами.

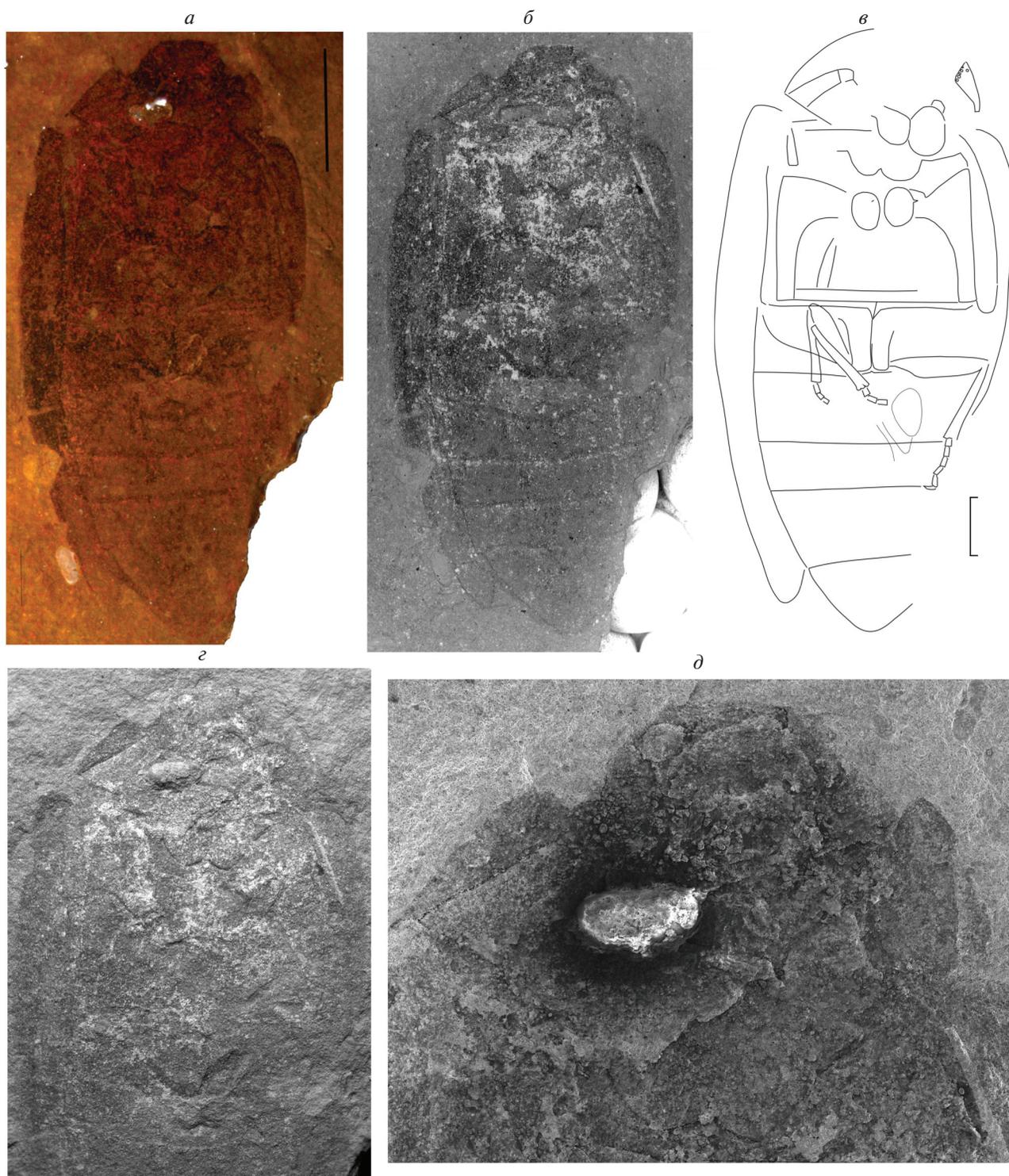
**Материал.** Голотип.

***Tunguskagyus yani* Ponomarenko, sp. nov.**

**Вид назван** в честь палеоэнтомолога Е. Яна.

**Голотип** — ПИН, № 2362/22, прямой и обратный отпечатки жука без антенн и части ног, голова и переднегрудь подогнуты; Красноярский край, Тунгусский бассейн, Анакит; верхняя пермь, таймырский ярус, лебедевский горизонт.

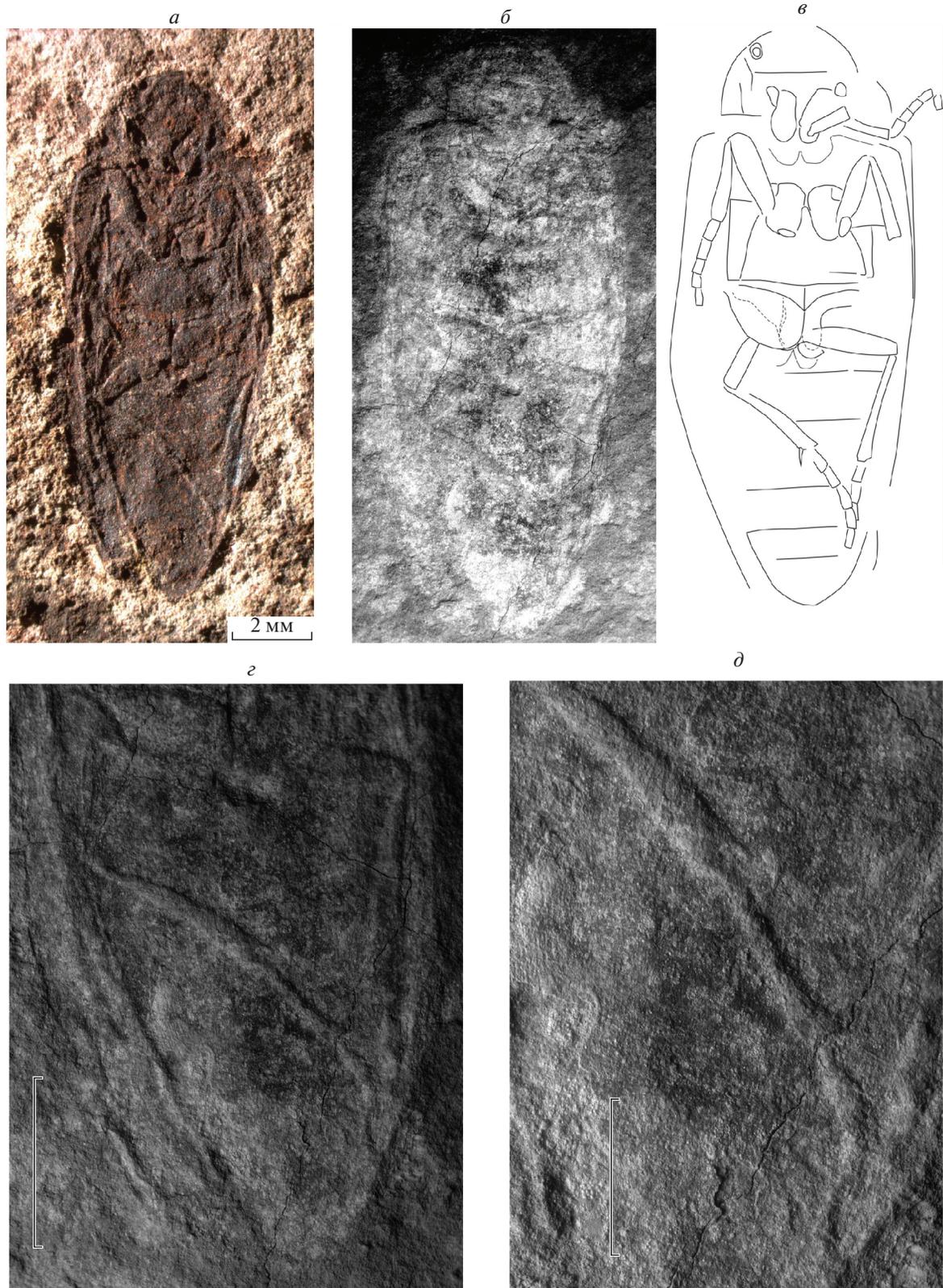
**Описание** (рис. 4). Овальный жук, сильнее суженный назад. Длина жука в 2.5 раза больше ширины. Переднеспинка сильно поперечная, спереди вырезанная, передние углы выступают вперед. Передние тазики большие, длинные. Среднегрудка с крестообразным швом. Средние тазики большие, округлые. Метэпистерн на переднем крае вдвое шире, чем на заднем. Длина заднегрудки между тазиками в 2.2 раза меньше ширины на заднем крае; ширина переднего края заднегрудки вдвое меньше, чем заднего. Передний отросток между средними тазиками почти треугольный, поперечный шов доходит до границ заднегрудки. Задние тазики сильно сужены вбок, длина медиального отростка почти в 1.4 раза



**Рис. 3.** *Tunguskagyus planus* Yan et al., 2018, голотип ПИН, № 4887/72: *a* – фото; *б, в, д* – электронное изображение, объект на переднегруди – раковина остракоды; *е* – рисунок, вид снизу; Анакит-3; верхняя пермь, вятский ярус. Масштабная линейка – 1 мм.

меньше ширины тазика на переднем крае. Бедерные покрывки в длину больше медиального отростка. Последний вентрит брюшка длиннее предпоследнего. Задние ноги, вытянутые назад,

заходят за вершину брюшка. Задние бедра длинные, доходят до границы тела, голени длиннее бедер, первый и пятый членики лапок длиннее почти равных остальных. Надкрылья тонкие, через



**Рис. 4.** *Tunguskagyus yani* sp. nov., голотип ПИН, № 2362/22: *а* – фото; *б, г, д* – электронное изображение; *в* – рисунок, вид снизу; Анакит-3; верхняя пермь, вятский ярус. Масштабная линейка – 1 мм.

них видны основания жилок крыла, в том числе и *oblongum*.

Размеры в мм. Длина 12.5–13.3, ширина 5.0–5.26, длина надкрылья 9.6–10.7.

Сравнение. Вид отличается от типового большим размером, более вытянутым телом, слабее расширенными вперед метэпистернами, более длинными ногами.

Материал. Голотип и, возможно, экз. ПИН, №3381/110, Анакит-3, с повернутой вперед головой.

СЕМЕЙСТВО COLEOCATINIIDAE PONOMARENKO ET PROKIN, 2015 (=CATINIIDAE PONOMARENKO, 1968)

Род *Permocatinus* Ponomarenko, gen. nov.

Название рода – от пермского периода и рода *Catinus*; м.р.

Типовой вид – *Permocatinus tomiensis* sp. nov.

Диагноз. Средних размеров жуки с овальным уплощенным телом, прогнатной головой, слегка отогнутой вниз переднегрудью, довольно длинными ногами. Голова поперечная, слабо сужена вперед. Глаза небольшие, боковые. Переднеспинка сильно поперечная, округло сужена вперед, спереди вырезанная, передние углы выступают вперед. Щиток поперечно-треугольный. Переднегрудь много длиннее головы, округло сужена вперед. Передние тазики большие, поперечные. Среднегрудка довольно короткая, спереди с парными округлыми вырезками для вхождения вершин передних тазиков, с крестообразным швом. Средние тазики большие, округлые, расставленные. Метэпистерн сильно расширен вперед. Заднегрудка поперечная, округло сужена вперед, несет отросток с округлым передним краем между средними тазиками, на заднем крае с прерванным в боковой части поперечным швом. Задние тазики немного сужены вбок, на заднем крае вырезаны. Медиальный отросток заднего тазика широкий и короткий. Голени и бедра с короткими редкими волосками, плавательные волоски отсутствуют. Брюшко с пятью вентритами, последний вентрит узкий и длинный.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. От других родов семейства отличается каплевидной формой тела, округло суженной вперед переднеспинкой и большими поперечными передними тазиками.

*Permocatinus tomiensis* Ponomarenko, sp. nov.

Название вида от р. Томи.

Голотип – ПИН, № 4887/348, прямой и обратный отпечатки жука без надкрылий и большей части ног; Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, правый берег р. Томь в 10 км ниже пос. Усть-На-

рык, местонахождение Бабий Камень; мальцевская свита, кедровские слои.

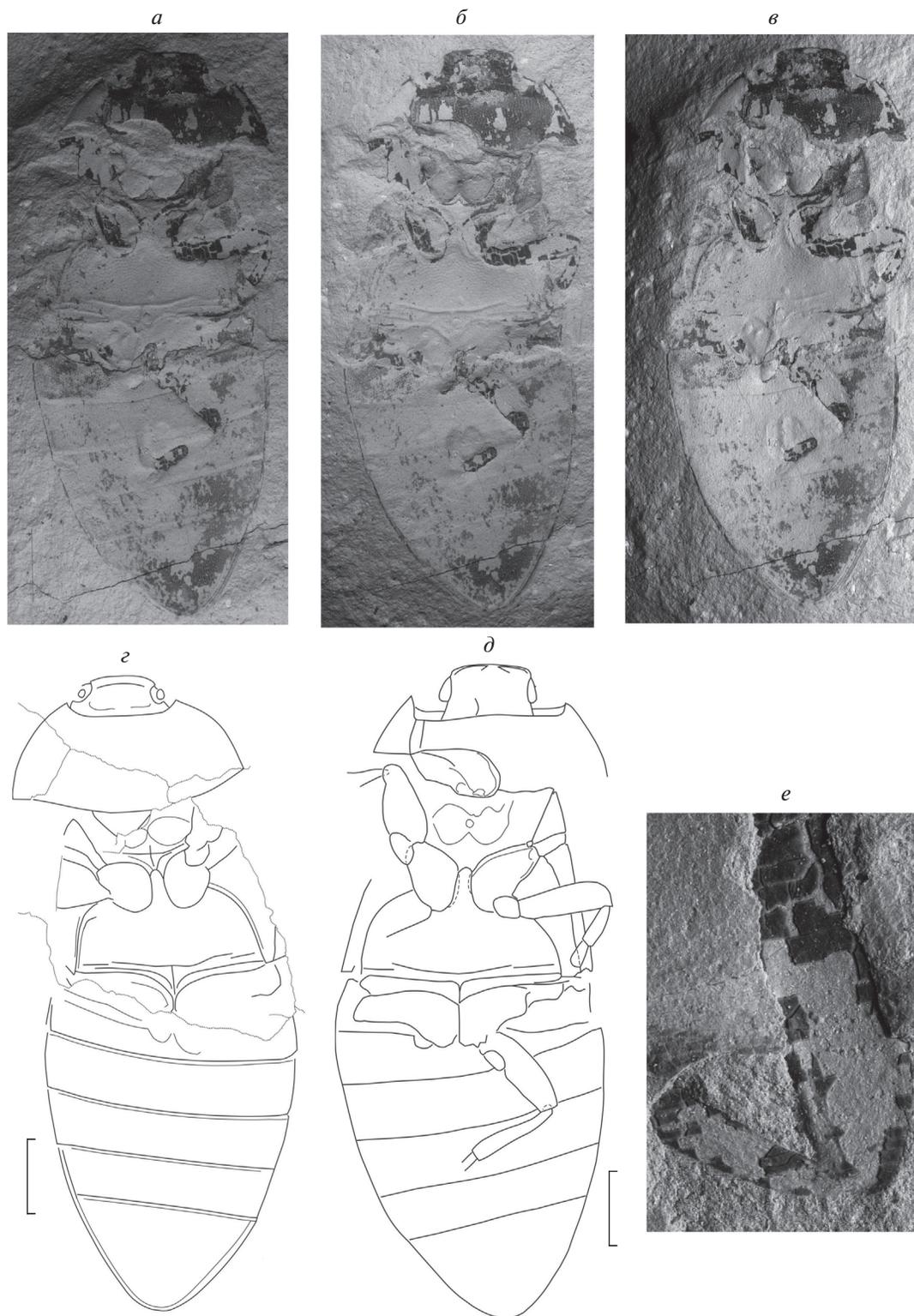
Описание (рис. 5). Средних размеров жуки с овальным уплощенным телом, прогнатной головой, слегка отогнутой вниз переднегрудью, довольно длинными ногами. Голова поперечная, слабо сужена вперед. Глаза небольшие, боковые. Переднеспинка поперечная, сильно округло сужена вперед, спереди вырезанная, передние углы выступают вперед. Щиток поперечно-треугольный. Переднегрудь много длиннее головы, округло сужена вперед. Передние тазики большие, поперечные. Среднегрудка довольно короткая, спереди с парными округлыми вырезками для вхождения вершин передних тазиков, с крестообразным швом. Средние тазики большие, округлые, расставленные. Метэпистерн сильно расширен вперед. Заднегрудка поперечная, округло сужена вперед, несет отросток с округлым передним краем между средними тазиками, на заднем крае с прерванным в боковой части поперечным швом. Задние тазики немного сужены вбок, на заднем крае вырезаны. Медиальный отросток заднего тазика широкий и короткий. Голени и бедра с короткими редкими волосками. Брюшко с пятью вентритами, последний вентрит узкий и длинный.

Размеры в мм. Длина 7.1, ширина 3.4, длина надкрылья 6.4.

Материал. Голотип.

## ОБСУЖДЕНИЕ

В современной систематике сосуществуют два достаточно далеких по идеологии подхода. Мейнстримом является кладизм – позитивистский номинализм. Набирается как можно больше признаков, которыми заряжается машина, определяющая, кто с кем более сходен. Приспособительный и корреляционный анализы, как правило, не используются. Достоинство этого подхода – его формализованность и однозначность результатов. Но однозначность в рамках компьютерной программы еще не означает истинность полученных результатов, их соответствие реальному эволюционному процессу. Тем не менее, кладизм притязает на истину в последней инстанции. С помощью кладистического анализа было установлено, что вертячки должны быть противопоставлены остальным *Adephaga*. При этом более раннее представление о том, что первыми отщепились *Haliplidae* (Пономаренко, 1977), просто не было рассмотрено и дезавуировано. Оно было основано на сходстве *Haliplidae* со схизофороидными архостематами в строении задних крыльев и специфическом строении задних тазиков и основания брюшка. В ископаемом состоянии далеко не всегда можно видеть задние тазики с больши-



**Рис. 5.** *Permocatinus tomiensis* sp. nov., голотип ПИН, №3446/348: *a–в, е* – электронное изображение; *г, д* – рисунки, вид снизу; *е* – средняя нога; Анакит-3; верхняя перль, вятский ярус. Масштабная линейка – 1 мм.

ми бедренными покрывками. Они хорошо видны на голотипе *Triaplus macroplatus*, поскольку у него оторвано брюшко. Но о паратипе этого же

вида утверждалось, что он не имеет бедренных покрывок и не может считаться принадлежащим к триаплидам (Kirejtshuk, Prokin, 2018). В дей-

ствительности бедренные покрывки у него присутствуют, но, по-видимому, при захоронении они были отогнуты и стояли торчком. Они видны в виде узкой полоски на рис. 10 (с. 67) в работе Кирейчука и Прокина, поскольку при захоронении объемных объектов мы обычно видим не реальную форму склеритов, а ее проекцию на плоскость захоронения. Конспецифичность голотипа и паратипа *T. macroplatus* доказывается наличием у них длинных медиальных отростков задних тазиков.

Подробное изучение голотипа *Tunguskagyrgus planus* Yan et al., 2018 не дало мне никаких признаков его принадлежности к вертячкам. Голова действительно ортогнатная, чего не бывает у вертячек. Глаз мне удалось найти только два, и они боковые и не того строения, как у *Spanglerogyrgus*. Внутри головы смутно просматриваются контуры большой мандибулы, не похожей на мандибулы вертячек.

Бедренные покрывки задних тазиков часто встречаются и у *Aderphaga*, и у карабоидов, и у дитискоидов, и у *Polyphaga* (*Mesocinetidae*), от терминальной перми до поздней юры. Позднее, в том числе и у современных жуков, они встречаются много реже. Они известны и у водных жуков, и у жуков с наземным обликом. У коптокладид и эвдромеин можно видеть, что триасовые и юрские формы почти сплошь имеют увеличенные задние тазики, в мелу преобладают жуки с умеренными покрывками или вовсе без них. Удлинение медиальных отростков задних тазиков и выдвигание из-под них первого видимого (второго истинного) брюшного стернита рассматривалось как приспособление для увеличения проведения вперед бедра с увеличением амплитуды гребка (Пономаренко, 1977). Маловероятно, что возникновение больших бедренных покрывок связано с их использованием для хранения воздуха, поскольку они присутствуют и у наземных форм.

Триаплиды рассматривались как возможный предок галиплид, связывающий последних со схизофороидными архостематами. Однако ныне древнейшая галиплида найдена в том же местонахождении Бабий Камень, что и рассматриваемые жуки, так что они все должны рассматриваться как разные линии процесса адаптации жуков к водному образу жизни. Из-за значительной разницы в размерах триаплиды и галиплиды должны были реализовать разные экологические ниши.

Увеличение разнообразия жуков с длинными задними тазиками и большими бедренными покрывками не облегчило трудности их классификации, скорее наоборот, эти трудности увеличились. Не только триаплиды и галиплиды не принадлежат к единой филогенетической ветви, но и триаплиды с новоописанными жуками также

лишь параллельные формы. По-видимому, в позднепермское время, возможно лишь в вятское, полифаги и адефаги происходят не двумя стволами, а целым “эволюционным газоном”, представляющим собой архаическое разнообразие. Конечно, не только эволюция задних тазиков и основания брюшка эволюирует таким способом. Подобным образом формирование гладких надкрылий и надкрылий с точечными бороздками происходит в многочисленных параллельных стволах.

Точное систематическое положение жуков, описанных выше как *Tomiaplus*, не может быть определено. В палеонтологической практике имеется тенденция помещать формы, сочетающие признаки архаичных и продвинутых групп, в последние. Следуя ей, *Triaplus* можно помещать среди адефаг, так же как галиплид и триаплид. Можно их рассматривать как архостемат, но в этом случае туда же следует перемещать и галиплид, что приведет к значительному изменению таксономических стандартов в адефагах.

В то же время, предположения А.Г. Пономаренко (1977) о водном образе жизни *Triaplus* не лишены оснований, так как вытянутые вдоль средней линии тела медиальные отростки задних тазиков и крупные бедренные покрывки, действительно, могли обеспечивать продвижение вперед задних ног для более эффективного гребка, подобно таковому у *Haliplidae*.

Многочисленность пермских триаплид подтверждает представления о том, что новые группы появляются не после и в результате пермского кризиса, а до него. На горном плато сибирских траппов нет падения разнообразия ни растений (Садовников, 2016), ни животных, и именно горные сооружения были наиболее вероятными рефугиями сохранения биоразнообразия во время кризиса.

Резюмируем сказанное: Триаплиды представляют собой особую ветвь жуков, специфическим признаком которых являются длинные медиальные отростки задних тазиков, и слияние их со схизофоридами нецелесообразно. Требуется изучение основания брюшка на лучше сохранившемся материале для решения вопроса о том, принадлежат ли триаплиды к архостематам или к адефагам.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арефьев М.П., Кулешов В.Н., Покровский Б.Г.* Изотопный состав углерода и кислорода в континентальных карбонатах поздней перми и раннего триаса Русской плиты: глобальный экологический кризис на фоне меняющегося климата // Докл. Акад. наук. 2015. Т. 460. № 2. С. 193–197.
- Арефьев М.П., Цельмович В.А.* Признаки присутствия импактного материала в вятском ярусе Малой Север-

ной Двины // Палеострат-2017. Годичн. собрание (научн. конф.) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтол. об-ва при РАН. Тез. докл. М., 2017. С. 7–8.

Волков А.Н. Новый вид семейства Triaplidae из местонахождения Бабий Камень (Кузнецкий бассейн) // Палеонтол. журн. 2013. № 1. С. 72–75.

Пономаренко А.Г. Историческое развитие жесткокрылых-архостемат. М.: Наука, 1969. 239 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 125).

Пономаренко А.Г. Состав и экологическая характеристика мезозойских жесткокрылых. Подотряд Адерфага. Инфраотряд Staphyliniformia // Мезозойские жесткокрылые. М.: Наука, 1977. С. 8–119 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 161).

Пономаренко А.Г. Экология наземной биоты во временных окрестностях Р/Т кризиса // Палеонтол. журн. 2017. № 6. С. 53–58.

Садовников Г.Н. Эволюция траппового плато Средней Сибири // Палеонтол. журн. 2016. № 5. С. 87–99.

Beutel R., Yan E., Lawrence J. Phylogenetic methods applied to extinct beetles – the case of *Tunguskagyrus* (Gyrin-

idae or Triaplidae) // *Palaeoentomology*. 2019. V. 2. № 4. <https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.2.4.11>

Kirejtshuk A.G., Prokin A.A. The position of the Paleozoic genus *Tunguskagyrus* Yan, Beutel et Lawrence in the family Triaplidae sensu n. (Coleoptera, Archostemata: Schizophoroidea) // *Entomol. Rev.* 2018. V. 98. № 7. P. 872–882.

Ponomarenko A.G., Prokin A.A. Review of paleontological data on the evolution of aquatic beetles (Coleoptera) // *Paleontol. J.* 2015. V. 49. № 13. P. 1383–1412.

Sun Yadong, Joachimowski M.M., Wignail P.B. et al. Lethally hot temperatures during the Early Triassic Greenhouse // *Science*. 2012. V. 338. № 6105. P. 366–370. <https://doi.org/10.1126/Science.1224126>

Svetlitskaya N.V., Nevolko P.A. Late Permian-Early Triassic traps of the Kuznetsk Basin, Russia: Geochemistry and petrogenesis in respect to an extension of the Siberian Large Igneous Province // *Gondwana Res.* 2016. V. 39. P. 57–76.

Yan E., Beutel R., Lawrence J. Whirling in the late Permian: ancestral Gyrinidae show early radiation of beetles before Permian-Triassic mass extinction // *BMC Evol. Biol.* 2018. 18:33. P. 1–10.

<https://doi.org/10.1186/s12862-018-1139-8>

## Permian Triaplids (Coleoptera, Triaplidae), Yet Another Mesozoic Group of Beetles from Terminal Permian

A. G. Ponomarenko

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

Systematic position of *Tomiaplus* gen. nov., *T. sibiricus* (Volkov, 2013), *T. minimus* sp. nov., *Tunguskagyrus* Yan, Beutel et Lawrence, 2018, *T. planus* Yan et al., 2018, *T. yani* sp. nov., described from deposits close to Permian-Triassic border of Tunguska and Kuznetsk basins, were revised and their attribution to the family Triaplidae, previously only known from Upper Triassic, is proposed. Opinion, that *Tunguskagyrus* does not belong to Gyrinidae family (Kirejtshuk, Prokin, 2018) is supported. Synonymization of Triaplidae and Coleocatiniidae (Kirejtshuk, Prokin, 2018) is rejected. This beetle is viewed as one of triaplids and described as *Permocatinus* gen. nov., *P. tomiensis* sp. nov. in the family Coleocatiniidae Ponomarenko et Prokin, 2015. Abundance of Permian triaplids confirms the conception of new groups appearing not after and as a result of Permian-Triassic crisis, but before it. There is no diversity fall neither for plants (Sadovnikov, 2016) nor for animals on the mountain plateau of Siberian Traps, and mountain barriers most likely were refugia for preserving biodiversity during the crisis.

**Keywords:** Coleoptera, Triaplidae, Gyrinidae, Permian, Siberian Traps

УДК 551.733.1:563.719(571.17)

## НОВЫЕ ВИДЫ ИЗОГРАПТИН (GRAPTOLOIDEA, ISOGRAPTIDAE) ИЗ СРЕДНЕГО ОРДОВИКА ГОРНОГО АЛТАЯ

© 2021 г. Е. В. Лыкова<sup>а</sup>, \*, Н. В. Сенников<sup>а</sup>, \*\*

<sup>а</sup>Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск, Россия

\*e-mail: Lykovaev@ipgg.sbras.ru

\*\*e-mail: Sennikovnv@ipgg.sbras.ru

Поступила в редакцию 18.12.2020 г.

После доработки 24.02.2021 г.

Принята к публикации 03.03.2021 г.

Рассмотрено строение проксимальной части колоний среднеордовикских изограптин и видовой состав родов *Oncograptus* Hall и *Cardiograptus* Harris et Keble. При изучении коллекции граптолитов из среднего ордовика (дапинский ярус) Горного Алтая определены и монографически описаны два новых вида – *Oncograptus hastatus* sp. nov. и *Cardiograptus altaicus* sp. nov. Новые таксоны имеют важное значение для зональной стратиграфии ордовика южной части Сибири и для проведения межрегиональных корреляций.

*Ключевые слова:* палеонтология, граптолиты, ордовик, Горный Алтай

DOI: 10.31857/S0031031X21060064

По современным представлениям (Maletz, 2011; Maletz, Zhang, 2016), семейство Isograptidae Harris делится на два подсемейства – Isograptinae Harris и Arienigraptinae Yu et Fang (=Pseudisograptinae Cooper et Ni) (Maletz, Zhang, 2016). Типовым родом для первого из подсемейств является *Isograptus* Moberg.

В. Харрис (Harris, 1933) первым показал на различных видовых таксонах базового для подсемейства Isograptinae рода *Isograptus* их быстрые эволюционные изменения, отчетливо выраженные в форме и размерах колоний, а также в морфологии тек. На этой основе Харрис (Harris, 1933) продемонстрировал широкие потенциальные возможности их использования в детальной (зональной) биостратиграфии верхов нижнего и низов среднего ордовика (от верхней части флоско-го яруса до верхов дапинского). В этом интервале в настоящее время выделяются последовательно сменяющие друг друга зоны с видами-индексами (или подвидами-индексами) рода *Isograptus*: для Скандинавии – *spjeldnaesi*, *rigidus*, *mobergi*; для Британии – *victoriae victoriae*, *gibberulus*; для Северной Америки – *victoriae linanus*, *victoriae victoriae* (Maletz, 2011); для Австралии – *grimulus*, *linanus*, *victoriae* (Loydell, 2012); для юга Сибири – *deflexus*, *maximo-divergens*, *caduceus imitatus* (Буколова, 2010; Sennikov et al., 2019).

В состав подсемейства Isograptinae, кроме рода *Isograptus*, входят еще несколько родов: *Oncograptus* Hall, *Cardiograptus* Harris et Keble, *Pari-*

*sograptus* Chen et Zhang, *Proncograptus* Xiao, Xia et Wang и *Procardiograptus* Xiao, Xia et Wang (Maletz, Zhang, 2016).

Интересным обстоятельством является то, что терминальная дочерняя ветвь от представителей рода *Isograptus* в подсемействе изограптин в виде представителей родов *Oncograptus* и *Cardiograptus* просуществовала непродолжительное время – не более одной граптолитовой зоны, нередко понимаемой как генозона *Oncograptus–Cardiograptus* (Skevington, 1976; Lenz, Jackson, 1986; Loydell, 2012).

Представители рода *Isograptus* с наклонными теками на расходящихся в разные стороны ветвях, эволюционируя, дали обособленную дочернюю группу таксонов, у которых первые теки обеих ветвей сначала начинали расходиться в разные стороны от сикулы, как у всех типичных изограптин, но затем сразу же разворачивались в сторону виргулы (немы) и срастались, образуя двурядные формы (Cooper, 1973; Maletz, 2003). Такое явление, когда первые теки в проксимали только немного отклоняются в сторону, оставляя отверстие вокруг сикулы в виде полости, наблюдается у представителей родов *Proncograptus* и *Procardiograptus* (Xiao et al., 1985, 1990; Maletz, Zhang, 2016). Эти два рода в единой филогенетической линии (транзитные между родом *Isograptus* с одной стороны и родами *Oncograptus*, *Cardiograptus* – с другой) на ювенильных стадиях близки к ювенильным формам видов рода *Isograptus*. Но при

дальнейшем росте колоний у форм *Proncograptus* и *Procardiograptus* полость-отверстие закрывается на уровне третьей пары тек. В дальнейшем развитие шло по двум отдельным филолиниям. У рода *Proncograptus* в дистальной части происходила бифуркация и возникала Y-образная колония онкограптового облика (см. ниже). Формы рода *Procardiograptus* в средней и дистальной частях колоний имеют сросшиеся ветви, и тип их рабдосомы именуется кардиограптовым (см. ниже).

Особо следует отметить, что была описана рабдосома рода *Cardiograptus* (Han, Chen, 1994), в которой наблюдалась регенерация поврежденной средней части колонии с образованием крупного (по восемь тек на каждой из ветвей) отверстия, напоминающего полость-отверстие вокруг сикулы у родов *Proncograptus* и *Procardiograptus*.

Представители рода *Cardiograptus*, являющиеся или потомками типичных изограптин (род *Iso-graptus*), или дочерними потомками *Procardiograptus*, имеют двурядную, полностью сросшуюся по всей длине колонию, а их юные колонии по своему строению напоминают таксоны рода *Oncograptus* (Harris, 1916; Maletz, 2017).

Для родов *Cardiograptus* и *Oncograptus* характерен изограптовый тип проксимального развития их рабдосом. Изограптиды обладают правосторонним способом роста колонии, при котором первая тека первого ряда почкуется справа от сикулы (Bulman, 1970; Maletz, Zhang, 2016). Это можно видеть на рисунке, где изображено проксимальное строение представителя рода *Pseudisograptus* Beavis (рис. 1; табл. IX, фиг. 5; см. вклейку), обнаруженного в том же разрезе, что и описываемые ниже таксоны. Основное морфологическое отличие этих двух родов состоит в том, что у граптолитов рода *Cardiograptus* в дистальных частях колоний отсутствует бифуркация двурядной рабдосомы и не возникают расходящиеся однорядные ветви, хотя у ряда форм дистальные теки формируют углубление в виде слабо выраженного синуса (Обут, 1964; Bulman, 1970; Maletz, Zhang, 2016). Для сравнения – у представителей рода *Oncograptus* за счет бифуркации ветви не просто расходятся в дистали в виде коротких отрезков ветвей из нескольких тек, но и продолжают далее расти с появлением все новых и новых тек. Часто длина таких однорядных ветвей граптолитов рода *Oncograptus* может достигать половины общей длины рабдосомы.

В 1958 г. А. Му и С. Ли выделили новый род *Paracardiograptus* Mu et Lee на основании специфического проксимального развития, отличающегося от типичного изограптового, характерного для рода *Cardiograptus* (Му, Ли, 1958). Род *Paracardiograptus* очень близок к *Cardiograptus* по форме рабдосомы, последовательности образования тек и их конфигурации, отличаясь только направ-

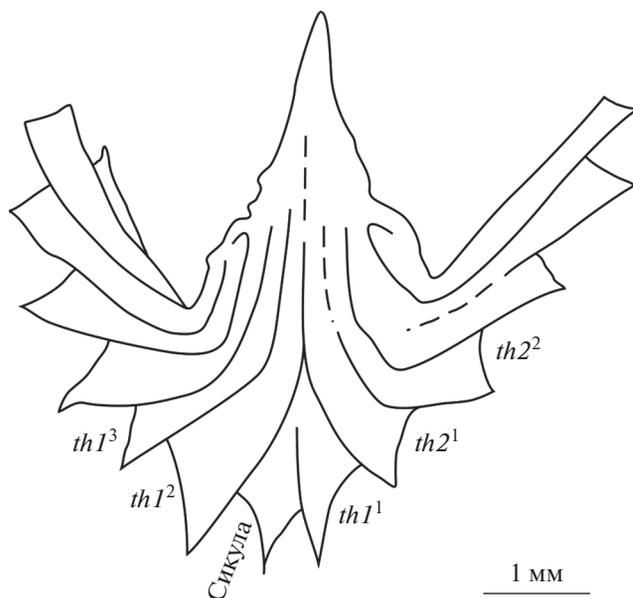


Рис. 1. Строение граптолита *Pseudisograptus manubriatus* (T.S. Hall).

лением роста тек в проксимали. У *Cardiograptus* теки растут вниз, в то время как у *Paracardiograptus* они начинают расти вниз, а затем постепенно разворачиваются по направлению к дистали. Кроме того, у представителей *Cardiograptus* шипы на концах тек достаточно четко выражены, а у *Paracardiograptus* они развиты слабо (Му, Ли, 1958). Однако, последующая ревизия типового материала по *Paracardiograptus* (Fortey et al., 2005) выявила полное сходство в развитии их проксимальных тек с развитием начальных тек у рода *Cardiograptus*, что позволяет в настоящее время рассматривать *Paracardiograptus* как младший синоним рода *Cardiograptus*.

Представители родов *Oncograptus* и *Cardiograptus* были обнаружены в ограниченном числе геологических регионов. Их видовые таксоны известны из ордовика Северной и Южной Америки, Новой Зеландии, Австралии и Китая (Hall, 1914; Harris, 1916, 1924; Harris, Keble, 1932; Harris, Thomas, 1938; Ruedemann, 1947; Berry, 1960; Thomas, 1960; Smith, 1966; Skevington, 1976; Cooper, 1979; Han, 1986; Lenz, Jackson, 1986; Maletz, 1992; VandenBerg, Cooper, 1992; Han, Chen, 1994; Fortey et al., 2005; Maletz, Zhang, 2016).

На территории многочисленных российских геологических регионов с широким распространением ордовикских отложений, в том числе с "граптолитовыми" черносланцевыми фациями, представители рода *Oncograptus* найдены только в трех регионах – на Восточном Таймыре, на Новой Земле и о. Беннетта в архипелаге Де Лонга (Новосибирские о-ва). Из Таймыра А.М. Обут и Р.Ф. Соболевская описали новый вид этого рода –

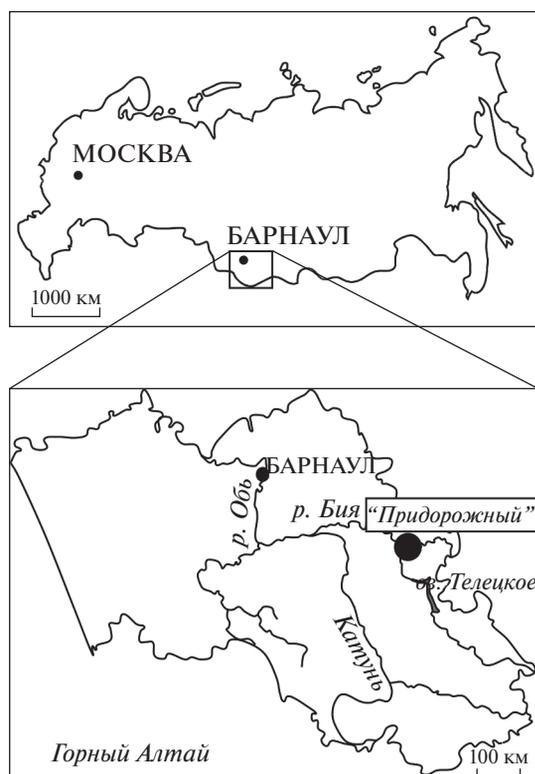


Рис. 2. Схема местонахождения разреза “Придорожный” в северо-восточной части Горного Алтая с граптолитами среднего ордовика.

*O. zlobini* Obut (Обут, 1964; Обут, Соболевская, 1964; Соболевская, 2011). На Новой Земле был найден *O. aff. epsilon biangulatus* Harris et Keble (Соболевская, Корень, 1997), а на о. Беннетта — *O. aff. epsilon* T.S. Hall (Danukalova et al., 2020). Граптолиты рода *Cardiograptus* в России были установлены только в ордовикском разрезе о. Беннетта, где определен таксон *C. cf. crawfordi* Harris (Danukalova et al., 2020).

Представители родов *Oncograptus* и *Cardiograptus* имеют существенное значение для стратиграфии среднего ордовика. Их типовые виды (*Oncograptus epsilon* и *Cardiograptus morsus*) являются индексами для терминального зонального подразделения дапинского яруса в Сев. Америке, Австралии и Новой Зеландии (Cooper et al., 2004; Webby et al., 2004; Loydell, 2012). Некоторые специалисты считают, что следует выделять две последовательно следующих друг за другом зоны *epsilon* и *morsus* (Sadler et al., 2009; Loydell, 2012). В ряде регионов используют генозону *Oncograptus* (Webby et al., 2004; Loydell, 2012) или генозону с двумя родами-индексами — *Oncograptus/Cardiograptus* (Cooper et al., 2004).

К настоящему времени выделено достаточно много видовых таксонов как в составе рода *Oncograptus*, так и в составе рода *Cardiograptus*. Ав-

торы настоящей статьи считают, что на этом стратиграфическом уровне следует провести детальный анализ распространения всех видовых таксонов родов *Oncograptus* и *Cardiograptus*, чтобы обоснованно выделять комплексные зоны. Именно комплексные граптолитовые зоны подстилают и перекрывают интервал стратиграфического распространения родов *Oncograptus* и *Cardiograptus*. Важным для такого анализа является вовлечение в исследование материалов максимально возможного числа геологических регионов. Таким новым материалам из южно-сибирского региона (Алтай) и посвящена настоящая статья.

В 2019 г. в северо-восточной части Горного Алтая, в Уйменско-Лебедской структурно-фациальной зоне, в отложениях дапинского яруса среднего ордовика, представленных тулойской свитой, были найдены представители родов *Oncograptus* и *Cardiograptus*. Разрез “Придорожный”, в котором были собраны эти таксоны, расположен в карьере и придорожных выемках на левом борту р. Лебедь (рис. 2). В строении разреза наблюдается переслаивание темноцветных аргиллитов, алевролитов и алевропесчаников (Буколова, 2010; Sennikov et al., 2019). Разрез практически полностью охарактеризован многочисленными граптолитами хорошей сохранности. Помимо граптолитов, здесь встречены брахиоподы и трилобиты.

Обнаруженные в ордовике Горного Алтая формы двух рассматриваемых родов имеют очень хорошую сохранность колоний (как в отпечатках, так и в противотпечатках), что способствовало их детальному изучению и возможности отнесения к новым видам.

## ПОДОТРЯД GLOSSOGRAPTINA

### СЕМЕЙСТВО ISOGRAPTIDAE HARRIS, 1933

#### ПОДСЕМЕЙСТВО ISOGRAPTINAE HARRIS, 1933

#### Род *Oncograptus* Hall, 1914

#### *Oncograptus hastatus* Lykova et Sennikov, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 1, 2, 8

На з в а н и е в и д а *hastatus* *lat.* — копьевидный.

Г о л о т и п — Музей ИНГГ, № 2103/1, 2103/2; Горный Алтай, р. Лебедь, разрез “Придорожный”; средний ордовик, дапинский ярус, тулойская свита, верхняя часть зоны *gibberulus*, слои *s* *hastatus* и *altaicus*.

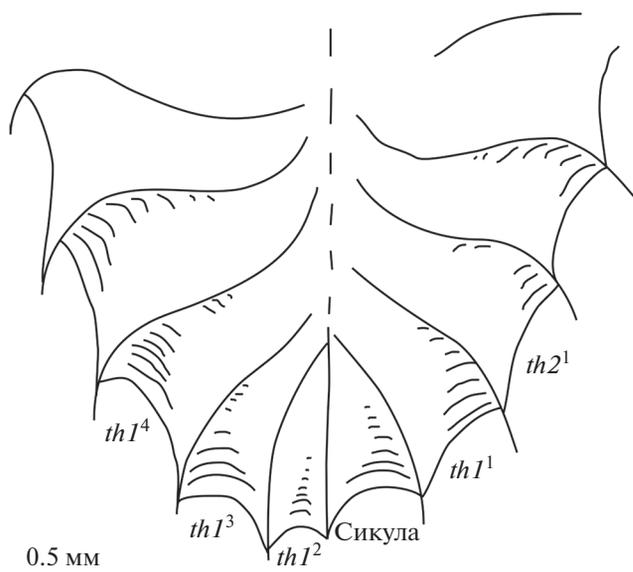
О п и с а н и е (рис. 3). Колония отчетливо копьевидной формы (расширяется по направлению от проксимальной части к дистальной), с округлым концом, и состоит из двух поднятых вверх от сикулы ветвей, сросшихся в проксимальной части дорсальными стенками. Полная длина рабдосомы составляет 22–23 мм. Длина двурядной части, до уровня расхождения ветвей, достигает

19 мм, в то время как ее ширина меняется от 2.8–3.5 мм в проксимальной части до 6–7.5 мм на уровне раздвоения. Ветви расходятся под углом 50°. Вдоль середины двурядной части отчетливо прослеживается продольный шов, по которому произошло срастание ветвей. На каждой стороне двурядной части имеется по 20–21 теке, длина которых составляет около 2 мм у сикулы и до 4–5.5 мм ближе к месту разветвления. Теки наклонены к оси рабдосомы под углом около 40°. Они практически полностью налегают друг на друга, лишь нижний край вышележащих тек слегка нависает над верхним краем нижерасположенных тек. Ширина устьевых краев доходит до 1.2 мм. Устья прямые, параллельны оси рабдосомы и шиповидно оттянуты книзу. Длина шипов достигает 0.3 мм в проксимальной части рабдосомы и, приближаясь к дистальной части, возрастает почти до 1 мм. На 10 мм приходится 7–8 тек.

**С р а в н е н и е.** Описанный вид отличается от других видов *Oncograptus* характерной формой рабдосомы – она значительно меньше расширяется на уровне раздвоения ветвей, а также имеет намного большую длину двурядной части. В результате этого новый вид имеет более вытянутую, более узкую копьевидную форму колонии, чем другие виды рода *Oncograptus*. Кроме того, у *O. hastatus* sp. nov. однорядная часть ветвей очень короткая, быстро сходит на нет; длина ее составляет менее 4 мм. У большинства других видов *Oncograptus* ветви после раздваивания имеют намного большую длину и составляют едва ли не половину длины всей рабдосомы. От наиболее близкого вида *O. upsilon* Hall новый алтайский вид отличается более зауженной рабдосомой (7 мм против 10–14 мм в наиболее широком месте) и меньшей длиной тек (3.5 мм против 5 мм), в 10 мм помещается 7–8 тек вместо 11–12 (Hall, 1914; Dover, 1980; Lenz, Jackson, 1986; VandenBerg, Cooper, 1992). От *O. biangulatus* Harris et Keble новый вид отличается шириной рабдосомы на уровне раздвоения ветвей (6–7 мм против 10 мм) и меньшим числом тек в 10 мм (7–8 вместо 10–11) (Harris, 1916). Помимо описанных отличий, имеет место существенная разница в длине двурядной части рабдосомы: у *O. hastatus* sp. nov. – 19 мм, а у *O. upsilon* и *O. biangulatus* – до 13–14 мм.

От таймырского *O. zlobini* Obut новый алтайский вид отличается большим углом расхождения ветвей (50° против 20°–25°). Теки у *O. zlobini* (Обут, 1964; Обут, Соболевская, 1964; Соболевская, 2011) являются более тонкими, но значительно более длинными (длина 7 мм при ширине 0.5 мм), в то время как у описываемого вида длина тек не превышает 4.5 мм, но ширина при этом более 1 мм.

От *O. divergens* Ruedemann новый алтайский вид отличается значительно большей длиной раб-



**Рис. 3.** *Oncograptus hastatus* sp. nov., голотип Музей ИНГГ, № 2103/1, проксимальное строение; Горный Алтай, р. Лебедь; тулойская свита, дапинский ярус.

досомы до места раздвоения ветвей (19 мм против 10 мм) и меньшей плотностью тек в единице измерения (семь против 13 тек в 10 мм).

Еще один вид данного рода – *O. walkeri* Ruedemann – имеет очень длинную рабдосому (60 мм, в то время как колония нового вида достигает длины только 23 мм), большее количество тек в 10 мм (11 против семи тек) и значительно меньшую длину двурядной части рабдосомы – 12 мм вместо 19 мм (Ruedemann, 1947).

Представители вида *O. magnus* Huang et Xiao отличаются значительно большими размерами рабдосомы, достигающей более 40 мм в длину, в то время как описываемый вид имеет 23 мм в длину. После раздвоения рабдосомы ветви *O. magnus* достигают более 20 мм в длину, и угол их расхождения составляет 15°–20° (Chen et al., 1995). Это кардинально отличает его от *O. hastatus* sp. nov., у которого ветви после расхождения имеют длину не более 4 мм и расходятся под углом 50°.

Колонии *O. turbinatus* Hsu имеют отчетливо треугольную форму за счет стремительного расхождения ветвей, длина рабдосомы до разделения ветвей значительно короче, чем у *O. hastatus* sp. nov. – 8.5 мм против 19 мм. Помимо этого, число тек на 10 мм у нового вида значительно меньше (семь тек), чем у *O. turbinatus* (10–13 тек). *O. zhongguoensis* Hsu, так же как и *O. turbinatus*, имеет отчетливо треугольную форму рабдосомы, у которой ветви расходятся уже на расстоянии 7 мм от проксимали (против 19 мм у *O. hastatus* sp. nov.). В 10 мм помещается до 10 тек у *O. zhongguoensis* против семи тек у нового вида (Hsu, 1984).

Материал. Один полный экз. хорошей сохранности с противоположным отпечатком.

**Род *Cardiograptus* Harris et Keble, 1916 (in Harris, 1916)**

*Cardiograptus altaicus* Lykova et Sennikov, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 3, 4, 6, 7

Название вида от Алтая.

Голотип — Музей ИНГГ, № 2103/3, 2103/4; Горный Алтай, р. Лебедь, разрез “Придорожный”; средний ордовик, дапинский ярус, тулойская свита, верхняя часть зоны *gibberulus*, слои *s. hastatus* и *s. altaicus*.

Описание (рис. 4). Колония копьевидной формы с округлым концом, представлена двумя ветвями, сросшимися практически на всем своем протяжении дорсальными стенками. Нет никакого расширения по направлению к дистальному концу, латеральные стороны рабдосомы строго параллельны друг другу. Длина колонии составляет 21–22 мм, в то время как длина двурядной части, до места расхождения ветвей, охватывает почти всю длину рабдосомы и равна 19 мм. Длина ветвей после их раздвоения очень мала, не достигает и 3 мм. Ширина двурядной части рабдосомы в проксимали — 3.5 мм, на уровне раздвоения ветвей — 5.5 мм. Угол расхождения ветвей примерно 55°. Расхождение ветвей на дистальном конце определяется за счет наличия синуса глубиной 3 мм, являющегося реликтовой частью двуветвистой рабдосомы. Наличие синуса у алтайской формы позволяет считать, что это взрослая колония, закончившая свой рост. На обеих сторонах рабдосомы по 23 теки, размеры которых составляют около 3 мм в длину и менее 1 мм в ширину. Ближе к устью ширина тек увеличивается до 1.2 мм. Теки полностью налегают друг на друга, и угол их наклона к оси рабдосомы составляет около 40° в дистальной части колонии. Устья тек прямые, на конце имеют шипы длиной 0.5 мм, резко направленные в сторону от проксимальной части. Срединный продольный шов протягивается по всей длине рабдосомы, но выражен не четко. В 10 мм помещается 8–9 тек.

Сравнение. Новый вид имеет характерную форму, размеры и пропорции рабдосомы, отличающие его от других видов данного рода. Такие виды, как *C. ovalis* Mu, Lee, Geh et Yin, *C. ogudus* Hsu и *C. zhejiangensis* (Ge) характеризуются очень маленькой рабдосомой яйцевидной формы, совершенно не имеющей сходства с общей конфигурацией рабдосомы описываемого вида (Mu et al., 1962; Hsu, 1947; Yang et al., 1983). Длина рабдосом у трех вышеперечисленных видов не более 10 мм, при ширине 4–6 мм.

У видов *C. oblongus* Mu, Lee, Geh et Yin и *C. yini* Mu, Lee, Geh et Yin рабдосомы маленькие, длиной 8–11 мм и шириной 7–8 мм, имеют заострен-

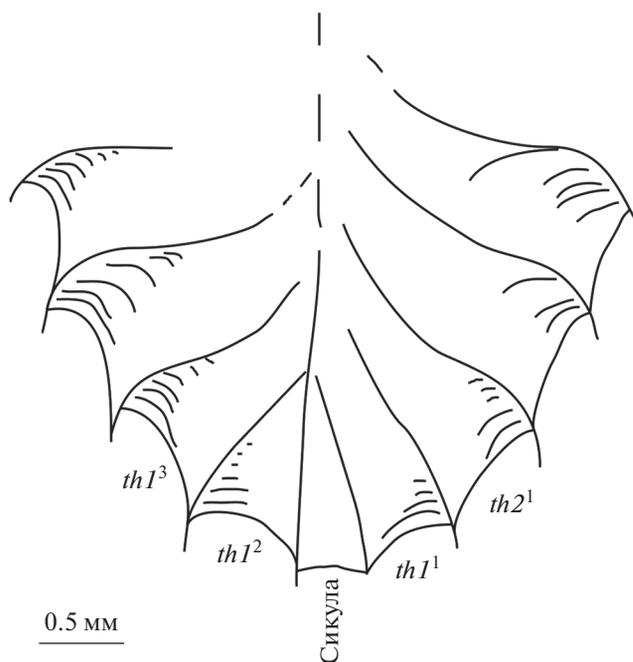


Рис. 4. *Cardiograptus altaicus* sp. nov., голотип Музей ИНГГ, № 2103/3, проксимальное строение; Горный Алтай, р. Лебедь; тулойская свита, дапинский ярус.

ный проксимальный конец (Mu et al., 1962), что абсолютно не характерно для изучаемого вида.

От *C. amplus* Hsu и *C. giganteus* Hsu новый алтайский вид отличается значительно меньшими размерами рабдосомы, длина которой составляет 22 мм, в то время как у *C. amplus* и *C. giganteus* рабдосомы достигают в длину 95 мм и более при ширине 8.5 мм против 5.5 мм у нового вида. Число тек в 10 мм у *C. amplus* составляет 12, а у описываемого вида — девять (Hsu, 1934, 1947).

От *C. angustus* Jin новый алтайский вид отличается следующими параметрами рабдосомы — длина 22 мм, ширина 6 мм, в то время как у *C. angustus* длина рабдосомы более 33 мм при ширине 2.2–3 мм (т.е., она значительно длиннее и вдвое тоньше). Новый вид также имеет очень существенные отличия от *C. hsui* (Mu et Lee) (Mu, Lee, 1958; Wang et al., 1977), параметры тек которого составляют 2.5 мм в длину и всего 0.5 мм в ширину, таким образом, являясь значительно более тонкими, чем у нового вида (1.2 мм). Кроме того, число тек в единице измерения у этих видов значительно отличается — девять в 10 мм у *C. altaicus* sp. nov. против 14 тек в 10 мм у *C. hsui*.

Представители вида *C. morsus* Harris et Keble (Harris, 1916) имеют небольшую округлую рабдосому, что существенно отличает их от нового вида. Ширина рабдосомы 8–11 мм, длина до 16–18 мм у *C. morsus* и 5.5 мм, 22 мм у описываемого таксона соответственно. Плотность тек также различается — 11–12 тек против девяти на 10 мм

(Harris, 1916; Dover, 1980; Carter, 1989; Vandenberg, Cooper, 1992).

*S. crawfordi* Harris имеет маленькую рабдосому округлой формы, что надежно отличает его от нового вида — при близкой ширине рабдосомы (до 5 мм) ее длина всего 6 мм у *S. crawfordi*, против 22 мм у *S. altaicus* sp. nov. Число тек в 10 мм также сильно отличается — 14 против девяти у нового вида (Harris, 1926).

*S. angustifolius* Ruedemann имеет очень крупную рабдосому шириной 7 мм и длиной более 31.5 мм, в то время как описываемый вид имеет другие параметры — 5.5 мм ширины и 22 мм длины. Число тек на 10 мм у этих двух видов также сильно отличается — 14 против девяти.

*S. folium* Ruedemann также существенно отличается от нового вида формой рабдосомы — она вытянута, но имеет большую ширину (до 8.5 мм), чем у *S. altaicus* sp. nov. (не более 6 мм). Помимо этого, плотность тек у *S. folium* значительно выше, чем у описываемого таксона (14 против девяти на 10 мм) (Ruedemann, 1947). От *S. houchengensis* Hsu новый вид отличается меньшей шириной рабдосомы (5.5 мм против 8 мм) и меньшим числом тек на единицу измерения (11–12 против девяти в 10 мм) (Hsu, 1984).

Представители вида *S. intermedius* (Mu et Lee) имеют очень маленькую округлую рабдосому длиной 4–7 мм и шириной 3.5 мм, в то время как рабдосома *S. altaicus* sp. nov. вытянутая, копьевидной формы (длина 22 мм, ширина 5.5 мм). У *S. intermedius* плотность тек значительно выше и составляет восемь–девять на 5 мм, тогда как у нового вида девять тек приходится на 10 мм (Han, 1986).

**М а т е р и а л.** Один полный экз. хорошей сохранности с противоотпечатком.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучены таксоны граптолитов, относящиеся к родам *Oncograptus* Hall и *Cardiograptus* Harris et Keble, ранее встреченные в России в трех арктических регионах — Восточном Таймыре, Новой Земле и о. Беннетта (архипелаг Де Лонга). Представители рассматриваемых родов *Oncograptus* и *Cardiograptus* подсемейства *Isograptinae* имеют важное значение для стратиграфии среднего ордовика: по их типовым видам выделяют зональное подразделение *Onc. upsilon*–*Card. morsus*, или генозону *Oncograptus/Cardiograptus*. Найденные на территории Горного Алтая формы имеют хорошую сохранность, которая позволила провести их детальное монографическое изучение и выделить новые видовые таксоны — *Oncograptus hastatus* sp. nov. и *Cardiograptus altaicus* sp. nov.

Авторы благодарят своих коллег — Чжан Юаньдуна (Zhang Yuandong) за предложение темати-

ки проделанной работы, Чжан Ючена (Zhang Yuchen) и Й. Малеца (Jorg Maletz) за помощь в поиске первичных литературных источников, а также Чон Джувана (Jeon Juwan) за поддержку при сборе каменного материала.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Буколова Е.В.* Лито- и биостратиграфия среднего ордовика северо-восточной части Горного Алтая // Геол. и геофизика. 2010. Т. 52. № 9. С. 1242–1255.

*Обут А.М.* Отдел Гемихордовые // Основы палеонтологии. Иглокожие, гемихордовые. М.: Недра, 1964. С. 279–337.

*Обут А.М., Соболевская Р.Ф.* Граптолиты ордовика Таймыра. М.: Наука, 1964. 92 с.

*Соболевская Р.Ф.* Атлас палеозойской фауны Таймыра. Часть II. Граптолиты ордовика и силура. СПб.: Изд-во ВНИИОкеангеология, 2011. 282 с.

*Соболевская Р.Ф., Корень Т.Н.* Граптолиты ордовика и силура Новой Земли // Атлас зональных комплексов ведущих групп раннепалеозойской фауны севера России. Граптолиты, трилобиты. СПб.: ВСЕГЕИ, 1997. С. 5–99.

*Berry W.B.N.* Graptolite Faunas of the Marathon Region, West Texas // Publ. Univ. Texas. 1960. 179 p.

*Bulman O.M.B.* Graptolithina // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part V (revised). Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1970. 163 p.

*Carter C.* Ordovician–Silurian graptolites from the Ledbetter Slate, northeastern Washington State // Bull. US. Geol. Surv. 1989. № 1860. P. 1–29.

*Chen Xu, Zhang Yuan-dong, Mitchell C.E.* Castlemainian to Darriwilian (Late Yushanian to Early Zhejiangian) graptolite faunas // Palaeoworld. 1995. Spec. issue № 5. 117 p.

*Cooper R.A.* Taxonomy and evolution of *Isograptus* Moberg in Australasia // Palaeontology. 1973. V. 16. Pt 1. P. 45–115.

*Cooper R.A.* Ordovician geology and graptolite faunas of the Aorangi Mine area, north-west Nelson, New Zealand // N. Zeal. Geol. Surv. Paleontol. Bull. 1979. V. 47. 146 p.

*Cooper R.A., Maletz J., Taylor L. et al.* Graptolites: Patterns of diversity across paleolatitudes // The Great Ordovician Biodiversification Event / Eds. Webby B., Paris F., Droser M.L., Percival I.G. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2004. P. 281–293.

*Danukalova M.K., Kuzmichev A.B., Sennikov N.V. et al.* Ordovician turbidites and black shales of Bennett Island (De Long Islands, Russian Arctic), and their significance for Arctic correlations and paleogeography // Geol. Mag. 2020. V. 157. Iss. 8. P. 1207–1237.

*Dover J.H., Berry W.B.N., Ross R.J., Jr.* Ordovician and Silurian Phi Kappa and Trail Creek Formations, Pioneer Mountains, Central Idaho — Stratigraphic and Structural Revisions, and New Data on Graptolite Faunas // U.S. Geol. Surv. Prof. Pap. 1980. №1090. P. 1–54.

*Fortey R.A., Zhang Y., Mellish C.* The relationships of biserial graptolites // Palaeontology. 2005. V. 48. Pt 6. P. 1241–1272.

- Hall T.S. Victorian graptolites. Some new or little-known species. Part IV // Proc. Roy. Soc. Victoria. 1914. V. 27. Pt 1. P. 104–118.
- Han Nai-ren. The mode of development of *Cardiograptus intermedius* (Mu et Lee) // Geol. Review. 1986. V. 32. № 2. P. 101–107.
- Han Nai-ren, Chen Xu. Regeneration in *Cardiograptus* // Lethaia. 1994. V. 27. P. 117–118.
- Harris W.J. The paleontological sequence of the Lower Ordovician rocks of the Castlemaine district, Part I // Proc. Roy. Soc. Victoria. 1916. V. 29. P. 50–74.
- Harris W.J. Victorian graptolites (New series), Part I // Proc. Roy. Soc. Victoria. 1924. V. 36. P. 92–106.
- Harris W.J. Victorian graptolites (New series), Part II // Proc. Roy. Soc. Victoria. 1926. V. 38. P. 55–61.
- Harris W.J. *Isograptus caduceus* and its allies in Victoria // Proc. Roy. Soc. Victoria. 1933. V. 46. P. 79–114.
- Harris W.J., Keble R.A. Victorian graptolite zones, with correlations and description of species // Proc. Roy. Soc. Victoria. 1932. V. 44. P. 25–52.
- Harris W.J., Thomas D.E. A revised classification and correlation of the Ordovician graptolite beds of Victoria // Mining and Geol. J. 1938. V. 1. № 3. P. 62–71.
- Hsu S.C. Graptolites of the Lower Yangtze Valley // Monogr. of Nat. Res. Inst. of Geol., Acad. Sinica, ser. A. 1934. V. 4. 84 p.
- Hsu S.C. On the genus *Cardiograptus* with the description of its Chinese representatives // Bull. Geol. Soc. China. 1947. V. 27. P. 93–100.
- Hsu S.C. Selected works on graptolites. Beijing: Geol. Publ. House China, 1984. 395 p.
- Lenz A.C., Jackson D.E. Arenig and Llanvirn graptolite biostratigraphy, Canadian Cordillera // Paleocology and Biostratigraphy of Graptolites. L., 1986. P. 27–45 (Geol. Soc. Spec. Publ. № 20).
- Loydell D.K. Graptolite biozone correlation charts // Geol. Mag. 2012. V. 149. P. 124–132.
- Maletz J. Yapeenian (Early Ordovician) graptolites in the Quebec Appalachians // Can. J. Earth Sci. 1992. V. 29. № 3. P. 1330–1334.
- Maletz J. Scandinavian isograptids (Graptolithina, Isograptidae): Biostratigraphy and taxonomy // Proc. Yorkshire Geol. Soc. 2011. V. 58. Pt 4. P. 267–280.
- Maletz J., Zhang Yuan-dong. The proximal structure and development in the Ordovician graptolite *Parisograptus* Chen and Zhang, 1996 // Palaeontology. 2003. V. 46. P. 295–306.
- Maletz J. Graptolite paleobiology. Berlin: Freie Univ., 2017. 323 p.
- Maletz J., Zhang Yuandong. Part V, revised, Chapter 21: Suborder Glossograptina; introduction, morphology, and systematic descriptions // Treatise Online, no. 79. Kansas Univ., Paleontol. Inst. 2016. P. 1–24.
- Mu A.T., Lee C.K. Scandent graptolites from the Ningkuo Shale of the Kiangshan-Changshan area, Western Chekiang // Acta Palaeontol. Sin. 1958. V. 6. № 4. P. 391–427.
- Mu An-Tze, Lee C.K., Mei-Yu Geh et al. Graptolites from Chilianshan // Geology of Chilianshan. 1962. V. 4. № 2. 168 p.
- Ruedemann R. Graptolites of North America // Quart. Geol. Soc. Amer. 1947. Mem. 19. 652 p.
- Sadler P.M., Cooper R.A., Melchin M. High-resolution, early Paleozoic (Ordovician–Silurian) time scales // GSA Bull. 2009. V. 121(5–6). P. 887–906.
- Sennikov N.V., Obut O.T., Lykova E.V. et al. Ordovician sedimentary basins and paleobiotas of the Gorny Altai. Novosibirsk: Publ. House of SB RAS, 2019. 183 p.
- Skevington D. British Ordovician graptolite zones and inter-regional correlation // Graptolites and Stratigraphy / Eds. Kaljo D., Koren T. Tallinn: Acad. Nauk Est. SSR, Inst. Geol., 1976. P. 171–179.
- Smith G.J. New graptolite localities in the Aorangi mine area, North-west Nelson // Trans. Roy. Soc. N.Z. 1966. V. 4. Iss. 8. P. 171–175.
- Thomas D.E. The zonal distribution of Australian graptolites // J. Proc. Roy. Soc. New South Wales. 1960. V. 94. 58 p.
- VandenBerg A.H.M., Cooper R.A. The Ordovician graptolite sequence of Australasia // Alcheringa. 1992. V. 16. P. 33–85.
- Wang Xiaofeng, Jin Yuqin, Wu Zhaotong et al. Graptolithina // Paleontological Atlas of Central South China, Vol. 1: Paleozoic. Plate 82–116. Beijing: Geol. Publ. House, 1977. P. 266–371 (in Chinese).
- Webby B., Cooper R., Bergstrom S.M. et al. Stratigraphic framework and time scales // The Great Ordovician Biodiversification Event / Eds. Webby B., Paris F., Droser M.L., Percival I.G. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2004. P. 41–47.
- Xiao C.X., Chen H. Some Graptolite Faunas of the Lower and Middle Ordovician from Gucheng area, Yushan // Geology of Jiangxi. 1990. V. 2. № 4. 244 p.
- Xiao C.X., Xia T.L., Wang Z.Y. New materials of *Cardiograptidae* from S. Jiangxi and their evolutionary relationship // Acta Palaeontol. Sin. 1985. V. 24. № 4. P. 429–439.
- Yang Daquan, Ni Yunan, Li Jijin et al. Graptolithina // Paleontological Atlas of East China, Vol. 1: Paleozoic. Plate 131–175. Beijing: Geol. Publ. House, 1983. P. 353–508 (in Chinese).

### Объяснение к таблице IX

Фиг. 1, 2, 8. *Oncograptus hastatus* sp. nov., голотип: 1 – Музей ИНГГ, № 2103/1; 2 – Музей ИНГГ, № 2103/2 (противоотпечаток); 8 – Музей ИНГГ, № 2103/1 (проксимальная часть); Горный Алтай, р. Лебедь; тулойская свита, дапинский ярус.

Фиг. 3, 4, 6, 7. *Cardiograptus altaicus* sp. nov., голотип: 3 – Музей ИНГГ, № 2103/3; 4 – Музей ИНГГ, № 2103/4 (противоотпечаток); 6 – Музей ИНГГ, № 2103/3 (проксимальная часть); 7 – Музей ИНГГ, № 2103/4 (проксимальная часть, противоотпечаток); Горный Алтай, р. Лебедь; тулойская свита, дапинский ярус.

Фиг. 5. *Pseudisograptus manubriatus* (T.S. Hall), экз. Музей ИНГГ, № 2103/5; Горный Алтай, р. Лебедь; тулойская свита, дапинский ярус.

Масштабная линейка: 1 мм.

## **New Species of Isograptines (Graptoloidea, Isograptidae) from the Middle Ordovician of the Gorny Altai**

**E. V. Lykova<sup>1</sup>, N. V. Sennikov<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>*Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,  
Novosibirsk, 630090 Russia*

The structure of the proximal part of colonies of Middle Ordovician Isograptinae and the species composition of the genera *Oncograptus* Hall and *Cardiograptus* Harris et Keble are considered. A new graptolite species *Oncograptus hastatus* sp. nov. and *Cardiograptus altaicus* sp. nov. (Subfamily Isograptinae Harris) are described from the Dapingian Stage of the Middle Ordovician of the Gorny Altai. These taxa are important for the zonal biostratigraphy of the Ordovician of southern part of Siberia and for interregional correlation.

*Keywords:* paleontology, graptolites, Ordovician, Gorny Altai

УДК 567.593.5:551.781.51(470.6)

## НОВЫЙ ВИД СТРОМАТЕЕВЫХ РЫБ (PERCIFORMES, STROMATEOIDEI) РОДА PINICHTHYS ИЗ ТАРХАНА (НИЗЫ СРЕДНЕГО МИОЦЕНА) СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

© 2021 г. А. Ф. Банников\*

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

\*e-mail: aban@paleo.ru

Поступила в редакцию 13.04.2021 г.

После доработки 15.04.2021 г.

Принята к публикации 16.04.2021 г.

Из тархана (низы среднего миоцена) Северо-Западного Кавказа (Краснодарский край, р. Пшеха) по полному и неполному скелетам описана строматеевая рыба *Pinichthys shirvanensis* sp. nov. (Perciformes, Stromateoidei), самый поздний вид олигоцен–миоценового рода *Pinichthys* Bannikov, 1985. Новый вид отличается от *P. pulcher* Bannikov, 1988 и *P. fractus* Bannikov, 1985 меньшим числом мягких лучей в анальном плавнике и шипов в спинном плавнике, более широкой гипуральной диастемой и большим числом туловищных позвонков. Впервые у *Pinichthys* выявлен признак, типичный для Stromateidae – трехвершинные зубы в челюстях.

**Ключевые слова:** Perciformes, Stromateoidei, Stromateidae, новый вид, низы среднего миоцена, Северо-Западный Кавказ

**DOI:** 10.31857/S0031031X21060040

### ВВЕДЕНИЕ

В результате полевых раскопок автора в 2020 г. на местонахождении тарханских (низы среднего миоцена) морских рыб (Банников, 2020) на Северо-Западном Кавказе (Краснодарский край, р. Пшеха) обнаружено два экземпляра представителей олигоцен–миоценового рода *Pinichthys* Bannikov (Perciformes, Stromateoidei, Stromateidae). Изучение находок показало, что они представляют новый вид *P. shirvanensis* sp. nov., самый поздний вид рода *Pinichthys*. На материале по новому виду впервые у *Pinichthys* выявлен признак, типичный для семейства Stromateidae – трехвершинные зубы в челюстях (этот признак только предполагался у ранее описанных видов *Pinichthys* из-за недостаточной сохранности материала по ним).

Большинство строматеевидных рыб (подотряд Stromateoidei отряда Perciformes s. l.) характеризуются тем, что передняя часть их пищевода, сразу за последней жаберной дугой, имеет боковые мешки, несущие изнутри продольные складки или озубленные сосочки (Haedrich, 1967; McDowall, 1979; Doiuchi et al., 2004 и др.). Наличие озубленных глоточных мешков может быть выявлено у ископаемых рыб только в исключительных случаях (Bannikov, 1995; Банников, 2012), и ископаемые таксоны относят к строматеевидным обычно на

основании косвенных, остеологических свидетельств.

Подотряд Stromateoidei в последнее время иногда переносят из Perciformes в “отряд Scombriformes” (Nelson et al., 2016; Betancur-R. et al., 2017), либо поднимают его ранг до отрядного (Wiley, Johnson, 2010). В последнее время на смену традиционной классификации организмов зачастую приходит формальная кладистическая систематика, построенная на компьютерной обработке молекулярных данных и часто противоречащая морфологическим свидетельствам. Результат кладистического анализа не всегда отражает реальные родственные связи (Вислобокова, 2019). В конечном итоге стройную классификацию рыб, где высокие таксоны, как правило, диагностируются (Nelson, 2006 и др.), заменяет хаотический набор морфологически гетерогенных и не диагностируемых высоких таксонов кладистической иерархии (Near et al., 2012, 2013; Betancur-R. et al., 2013, 2017; Nelson et al., 2016 и др.). Это побуждает нас использовать традиционную, естественную систематику. К примеру, выглядит абсурдным объединение в одну кладу скумбриевидных (Scombroidei) и игловидных (Syngnathiformes), или камбалообразных (Pleuronectiformes) и мече-рыбовидных (Xiphoidei), предлагаемое кладистами (Near et al., 2012; Betancur-R. et al., 2013, 2017):

в морфологии рыб этих групп нет ничего общего, а ископаемые данные отрицают их родство.

### ОБ ИСКОПАЕМЫХ СТРОМАТЕЕВЫХ

Строматеевые рыбы (Stromateidae), одно из семи семейств Stromateoidei s. s., включают в себя три современных рода, *Stromateus* L., 1758, *Perprilus* Cuvier, 1829 и *Rampus* Bonaparte, 1837 (Наедрич, 1967), и олигоцен–миоценовый *Pinichthys* Bannikov, 1985. Типовой вид последнего, *P. fractus* Bannikov, 1985, описан из нижнего миоцена (верхний майкоп) Апшеронского п-ова (Азербайджан) (Банников, 1985) и из одновозрастных отложений Восточного Крыма (Банников, 1988). Из типового местонахождения Ж.Д. Джафаровой (1966) описана камбалобразная рыба *Hippoglossoides bogatshevi*. Описание оставляет много неясного, а изображение голотипа (неполный скелет) (Джафарова, 1966, рис. 1) плохого качества. Однако вид Джафаровой может быть близким (или даже конспецифичным) *Pinichthys fractus* (для окончательного заключения необходимо специальное изучение голотипа «*Hippoglossoides bogatshevi*») (Банников, 2010).

Второй вид рода *Pinichthys*, *P. pulcher* Bannikov, 1988, описан из нижнего олигоцена (нижний майкоп) Адыгеи (С.-З. Кавказ) (Банников, 1988). По-видимому, этот же вид отмечен и из верхов нижнего олигоцена Германии (Bannikov, 1995; Банников, 2010; Maxwell et al., 2016) и Польских Карпат (*Pinichthys* sp. в: Kotlarczyk et al., 2006). Неадекватно описанный В.В. Богачевым (1938) из Абхазии одновозрастный *Paraplatax absyrtus*, возможно, близок (или даже идентичен) *Pinichthys pulcher* (Банников, 2010). Однако подтвердить или опровергнуть это предположение можно лишь в случае обнаружения типового экземпляра *Paraplatax absyrtus*, поскольку описание Богачева (1938) оставляет много неясного, а изображение материала отсутствует.

А.Ф. Банников (2010) допустил возможность принадлежности к строматеевым рода *Eriquius* Jordan, 1924 с типовым видом *E. plectrodes* Jordan, 1924 из верхнего миоцена Калифорнии, отнесенного (David, 1943) к *Embiotocidae*. Однако в последней ревизии фауны рыб верхнего миоцена Калифорнии (Fierstine et al., 2012) *Eriquius* оставлен в *Embiotocidae*.

Таким образом, единственным известным на сегодняшний день ископаемым родом строматеевых является *Pinichthys*, населявший в олигоцене и начале миоцена Рейнский грабен и Восточный Паратетис. Ниже приведено описание нового вида *P. shirvanensis* sp. nov. из тархана (низы среднего миоцена) Северо-Западного Кавказа (Краснодарский край, р. Пшеха). Еще одной строматеевидной рыбой из этого довольно богатого

комплекса морских рыб (Банников, 2020) является *Ariomma* sp. (*Ariommatidae*). Находка нового вида позволяет несколько расширить диагноз рода *Pinichthys*.

Материал находится в коллекции Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН). Фотографии выполнены С.В. Багировым (ПИН) (рис. 1) и Р.А. Ракитовым (ПИН) на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) (рис. 2).

### СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

#### СЕМЕЙСТВО STROMATEIDAE RAFINESQUE, 1810

#### Род *Pinichthys* Bannikov, 1985

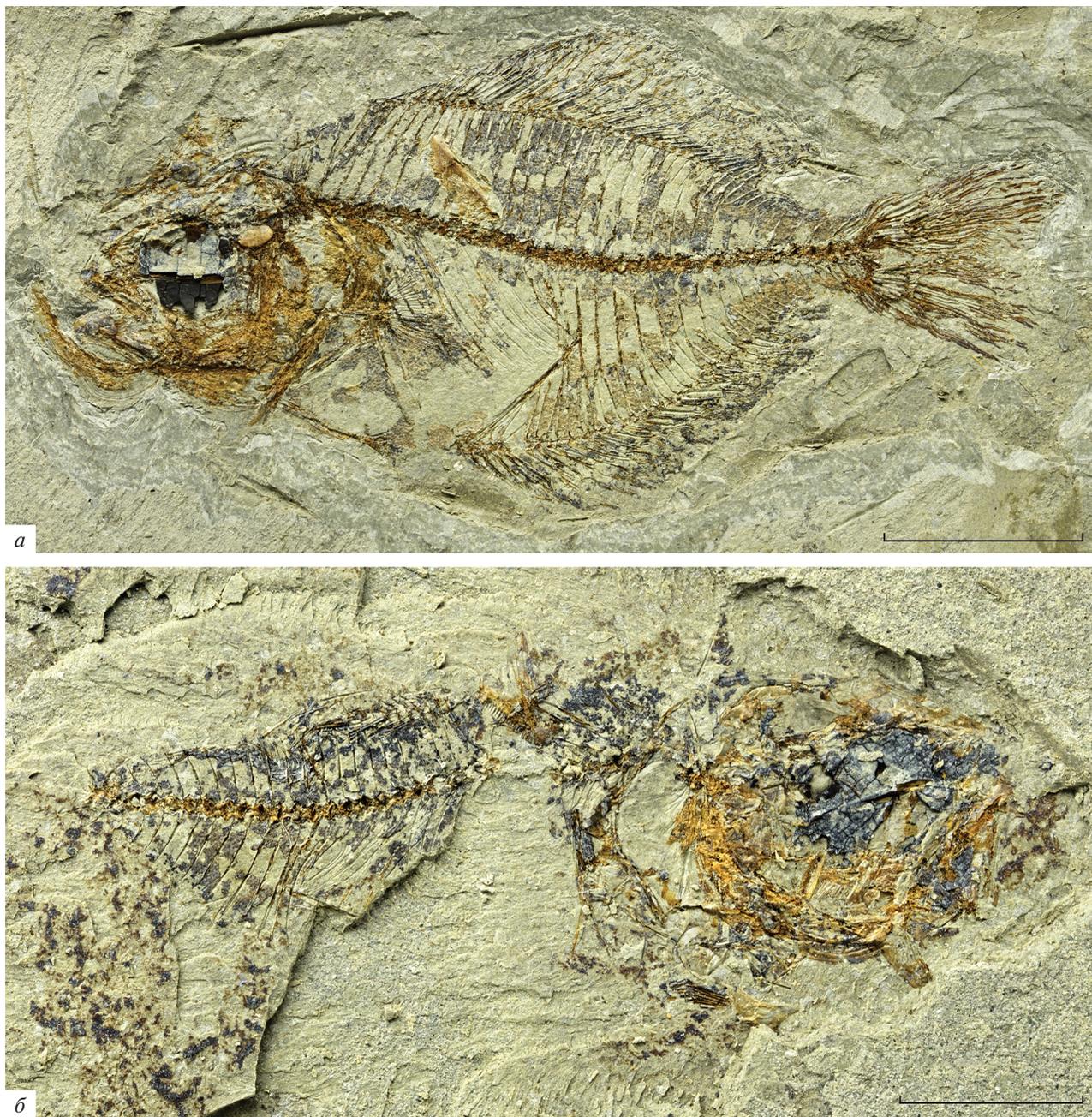
*Pinichthys*: Банников, 1985, с. 78; 1988, с. 110; 2010, с. 156.

Типовой вид – *Pinichthys fractus* Bannikov, 1985; нижний миоцен Азербайджана и Крыма.

**Д и а г н о з.** Высота тела превышает длину головы и в 1.5–2.4 раза меньше стандартной длины тела (SL). Длина головы составляет 0.31–0.38 SL. Глаза от среднего размера до крупных. Рот небольшой, нижнечелюстное сочленение не заходит за вертикаль середины орбиты. Зубы в челюстях тесно сидящие, трехвершинные, с тремя равными вершинками. Отолит *sagitta* довольно крупный, его длина составляет не менее 13% длины головы (HL). 5–6 radii *branchiostegi*. Позвонков 30–32, парапофизы развиты довольно слабо. 3 *epuralia*. Ребра умеренно длинные. Спинной плавник образует или не образует серповидную лопасть, в нем 3–5 колючих и 38–43 мягких луча. В анальном плавнике три колючих и 30–36 мягких лучей. 7–10 передних *interhaemalia* заходят в абдоминальную полость, их дорсальные концы сходятся к первому гемальному отростку. Грудные плавники средней длины, прикрепляются невысоко. Брюшные плавники имеются, маленькие. Чешуя мелкая, циклоидная.

**В и д о в о й с о с т а в.** Раннеолигоценые *P. pulcher* Bannikov, 1988 и *Pinichthys* sp. с Северного Кавказа (и, возможно, из Германии и Польши), раннемиоценовый *P. fractus* Bannikov, 1985 из Азербайджана и Крыма и среднемиоценовый *P. shirvanensis* sp. nov. с Северного Кавказа.

**С р а в н е н и е.** От современных *Stromateidae* отличается наличием брюшных плавников у взрослых рыб. Мальки по меньшей мере некоторых *Stromateus* имеют брюшные плавники, исчезающие в онтогенезе, но у этого рода гораздо больше позвонков, чем у *Pinichthys* (42 и более против 30–32). Два других современных рода строматеевых, *Perprilus* и *Rampus*, имеют сходное с *Pinichthys* число позвонков (30–36 позвонков у *Perprilus* и 33–41 у *Rampus*), но у них число *epuralia* редуцировано до двух. От *Rampus* отличается также зубами с равными вершинками (у сравниваемого рода центральная вершина крупнее).



**Рис. 1.** *Pinichthys shirvanensis* sp. nov.: *a* – голотип ПИН, № 5599/4, полный скелет; *b* – паратип ПИН, № 5599/5, неполный скелет; Краснодарский край, Апшеронский р-н, р. Пшеха выше ст. Ширванской; низы среднего миоцена, тархан. Масштабная линейка: *a* – 1 см, *b* – 5 мм.

*Pinichthys shirvanensis* Bannikov, sp. nov.

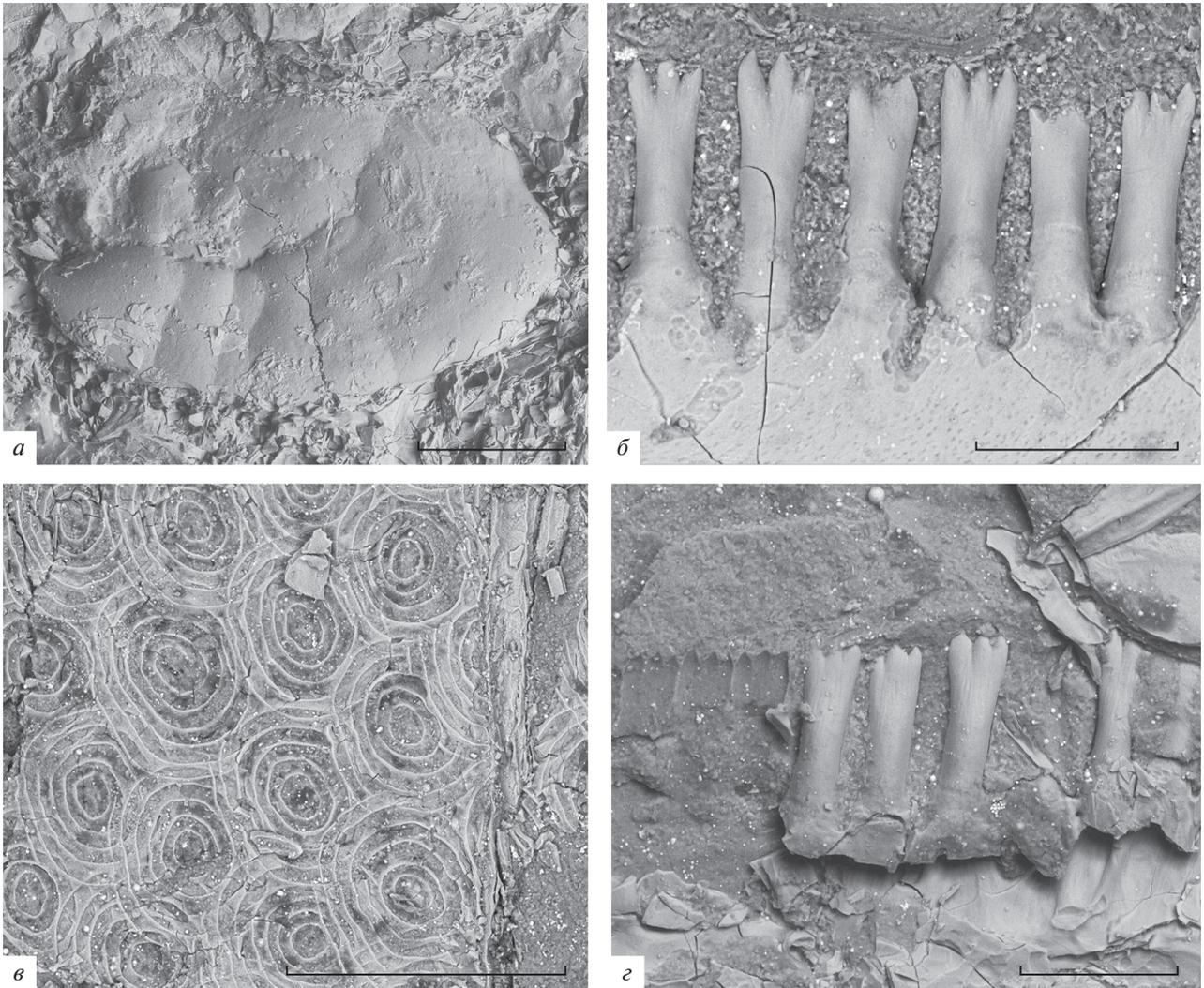
Вид назван по станции Ширванской.

Голотип – ПИН, № 5599/4, полный скелет; Краснодарский край, Апшеронский р-н, правый берег р. Пшехи выше ст. Ширванской; низы среднего миоцена, тарханский региоярус.

Описание (рис. 1–3). Тело относительно высокое, линзовидное, вероятно, сжатое с боков, с тонким, коротким хвостовым стеблем. Длина

головы голотипа три раза укладывается в SL и в 1.3 раза уступает наибольшей высоте тела. Высота хвостового стебля примерно в 4.8 раза уступает высоте тела. Глаза относительно крупные, горизонтальный диаметр орбиты меньше заглазничного расстояния, но в 1.5 раза превышает длину рыла.

Голова высокая, ее высота примерно равна ее длине. Нейрокраний относительно высокий;



**Рис. 2.** *Pinichthys shirvanensis* sp. nov.: *а-в* – голотип ПИН, № 5599/4: *а* – отолит снаружи, *б* – нижнечелюстные зубы, *в* – чешуя (слегка наклонено против часовой стрелки); *г* – паратип ПИН, № 5599/5, нижнечелюстные зубы; Краснодарский край, Апшеронский р-н, р. Пшеха выше ст. Ширванской; низы среднего миоцена, тархан. Масштабная линейка: *а, в* – 0.5 мм; *б, г* – 0.2 мм.

мощный, почти прямой парасфеноид проецируется чуть ниже середины орбиты. Гребень supraoccipitale высокий, округлый на углу; по-видимому, он переходит в лобный гребень. Параллельно верхнему краю гребень supraoccipitale несет две отчетливые пологие морщины. Правое frontale голотипа сохранилось дорсо-вентрально; оно широко над орбитой, плавно заостряется кпереди. Frontale (возможно, и pterosphenoideum) выступают вниз в орбиту. Этмоидный район черепа короткий, расположен под frontalia. Гребни parietale и pteroticum различаются неотчетливо. Следы глазного яблока сохраняются в виде довольно массивной углеродистой пленки в орбите; окостенения склеротики неразличимы. Подглазничные кости не видны. Рот небольшой, косой, нижнечелюстное сочленение расположено перед сере-

диной орбиты. Praemaxillare с тонким восходящим отростком умеренной высоты. Maxillare сохранилось плохо. Верхнечелюстные зубы небольшие, тесно сидящие, однорядные, с тремя равными вершинками. Длина нижней челюсти составляет 0.44 длины головы. Симфизная часть нижней челюсти довольно высокая, слегка отогнута книзу. Зубы на dentale однорядные, дистально приплюснутые латерально, трехвершинные, сходны с верхнечелюстными (рис. 2, *б, г*). Dentale V-образное, в его заднюю вырезку плотно входит anguloarticulare. Правая ветвь нижней челюсти голотипа отчленена и расположена над средними туловищными позвонками. Ось hyomandibulare очень слабо наклонена вперед от вертикали. Кости суспensorия различимы плохо. Praeoperculum плоское, слабоизогнутое, его нижняя ветвь довольно ко-

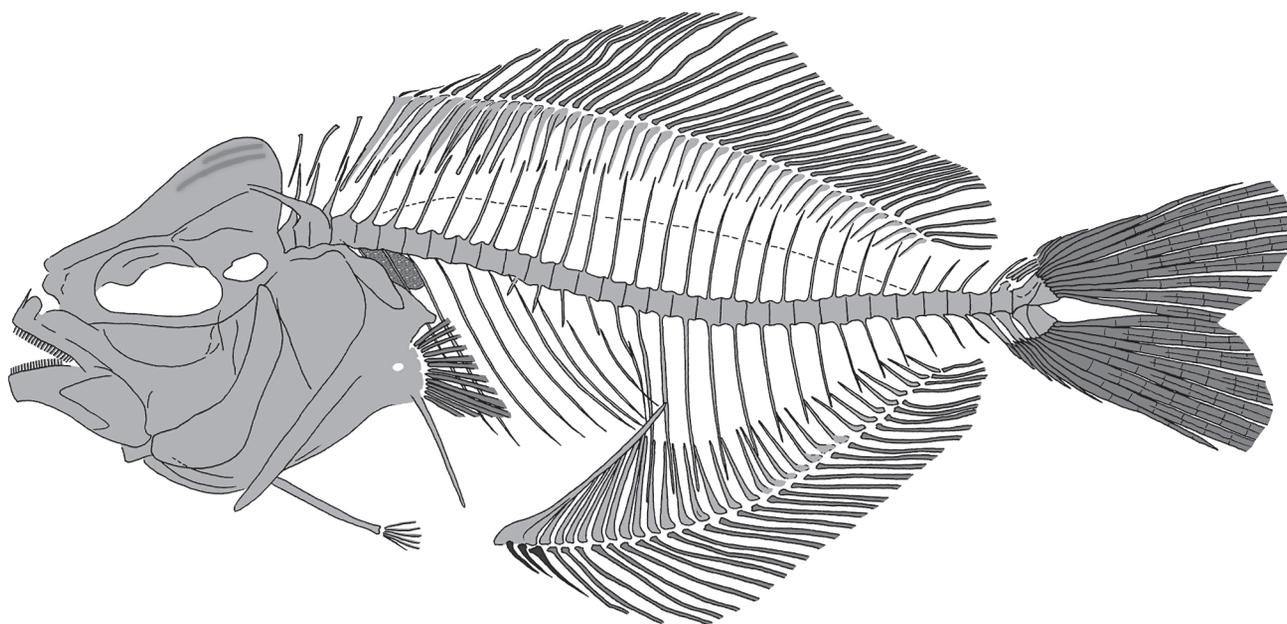


Рис. 3. *Pinichthys shirvanensis* sp. nov., реконструкция скелета по голотипу.

роткая, но шире верхней; параллельно заднему краю кость несет морщинки. Свободный край предкрышки ровный. Operculum плоское, субтреугольной формы, без шипов на заднем крае. Suboperculum сохранилось на паратипе ПИН, № 5599/5, где оно удлинненное, с отчетливым антеродорсальным выступом. Кости гиоидного комплекса сохранились плохо; точное число radii branchiostegi неизвестно. На голотипе частично сохранились минерализованные густые жаберные лепестки. Глоточное озубление не сохранилось. На местоположение боковых мешков пищевода указывает скопление костного крошева между позвончиком и задним выступом cleithrum голотипа. Это крошево определено образовано обломками зубов и костных оснований (корней) заглоточных сосочков.

Отолит sagitta относительно крупный, продолговатый, его длина в 1.7 раза превышает высоту (рис. 2, а). Длина отолита составляет 4.4% SL и 13.3% HL. Sagitta голотипа сохранилась с наружной стороны, и строение sulcus acusticus не распознается. У паратипа ПИН, № 5599/5 sagitta повреждена, зато сохранились оба lapilli округло-треугольной формы.

Позвонков 32, из них 15 туловищных и 17 каудальных. Длина туловищной части позвоночника в 1.2 раза короче хвостовой его части. Линия позвоночника слегка изогнута, приподнята спереди. Тела позвонков почти квадратные в латеральном аспекте, пережатые посередине. Большинство остистых отростков тонкие и относительно длинные, прямые или очень слабо изогнутые. Несколько передних невральных отростков прокси-

мально расширены. Гемальный отросток первого хвостового позвонка практически не расширен относительно последующих отростков. Передние гемальные отростки длиннее соответствующих невральных отростков. К хвостовому стеблю остистые отростки каудальных позвонков быстро укорачиваются. Не менее пяти задних туловищных позвонков несут тонкие прямые парапофизы, удлинняющиеся каудально и несущие ребра. Наклон парапофизов меняется с переднего на задний в каудальном направлении. Ребер, по-видимому, 13 пар; они относительно короткие, тонкие, умеренно наклонены назад. Epineuralia не распознаются, будучи, вероятно, скрытыми телами туловищных позвонков.

Хвостовой скелет характеризуется слиянием hypuralia 1-2 и 3-4 в две пластинки, разделенные в задней части широкой гипуральной диастемой. Наличие parhypuralophysis неизвестно. Второй и третий преуральные позвонки (pu) только слегка укорочены, их гемальные отростки аутогенные и намного мощнее предшествующих. Детали строения пятого hypurale и uroneuralia и степень их слияния с телом терминального позвонка (pu1 + u1 + u2) не видны. Невральный отросток pu2 короткий. Три epuralia. Хвостовой плавник умеренно вильчатый, недлинный. В хвостовом плавнике 17 главных лучей (I, 8-7, I) а также около пяти верхних и нижних дополнительных лучей.

Между затылком и спинным плавником расположено три очень тонких supraneuralia, предорсальная формула (Ahlstrom et al., 1976; Johnson, 1984) – 0/0/0/1 + 1/1/. Спинной плавник очень протяженный, превышает половину SL; его жест-

кая часть очень короткая, включает в себя три маленьких удлиняющихся назад шипа, первый из которых является сверхштатным на первом птеригофоре. Мягкая часть спинного плавника состоит из 39 членистых и ветвящихся лучей, она не образует серповидную лопасть. Длина лучей сначала возрастает, затем постепенно уменьшается каудально; в районе 11–12-го лучи наиболее длинные. Высота спинного плавника составляет 0.34 длины его основания. Спинной плавник начинается над шестым позвонком, а заканчивается над 13-м хвостовым позвонком. 41 птеригофор спинного плавника образует непрерывную серию; передние из них самые длинные, каудально птеригофоры очень постепенно укорачиваются, а их наклон сначала уменьшается, а затем вновь увеличивается. Вначале по одному—два, затем по два птеригофора спинного плавника входят в промежутки между невральными отростками позвонков. Дорсальные птеригофоры имеют узкоклиновидную форму.

Анальный плавник начинается примерно под десятым позвонком, а заканчивается под концом спинного плавника, с которым сходен по форме, будучи менее крупным. В анальном плавнике три удлиняющиеся назад колючки и 30 мягких членистых и ветвящихся лучей; шипы крупнее таковых спинного плавника. Передние две колючки сверхштатные. Передний птеригофор анального плавника имеет вид длинного слабоизогнутого прута, пластинчато расширен в антеровентральной части и сильно наклонен дорсальным концом назад. Проксимальный его конец явно имеет медиальную вырезку, в которую входят гемальные отростки первых двух хвостовых позвонков. Девять передних птеригофоров анального плавника расположены перед первым гемальным отростком, их дорсальные концы наклонены назад и сходятся к первому анальному птеригофору, слегка заходя, таким образом, в брюшную полость. Остальные анальные птеригофоры обычно по два входят в промежутки между гемальными отростками хвостовых позвонков; вначале они направлены вертикально, затем все более наклоняются дорсальным концом вперед. Птеригофоры анального плавника сходны с противоположными птеригофорами второго спинного плавника, но их проксимальная часть длиннее.

Только базальная часть грудных плавников сохранилась у голотипа; они прикрепляются сразу над серединой между линией позвоночника и вентральным краем тела, примерно под началом спинного плавника. Лучи грудного плавника многочисленны, но точное их число не может быть посчитано. Posttemporale вильчатое, лучше сохранилось на паратипе ПИН, № 5599/5. Supracleithrum удлиненное. Cleithrum крупное, прямое на большей его части, загнутое вперед в верхней части. Над грудным плавником cleithrum образует по-

стеродорсальный выступ. Коракоид относительно небольшой, узкий, его нижний конец далеко не доходит до нижнего конца cleithrum. Вентральное postcleithrum длинное, узкое, ребровидное, заканчивается недалеко от антеровентрального конца переднего птеригофора анального плавника.

Тазовые кости длинные, очень узкие, прикрепляются к cleithrum ниже вентрального конца coracoideum. Брюшные плавники очень маленькие, прикрепляются перед грудными. В брюшном плавнике тонкая колючка и, по-видимому, пять мягких ветвящихся лучей.

Чешуя образует сплошной покров на теле, очень мелкая, тонкая, циклоидная. Индивидуальные чешуйки у голотипа несут по пять circuli; радиальных бороздок нет (рис. 2, в). Боковая линия очень полого выпуклая кверху, нисходит до уровня позвоночника перед хвостовым стеблем.

Размеры. SL голотипа — 4.1 см. В процентах к SL голотипа: длина головы — 33; максимальная высота тела — 43; минимальная высота тела — 9; длина хвостового стебля — 10; преддорсальное расстояние — 43; преанальное расстояние — 52; длина основания спинного плавника — 53; длина основания мягкой части спинного плавника — 48; длина основания анального плавника — 45; высота спинного плавника — 18; высота анального плавника — 15; длина наибольшего шипа анального плавника — 7; длина брюшного плавника — 3.5; длина наибольших лучей хвостового плавника — 24; горизонтальный диаметр орбиты — 12; предглазничное расстояние — 8; заглазничное расстояние — 14; длина нижней челюсти — 14.5.

Сравнение. Отличается от *P. pulcher* и *P. fractus* меньшим числом лучей в анальном плавнике (30 против 33–36 у этих видов) и шипов в спинном плавнике (три против четырех—пяти), более широкой гипуральной диастемой и большим числом туловищных позвонков [15 против 13 (14?)]. Кроме того, от *P. pulcher* новый вид отличается гораздо менее высоким телом, не образующими серповидные лопасти вертикальными плавниками и гораздо менее крупным хвостовым плавником. В отличие от *P. fractus*, у *P. shirvanensis* sp. nov. менее крупная голова и более короткое рыло.

Материал. Помимо голотипа, из типового местонахождения паратип ПИН, № 5599/5, неполный скелет.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банников А.Ф.* Ископаемые строматеевидные рыбы (Teleostei) Кавказа // Палеонтол. журн. 1985. № 3. С. 77–83.
- Банников А.Ф.* Новый вид строматеевых рыб (Perciformes) из нижнего олигоцена Кавказа // Палеонтол. журн. 1988. № 4. С. 108–113.

- Банников А.Ф. Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые колючеперые рыбы (Teleostei, Acanthopterygii). М.: ГЕОС, 2010. LXI + 244 с.
- Банников А.Ф. Первая находка рода *Isurichthys* (Perciformes, Ariommatidae) в нижнем олигоцене Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2012. № 2. С. 61–67.
- Банников А.Ф. Новое местонахождение тарханских (нижний–средний миоцен) костистых рыб на Северо-Западном Кавказе // Биogeография и эволюционные процессы. Матер. LXVI сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2020. С. 214–216.
- Богачев В.В. Новый род и вид рыбы из палеогена Абхазии // Бюлл. Гос. Муз. Грузии. 1938. Т. 9А. С. 1–5.
- Вислобокова И.А. О новых подходах изучения эволюции макротаксонов и концепции экона // Палеонтол. журн. 2019. № 1. С. 3–12.
- Джафарова Ж.Д. Камбалы в отложениях майкопской серии Апшеронского полуострова // Докл. АН Аз. ССР. 1966. Т. 22. № 5. С. 73–76.
- Ahlstrom E.H., Butler J.L., Sumida B.Y. Pelagic stromateoid fishes (Pisces, Perciformes) of the eastern Pacific: kinds, distributions and early life histories and observations on five of these from the northwest Atlantic // Bull. Mar. Sci. 1976. V. 26. P. 285–402.
- Bannikov A.F. Morphology and phylogeny of fossil stromateoid fishes (Perciformes) // Geobios. 1995. Mem. spec. № 19. P. 177–181.
- Betancur-R. R., Broughton R.E., Wiley E.O. et al. The tree of life and a new classification of bony fishes // PLOS Currents Tree of Life. 2013. P. 1–41.
- Betancur-R. R., Wiley E.O., Arratia G. et al. Phylogenetic classification of bony fishes // BMC Evol. Biol. 2017. 17:162. P. 1–40. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-0958-3>
- David L.R. Miocene fishes of Southern California // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1943. № 43. P. 1–143.
- Doiuchi R., Sato T., Nakabo T. Phylogenetic relationships of the stromateoid fishes (Perciformes) // Ichthyol. Res. 2004. V. 51. P. 202–212.
- Fierstine H.L., Huddleston R.W., Takeuchi G.T. Catalog of the Neogene Bony Fishes of California. A Systematic Inventory of All Published Accounts. San Francisco, 2012. 206 p. (Occas. Pap. Calif. Acad. Sci. № 159).
- Haedrich R.L. The stromateoid fishes: systematics and a classification // Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Univ. 1967. V. 135. № 2. P. 31–139.
- Johnson G.D. Percoidei: development and relationships // Ontogeny and Systematics of Fishes / Eds. Moser H.G. et al. Lawrence: Allen Press, 1984. P. 464–498 (Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. № 1).
- Kotlarczyk J., Jerzmańska A., Świdnicka E., Wiszniowska T. A framework of ichthyofaunal ecostratigraphy of the Oligocene–Early Miocene strata of the Polish Outer Carpathian basin // Ann. Soc. Geol. Pol. 2006. V. 76. № 1. P. 1–111.
- Maxwell E.E., Alexander S., Bechly G. et al. The Rauenberg fossil Lagerstätte (Baden-Württemberg, Germany): A window into early Oligocene marine and coastal ecosystems of Central Europe // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2016. V. 463. P. 238–260.
- McDowall R.M. The centrolophid genus *Tubbia* (Pisces: Stromateoidei) // Copeia. 1979. № 4. P. 733–738.
- Near T.J., Dornburg A., Eytan R.I. et al. Phylogeny and tempo of diversification in the superradiation of spiny-rayed fishes // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2013. V. 110. P. 12738–12743.
- Near T.J., Eytan R.I., Dornburg A. et al. Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification // Proc. Nat. 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.
- 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.

## A New Species of Stromateid Fish (Perciformes, Stromateoidei) of the Genus *Pinichthys* from the Tarkhanian (Lowermost Middle Miocene) of the Northwestern Caucasus

A. F. Bannikov

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

The stromateid fish *Pinichthys shirvanensis* sp. nov. (Perciformes, Stromateoidei), the latest species of the Oligocene–Miocene genus *Pinichthys* Bannikov, 1985, is described from the Tarkhanian (lowermost Middle Miocene) of the northwestern Caucasus (Krasnodar Region, Pshekha River) based on complete and incomplete skeletons. The new species differs from *P. pulcher* Bannikov, 1988 and *P. fractus* Bannikov, 1985 in having fewer soft rays in the anal fin and spines in the dorsal fin, a wider hypural diastema, and a larger number of abdominal vertebrae. For the first time, *Pinichthys* revealed a character characteristic of Stromateidae—tricuspid teeth in the jaws.

**Keywords:** Perciformes, Stromateoidei, Stromateidae, new species, lowermost Middle Miocene, northwestern Caucasus

УДК 568.182

## ПЕРВАЯ НАХОДКА ПТЕРОЗАВРА В ВЕРХНЕМ МЕЛУ ЮЖНОГО УРАЛА

© 2021 г. А. О. Аверьянов<sup>а</sup>, \*, Н. Г. Зверьков<sup>б, в, с, \*\*</sup>, А. В. Никифоров<sup>д</sup>, \*\*\*

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

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

<sup>с</sup>Геологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

<sup>д</sup>Клуб юных геологов-экологов им Г.А. Сопочько, Орск, 462404 Россия

\*e-mail: dzharakuduk@mail.ru

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

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

Поступила в редакцию 27.01.2021 г.

После доработки 12.03.2021 г.

Принята к публикации 12.03.2021 г.

Дистальный фрагмент пястной кости крылового пальца птерозавра из верхнемеловых (кампан) отложений Оренбургской области определен как *Azhdarchidae* indet. на основании совокупности признаков, включающих отсутствие крупного отверстия пневматизации на задней стороне проксимальнее вентрального мыщелка, асимметричную борозду между мыщелками, гребень на вентральной стороне вентрального мыщелка и значительный задний изгиб дистального эпифиза и прилегающей части диафиза. Это первая находка птерозавра в позднем мелу Южного Урала.

*Ключевые слова:* Pterosauria, Azhdarchidae, Южный Урал, поздний мел

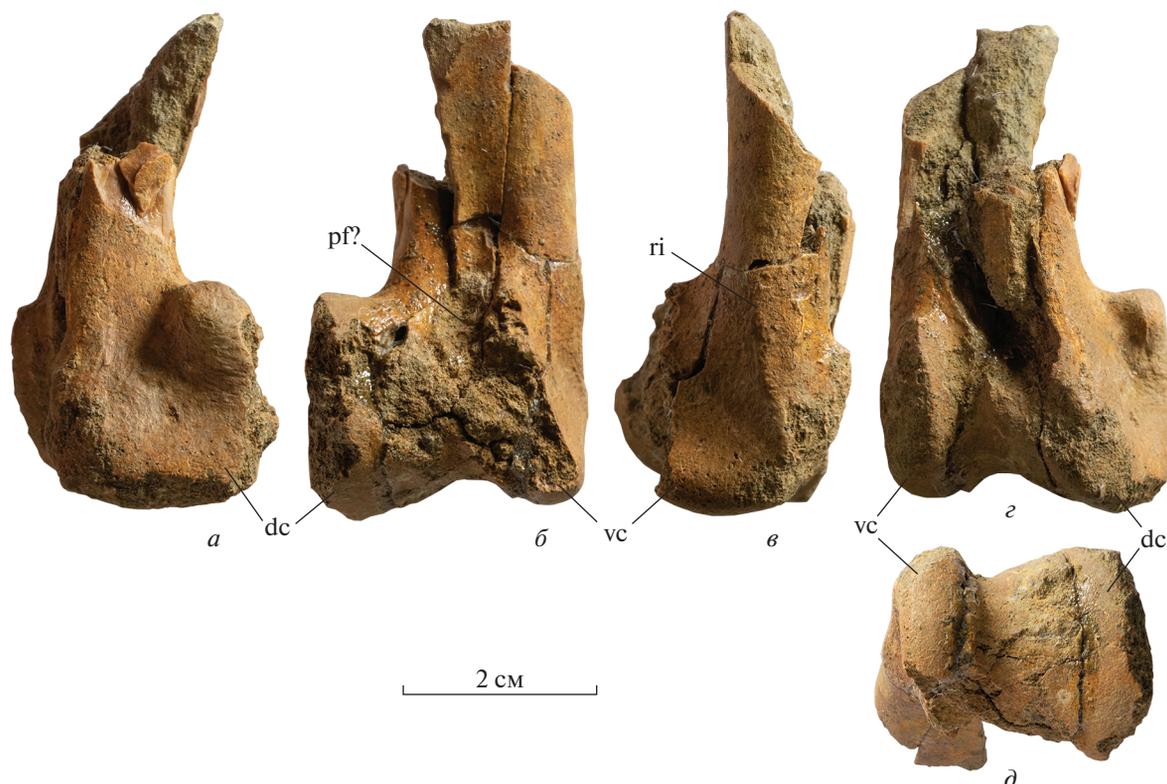
**DOI:** 10.31857/S0031031X21060039

### ВВЕДЕНИЕ

В конце мелового периода юго-восток европейской части России покрывало мелководное море, которое в раннем кампане испытало максимальную трансгрессию за поздний мел (Varaboshkin et al., 2003). Это море посредством серии проливов соединялось с обширным мелководным морем, покрывавшим Западную Сибирь (Найдин, 2003; Varaboshkin et al., 2003), что способствовало активному обмену водных масс и формированию благоприятных условий для существования различных морских организмов, включая крупных морских позвоночных. В связи с этим большой интерес представляет позднемеловая фауна морских позвоночных из местонахождений Оренбургской области, расположенных в непосредственной близости к вышеупомянутым древним проливам. В верхнемеловых морских отложениях Оренбургской обл. находки позвоночных известны с начала прошлого века (Боголюбов, 1910, 1911, 1912а, б). Начиная с 2012 г., активные сборы остатков позвоночных в карьере близ д. Ижберда Гайского р-на ведет Клуб юных геологов-экологов им. Г.А. Сопочько (г. Орск). В Ижбердинском карьере непосредственно под почвенным слоем вскрываются костеносные отложения мощностью 0.2–1.5 м, представленные линзовидными телами кварцево-глауконитового

песка с фосфоритами, галькой и ожелезнениями, в кровле переходящими в более плотные песчаники и фосфоритовый конгломерат. Возраст костеносных слоев, согласно геологическим картам, датированный кампаном (“глауконит-терригенная толща” в: Лисов и др., 2017), по фауне акул и химер уточнен как раннекампанский (датировка Е.В. Попова в: Ефимов и др., 2016). Благодаря активной работе клуба юных геологов-экологов, в ижбердинском карьере были сделаны многочисленные находки морских позвоночных (хрящевых и костных рыб, а также различных морских рептилий), включая значительные части скелетов плезиозавров семейства Polycotylidae (Ефимов и др., 2016). Среди находок одним из авторов (А.В. Никифоровым) были встречены фрагменты стенок довольно крупных длинных трубчатых костей с толщиной стенки, едва ли превышающей 1 мм. Это указывало на присутствие в местонахождении остатков птерозавров, однако лишь в ходе полевых работ 2020 г. Н.Г. Зверьковым был обнаружен достаточно полный фрагмент кости птерозавра, который описан в данной работе.

Описанный экземпляр хранится в Орском школьном минералогическом музее (ОШММ) при Дворце пионеров и школьников г. Орска (экз. ОШММ № 530). Для сравнения была ис-



**Рис. 1.** Azhdarchidae indet., экз. ОШММ № 530: *а* – с дорсальной стороны; *б* – сзади, *в* – с вентральной стороны; *г* – спереди; *д* – с дистального конца; Россия, Оренбургская обл., Ижберда; верхний мел, кампан. Обозначения: dc – дорсальный мышцелок; gi – гребень на вентральной стороне вентрального мышцелка; pf? – возможное положение заднего отверстия пневматизации; vc – вентральный мышцелок.

пользована коллекция птерозавров из Ин-та палеонтологии позвоночных и палеоантропологии АН КНР, Пекин, Китай (IVPP) и Зоологического ин-та РАН, С.-Петербург, Россия (ZIN PH). При описании кость крыла ориентирована в положении полета.

Мы благодарны Д.В. Григорьеву за фотографии экз. ОШММ № 530 (рис. 1). Работа ААО поддержана Российским научным фондом (проект 19-14-00020) и Зоологическим ин-том РАН (гос. задание АААА-А19-119032590102-7). Работа НГЗ поддержана Геологическим ин-том РАН (гос. задание 0135-2019-0066).

### ОПИСАНИЕ И СРАВНЕНИЕ

Экз. ОШММ № 530 представляет собой дистальный фрагмент левой пястной кости крылового (четвертого) пальца (рис. 1). Эпифиз близ дистального диафиза овальный в сечении, с длинной осью, ориентированной вертикально (дорсовентральный диаметр 18.6 мм, переднезадний диаметр 13.0 мм). Дистальная часть диафиза, расположенная непосредственно перед дистальным эпифизом, отклонена от остальной части диафиза назад под углом примерно 30°. Дисталь-

ный эпифиз блоковидный, с дорсальным и вентральным мышцелками, разделенными центральной бороздой. Максимальная высота дистального эпифиза 28 мм. Мышцелки округлые при взгляде с дорсальной или вентральной стороны (большая часть вентрального мышцелка утрачена) и примерно равны по размерам. Передняя губа вентрального мышцелка простирается больше в проксимальном направлении, по сравнению с передней губой дорсального мышцелка. Проксимальный конец задней губы дорсального мышцелка отогнут вверх и вперед, образуя заметный выступ. Депрессия на задней поверхности диафиза близ дистального эпифиза не глубокая и разрушена в центре. Если отверстие пневматизации имелось в этом месте, то оно было небольшим и располагалось между проксимальными концами дорсального и вентрального мышцелков (рис. 1, б).

Строение крыловой пястной и других костей крыла у птеродактилоидов довольно консервативно. Тем не менее, на ней имеются несколько диагностических признаков, которые подробно рассматриваются ниже.

**Гребень между дорсальным и вентральным мышцелком.** Имеется у орнитохейрид “Santanadacty-

lus pricei” Wellnhofer, 1985, “S. araripensis” Wellnhofer, 1985 и *Anhanguera piscator* Kellner et Tomida, 2000 из формации Ромуальдо (альб) Бразилии (Wellnhofer, 1985, рис. 21a–d; 1991, рис. 31a, с, 38с, 39a, с; Kellner, Tomida, 2000, рис. 42), неопределенных орнитохейрид из формации Уэссекс (баррем) Англии (Martill, Coram, 2020, рис. 3A, C) и кембриджского зеленого песчаника (альб) Англии (Owen, 1859, табл. 4, фиг. 9), а также у *Pterodactyloidea indet.* из позднего кампана – раннего маастрихта Италии (Dalla Vecchia, 2018, рис. 4a). По-видимому, данный признак характерен для орнитохейрид. Этот гребень отсутствует у орского птерозавра.

#### Отверстие пневматизации на задней стороне.

Отверстие пневматизации на задней стороне крыловой пястной кости близ дистального эпифиза имеется у ряда птеродактилоидов, но его положение варьирует между таксонами. У орнитохейриды *Anhanguera piscator* из формации Ромуальдо (альб) Бразилии имеется небольшое отверстие проксимальнее и немного дорсальнее дистального конца вентрального мышелка (Kellner, Tomida, 2000, рис. 42с, d). В этом же положении существенно более крупное отверстие пневматизации имеется у птеранодонтид *Pteranodon* sp. из формации Ниобрара (коньяк–кампан) Канзаса, США (Bennett, 2001, рис. 87B, 89A) и *Pteranodontidae indet.* из рыбацкой свиты (кампан) Саратовской обл., Россия (ZIN PH 67/43, 68/43). На пястной кости крылового пальца *Ornithocheiridae indet.* из формации Уэссекс (баррем) Англии имеется очень крупное заднее отверстие пневматизации проксимальнее вентрального мышелка (Martill, Coram, 2020, рис. 3C, 4). У аждархида *Azhdarcho lancicollis* Nesov, 1985 из биссектинской свиты (турон) Узбекистана отверстие пневматизации заметно меньше и расположено между проксимальными концами дорсального и вентрального мышелков (Averianov, 2010, рис. 30D). У аждархида *Cryodragon boreas* Hone, Nabib et Therrien, 2019 из формации Динозаврового парка (кампан) в Альберте, Канада, заднее отверстие пневматизации заметно крупнее, но также расположено между проксимальными концами дорсального и вентрального мышелков (Godfrey, Currie, 2005, рис. 16.9D). У орского птерозавра отсутствует крупная депрессия с большим отверстием пневматизации, проксимальнее и немного дорсальнее вентрального мышелка, характерная для птеранодонтид. Если отверстие пневматизации имелось на задней стороне, то оно могло располагаться в разрушенной части между проксимальными концами дорсального и вентрального мышелков, как у аждархид. Скорее всего, эта часть разрушена на экз. ОШММ № 530 вслед-

ствие бывшего наличия здесь пневматического отверстия.

#### Отверстие пневматизации на передней стороне.

Отверстие пневматизации на передней стороне крыловой пястной кости, немного проксимальнее проксимального конца дорсального мышелка, отмечено для орнитохейрид из формации Ромуальдо (альб) Бразилии: “*Santanadactylus pricei*” (Wellnhofer, 1985, рис. 21c), “*S. araripensis*” (Wellnhofer, 1991, рис. 39с) и *Anhanguera piscator* (Kellner, Tomida, 2000, рис. 42a, b). Такое же отверстие имеется на пястной кости крылового пальца *Ornithocheiridae indet.* из формации Тулебук (альб) Австралии (Kellner et al., 2010, рис. 2A, B). У аждархида *Cryodragon boreas* есть переднее отверстие пневматизации в сходном положении (Godfrey, Currie, 2005, рис. 16.9B). На изолированной пястной кости крылового пальца *Ornithocheiridae indet.* из сеномана Мексики расположено переднее отверстие пневматизации между проксимальными концами дорсального и вентрального мышелков (Frey et al., 2020, рис. 3). У орского птерозавра эта часть кости разрушена, но, по-видимому, отверстия пневматизации там не было.

**Борозда между мышелками.** У орнитохейриды “*Santanadactylus pricei*” борозда между передними губами дорсального и вентрального мышелков симметричная при взгляде с дистального конца, ее наиболее глубокая часть приходится посередине между мышелками (Wellnhofer, 1985, рис. 42a). У джунгариптериды *Dsungaripterus weii* Young, 1964 из формации Лианмуцинь Синьцзян-Уйгурского АО, Китай (IVPP V4062) и аждархида *Azhdarcho lancicollis* (Averianov, 2010, рис. 30C) эта борозда асимметричная, ее наиболее глубокая часть расположена существенно ближе к вентральному мышелку. Такая же асимметричная борозда имеется у орского птерозавра (рис. 1, d).

**Асимметрия дистальных мышелков.** На пястной кости крылового пальца *Azhdarchidae indet.* из формации Стрэйт Клиффс (турон) Юты, США, дорсальный и вентральный мышелки при взгляде с дистального конца расположены асимметрично; вентральный мышелок больше выступает вперед, а дорсальный мышелок – назад (Cohen et al., 2018, рис. 2C). Такие же асимметричные мышелки имеются на пястной кости крылового пальца неопределимого орнитохейриды из сеномана–турона ДР Конго (Swinton, 1948, рис. 3). У других рассматриваемых таксонов птеродактилоидов дорсальный и вентральный мышелки более или менее симметричны при взгляде с дистального конца, только у *Dsungaripterus weii* вентральный мышелок чуть больше выступает назад по сравнению с дорсальным. У орского птерозавра, очевидно, дистальные мышелки симметричные

(задняя часть вентрального мышелка разрушена). По крайней мере, у этого экз. передние концы мышелков находятся на одном уровне (рис. 1, д).

**Гребень на вентральном мышелке.** На экз. ОШММ № 530 имеется невысокий, но отчетливый продольный гребень на вентральном мышелке, расположенный ближе к его переднему краю и простирающийся почти на всю длину мышелка (рис. 1, е). Аналогичный, но более короткий гребень имеется у *Azhdarcho lancicollis* (Averianov, 2010, рис. 30Е). У *Azhdarcho* этот гребень соответствует проксимальной половине гребня на экз. ОШММ № 530. У других рассматриваемых таксонов птерозавров такого гребня нет.

**Задний изгиб дистального эпифиза.** У орнитохейрид, *Pteranodon*, *Dsungaripterus* и тапехарида *Tarejara wellnhoferi* Kellner, 1989 из формации Ромуальдо (альб) Бразилии пястная кость крылового пальца почти прямая при взгляде сверху или снизу, только лишь дистальный эпифиз может быть немного отклонен назад (Wellnhofer, 1991, рис. 39b, d; Bennett, 2001, рис. 88; Eck et al., 2011, рис. 8B, D). У *Azhdarchidae* indet. из турона Юты (Cohen et al., 2018, рис. 2B, E), *Azhdarcho lancicollis* (Averianov, 2010, рис. 30B, E) и *Cryodrakon boreas* (Godfrey, Currie, 2005, рис. 16.9C, D) пястная кость крылового пальца имеет слабый S-образный изгиб диафиза, но дистальный эпифиз вместе с небольшим прилегающим участком диафиза отогнут в заметно большей степени, чем у *Pteranodon*. Сходный угол заднего изгиба дистального эпифиза и прилегающей части диафиза наблюдается также у орского птерозавра (рис. 1, а).

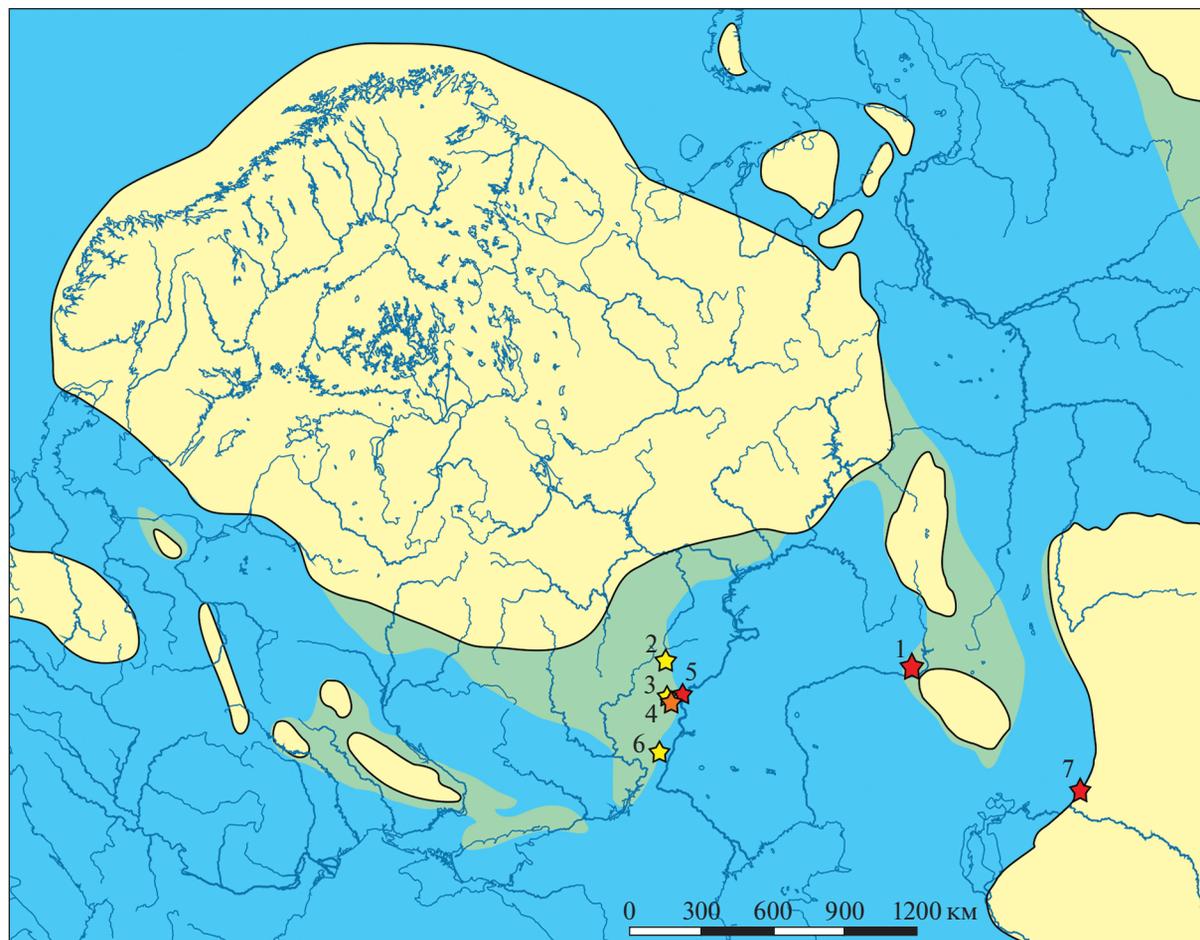
**Вентральный изгиб дистального эпифиза.** У орнитохейрид и *Dsungaripterus* пястная кость крылового пальца слабо S-образно изогнута по всей длине при взгляде спереди или сзади, выпуклая дорсально в центре кости и на дистальном конце (Kellner, Tomida, 2000, рис. 42), либо выпуклая дорсально только в центре кости (Wellnhofer, 1991, рис. 39a, c). У *Pteranodon* этот S-образный изгиб смещается к дистальному концу кости (Bennett, 2001, рис. 87). Похожий S-образный изгиб кости близ дистального эпифиза имеется у изолированной пястной кости крылового пальца птеродактилоида из формации Дарлстон (берриас) Англии (Martill et al., 2013, рис. 4). У аждархида *Cretornis hlavaci* Frič, 1881 из формации Йизера (турон) Чехии пястная кость крылового пальца прямая при взгляде спереди или сзади (Averianov, Ekrt, 2015, рис. 6B, D). У тапехарида *Tarejara* пястная кость крылового пальца слабо вогнута вентрально при взгляде спереди или сзади (Eck et al., 2011, рис. 8A, C). У аждархид *Azhdarchidae* indet. из турона Юты (Cohen et al., 2018, рис. 2A, D) и *Cryodrakon boreas* (Godfrey, Currie, 2005, рис. 16.9A)

пястная кость крылового пальца прямая спереди или сзади в проксимальной и средней части диафиза, а дистальная часть диафиза вместе с дистальным эпифизом отклонены вентрально под заметным углом. Похожий угол вентрального изгиба дистальной части пястной кости, имеется, очевидно, у орского птерозавра.

По всем рассмотренным признакам пястная кость крылового пальца экз. ОШММ № 530 из Ижберды обнаруживает определенное сходство с аждархидами и может быть уверенно определена как *Azhdarchidae* indet.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Фауна наземных позвоночных, живших по берегам Тургайского и соседних проливов в позднем мелу, изучена еще очень плохо. Известен достаточно богатый комплекс наземных позвоночных позднего сантона–раннего кампана из бостобинской свиты местонахождения Шах-Шах в Северо-Восточном Приаралье, Казахстан (рис. 2), включающий в себя птерозавра *Agalazhdarcho bostobensis* Averianov, 2007 семейства *Azhdarchidae* (Аверьянов, 2007; Averianov et al., 2015, 2016). Мы практически ничего не знаем о наземных позвоночных, живших в позднем мелу на островах Южного Урала и западнее, на крупном массиве суши – Фенноскандии. Известны изолированные позвонки динозавров орнитопод из Оренбургской обл. и Северного Казахстана (Боголюбов, 19126; Бажанов, 1947; Новохатский, 1954; Несов, 1995). В регионе также встречаются остатки морских птиц гесперорнисов (Зеленков и др., 2017). Из наземных позвоночных в прибрежно-морских отложениях западной части Тургайского пролива чаще встречаются остатки летающих ящеров, что связано, в первую очередь, с их обитанием по берегам древних крупных водоемов (Averianov, 2014). Здесь явно доминировали птерозавры семейства *Pteranodontidae*. Только их остатки встречены в отложениях рыбушкинской свиты (ранний кампан) местонахождений Малая Сердоба в Пензенской обл., Широкий Карамыш в Саратовской обл. и неназванных кампанских отложениях местонахождения Полунино 2 в Волгоградской обл. (Боголюбов, 1914; Аверьянов и др., 2008; Averianov, Arkhangelsky, 2021; Аверьянов, Ярков, 2021). В Белом Озере (Саратовская обл.), наиболее богатом остатками птерозавров местонахождения рыбушкинской свиты, встречены остатки двух семейств птерозавров – птеранодонтид и аждархид, однако большинство костей относится к птеранодонтидам (Averianov, Arkhangelsky, 2021). По-видимому, аждархиду принадлежит единственная кость летающего ящера из местонахождения Саратов 2 (пудовкин-



**Рис. 2.** Палеогеографическая карта раннего кампана (поздний мел) с местонахождениями птерозавров в районе Тургайского пролива: 1 – Ижберда; 2 – Малая Сердоба; 3 – Широкий Карамыш; 4 – Белое Озеро; 5 – Саратов 2; 6 – Полудино 2; 7 – Шах-Шах. Красным обозначены находки аждархид, желтым – птеранодонтид, оранжевым – представителей обеих групп. Палеогеографическая реконструкция по: Dercourt et al. (2000), Varaboshkin et al. (2003) и Kontorovich et al. (2014).

ская свита, поздний кампан) (Аверьянов и др., 2005). Интересно, что пока остатки птеранодонтид не найдены в восточной части Тургайского пролива (рис. 2). Единственная кость летающего ящера из Ижберды уверенно относится к семейству Azhdarchidae. Принадлежит ли данный экземпляр *Aralazhdarcho bostobensis*, описанному из близкого местонахождения Шах-Шах в Казахстане (рис. 2), неясно, поскольку пястная кость крылового пальца неизвестна для аралаждархо. Птеранодонтиды пока не найдены в Западной и Центральной Азии, и Тургайский пролив мог в какой-то степени ограничивать их распространение из Европы на восток. Находки птеранодонтид в сантоне–кампане Японии (Obata et al., 1972; Chitoku, 1996; Kellner et al., 2016; Averianov, Arkhangel'sky, 2021) могут быть связаны с расселением этих летающих ящеров из Северной Америки на запад.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянов А.О. Новые находки аждархид (Pterosauria, Azhdarchidae) в позднем мелу России, Казахстана и Средней Азии // Палеонтол. журн. 2007. № 2. С. 73–79.
- Аверьянов А.О., Архангельский М.С., Иванов А.В., Первушов Е.М. Новая находка аждархида (Pterosauria: Azhdarchidae) в позднем мелу Поволжья // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 91–97.
- Аверьянов А.О., Архангельский М.С., Первушов Е.М. Новый аждархид (Pterosauria, Azhdarchidae) из позднего мела Поволжья // Палеонтол. журн. 2008. № 6. С. 61–68.
- Аверьянов А.О., Ярков А.А. Первая находка птеранодонтида (Pterosauria, Pteranodontidae) в позднем мелу Нижнего Поволжья // Палеонтол. журн. 2021. № 1. С. 104–108.
- Бажанов В.С. Остатки крупных меловых динозавров из бассейна р. Тобол // Вестн. АН Каз. ССР. 1947. № 5. С. 38–40.
- Боголюбов Н.Н. Об остатках мозазавра из Оренбургской губернии // Ежегодн. геол. минерал. России. 1910. Т. 12. № 1–2. С. 8–14.

- Боголюбов Н.Н.* Из истории плезиозавров в России // Уч. зап. Имп. Моск. ун-та. Отд. естественн. 1911. Т. 31. С. 1–412.
- Боголюбов Н.Н.* О нахождении *Elasmosaurus* и *Polycotylus* в русских отложениях // Ежегодн. геол. минерал. России. 1912а. Т. 14. № 6. С. 174–176.
- Боголюбов Н.Н.* О предполагаемом позвонке динозавра из Оренбургской губернии // Ежегодн. геол. минерал. России. 1912б. Т. 14. № 3. С. 61–62.
- Боголюбов Н.Н.* О позвонке птеродактиля из верхнемеловых отложений Саратовской губернии // Ежегодн. геол. минерал. России. 1914. Т. 16. № 1. С. 1–7.
- Ефимов В.М., Мелёшин И.А., Никифоров А.В.* Новый вид плезиозавров рода *Polycotylus* в позднем мелу Южного Урала // Палеонтол. журн. 2016. № 5. С. 62–72.
- Зеленков Н.В., Пантелеев А.В., Ярков А.А.* Новые находки гесперорнисов в Европейской России, с замечаниями по систематике евразийских *Nesperornithidae* // Палеонтол. журн. 2017. № 5. С. 89–97.
- Лисов А.С., Кваснюк Л.Н., Шмельков Н.Т.* Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1 : 200 000. Изд. второе. Серия Южно-Уральская. Лист М-40-Х (Ильинка). Объяснительная записка. М.: Моск. филиал ВСЕГЕИ, 2017. 101 с.
- Найдин Д.П.* Тургайский пролив в системе меридионального соединения позднемеловых морей северного полушария // Бюлл. МОИП, отд. геол. 2003. Т. 78. № 4. С. 49–55.
- Несов Л.А.* Динозавры Северной Евразии: новые данные о составе комплексов, экологии и палеобиогеографии. СПб.: Изд-во С.-Петербург. гос. ун-та, 1995. 156 с.
- Новохатский И.П.* О находках остатков позвоночных в меловых отложениях Восточного Приуралья // Изв. АН Каз. ССР. Сер. геол. 1954. № 18. С. 146–147.
- Averianov A.O.* The osteology of *Azhdarcho lancicollis* Nessov, 1984 (Pterosauria, Azhdarchidae) from the Late Cretaceous of Uzbekistan // Proc. Zool. Inst. RAS. 2010. V. 314. № 3. P. 264–317.
- Averianov A.O.* Review of taxonomy, geographic distribution, and paleoenvironments of Azhdarchidae (Pterosauria) // ZooKeys. 2014. V. 432. P. 1–107.
- Averianov A.O., Arkhangelsky M.S.* A large pteranodontid pterosaur from the Late Cretaceous of Eastern Europe // Geol. Mag. 2021. V. 158. № 7. P. 1143–1155.
- Averianov A.O., Danilov I.G., Skutschas P.P. et al.* The Late Cretaceous vertebrate assemblages of Western Kazakhstan // New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. Bull. 2016. V. 71. P. 5–17.
- Averianov A.O., Dyke G.J., Danilov I.G., Skutschas P.P.* The paleoenvironments of azhdarchid pterosaurs localities in the Late Cretaceous of Kazakhstan // ZooKeys. 2015. V. 483. P. 59–80.
- Averianov A.O., Ekrt B.* *Cretornis hlavaci* Frič, 1881 from the Upper Cretaceous of Czech Republic (Pterosauria, Azhdarchoidea) // Cret. Res. 2015. V. 55. P. 164–175.
- Baraboshkin E.Yu., Alekseev A.S., Kopaevich L.F.* Cretaceous palaeogeography of the North-Eastern Peri-Tethys // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2003. V. 196. № 1–2. P. 177–208.
- Bennett S.C.* The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon*. Part I. General description and osteology // Palaeontogr. Abt. A. 2001. V. 260. № 1–6. P. 1–112.
- Chitoku T.* Pterosaur bone from the Upper Cretaceous of Enbetsu, Hokkaido // Bull. Hobetsu Mus. 1996. V. 12. P. 17–24.
- Cohen J.E., Hunt T.C., Frederickson J.A. et al.* Azhdarchid pterosaur from the Upper Cretaceous (Turonian) of Utah, USA // Cret. Res. 2018. V. 86. P. 60–65.
- Dalla Vecchia F.M.* A wing metacarpal from Italy and its implications for latest Cretaceous pterosaur diversity // Geol. Soc., Spec. Publ. 2018. V. 455. P. 209–219.
- Dercourt J., Gaetani M., Vrielynck B. et al.* Atlas Peri-Tethys, Paleogeographical maps. 24 maps and explanatory notes. P.: CCGM/CGMW, 2000. 269 p.
- Eck K., Elgin R.A., Frey E.* On the osteology of *Tapejara wellnhoferi* Kellner, 1989 and the first occurrence of a multiple specimen assemblage from the Santana Formation, Araripe Basin, NE-Brazil // Swiss J. Geosci. 2011. V. 130. № 2. P. 277–296.
- Frey E., Stinnesbeck W., Martill D.M. et al.* One of the geologically youngest remains of an ornithocheirid pterosaur from the late Cenomanian (Upper Cretaceous) of north-eastern Mexico: implications for ornithocheirid paleogeography and extinction // Palaeovertebr. 2020. V. 43. № 1. P. e4.
- Godfrey S.J., Currie P.J.* Pterosaurs // Dinosaur Provincial Park: A Spectacular Ancient Ecosystem Revealed. Bloomington: Indiana Univ. Press, 2005. P. 292–311.
- Kellner A.W.A., Costa F.R., Wang X., Cheng X.* Redescription of the first pterosaur remains from Japan: the largest flying reptile from Asia // Histor. Biol. 2016. V. 28. № 1–2. P. 304–309.
- Kellner A.W.A., Rich T.H.V., Costa F.R. et al.* New isolated pterodactyloid bones from the Albian Toolebuc Formation (western Queensland, Australia) with comments on the Australian pterosaur fauna // Alcheringa 2010. V. 34. № 3. P. 219–230.
- Kellner A.W.A., Tomida Y.* Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), northeastern Brazil // Nat. Sci. Mus. Monogr. 2000. V. 17. P. 1–135.
- Kontorovich A.E., Ershov S.V., Kazanenkov V.A. et al.* Cretaceous paleogeography of the West Siberian sedimentary basin // Russ. Geol. Geophys. 2014. V. 55. № 5–6. P. 582–609.
- Martill D.M., Coram R.A.* Additional evidence for very large wing-span pterosaurs in the Wessex Formation (Early Cretaceous, Barremian) of southern England // Proc. Geol. Assoc. 2020. V. 131. № 3–4. P. 293–300.
- Martill D.M., O'Sullivan M., Newman C.* A possible azhdarchid pterosaur (Pterosauria, Azhdarchidae) in the Durlston Formation (Early Cretaceous, Berriasian) of southern England // Cret. Res. 2013. V. 43. P. 26–39.
- Obata I., Hasegawa Y., Otsuka H.* Preliminary report on the Cretaceous reptile fossils from Hokkaido // Mem. Nat. Sci. Mus. 1972. V. 5. P. 213–222.

*Owen R.* Monograph on the Fossil Reptilia of the Cretaceous Formations. Suppl. No. I. Pterosauria (Pterodactylus) // Monogr. Palaeontol. Soc. Lond. 1859. P. 1–19.

*Swinton W.E.* A Cretaceous pterosaur from the Belgian Congo // Bull. Soc. belge géol., paléontol., hydrol. 1948. V. 57. P. 234–238.

*Wellnhofer P.* Neue Pterosaurier aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien // Palaeontogr. Abt. A. 1985. V. 187. № 4–6. S. 105–182.

*Wellnhofer P.* Weitere Pterosaurierfunde aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien // Palaeontogr. Abt. A. 1991. V. 215. № 1–3. S. 43–101.

## First Finding of a Pterosaur in the Upper Cretaceous of the Southern Urals

A. O. Averianov<sup>1</sup>, N. G. Zverkov<sup>2,3</sup>, A. V. Nikiforov<sup>4</sup>

<sup>1</sup>*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia*

<sup>2</sup>*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

<sup>3</sup>*Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

<sup>4</sup>*Club of young geologists and ecologists named after G.A. Sopotsko, Orsk, Russia*

A distal fragment of the wing metacarpal of a pterosaur from the Upper Cretaceous (Campanian) deposits of the Orenburg Oblast is identified as Azhdarchidae indet. based on a combination of characters, including lack of a large pneumatic foramen on the posterior side proximal to the ventral condyle, asymmetric groove between the condyles, a ridge on the ventral side of the ventral condyle, and significant posterior flexing of the distal epiphysis and adjacent part of the diaphysis. This is the first pterosaur record in the Late Cretaceous of Southern Urals.

*Keywords:* Pterosauria, Azhdarchidae, Southern Urals, Late Cretaceous

УДК 565.796:551.781.4

## ПЕРВАЯ НАХОДКА ГРИБА СЕМЕЙСТВА МУСОСАЛІСІАСЕАЕ В РОВЕНСКОМ ЯНТАРЕ (УКРАИНА)

© 2021 г. М. Н. Сухомлин<sup>а</sup>, \*, В. П. Гелюта<sup>б</sup>, \*\*, Е. Э. Перковский<sup>с</sup>, \*\*\*,  
М. С. Игнатов<sup>д, е</sup>, Д. В. Василенко<sup>ф, г</sup>

<sup>а</sup>Институт эволюционной экологии НАН Украины, Киев, Украина

<sup>б</sup>Институт ботаники им. М.Г. Холодного НАН Украины, Киев, Украина

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

<sup>д</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

<sup>е</sup>Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва, Россия

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

<sup>г</sup>Череповецкий государственный университет, Череповец, Россия

\*e-mail: suhmary@ukr.net

\*\*e-mail: vheluta@botany.kiev.ua

\*\*\*e-mail: perkovsk@gmail.com

Поступила в редакцию 18.01.2020 г.

После доработки 17.02.2021 г.

Принята к публикации 01.03.2021 г.

Из позднеэоценового ровенского янтаря описывается *Chaenothecopsis polissica* V.P. Heluta et Sukhomlyn, sp. nov. (Muscocaliciales, Ascomycota). По форме плодовых тел и морфологии мицелия он сходен с одновозрастным *S. bitterfeldensis*, однако аскокарпы *S. polissica* sp. nov. значительно мельче. Из современных калициоидных грибов и лишайников по размерам и внешнему облику плодовых тел к новому виду наиболее близок *S. taiginea*, развивающийся на смоле ели и известный из тайги Северной Америки (Канада, США) и Европы (Финляндия). *S. polissica* sp. nov. принадлежит к наиболее мелкоплодным видам приуроченных к смоле калициоидов и является второй опубликованной находкой ископаемых грибов в ровенском янтаре.

**Ключевые слова:** ископаемый гриб, поздний эоцен, калициоидные грибы, *Chaenothecopsis bitterfeldensis*, *Chaenothecopsis polissica*, Ascomycota, Fungi

**DOI:** 10.31857/S0031031X21060131

### ВВЕДЕНИЕ

Позднеэоценовый ровенский янтарь одновозрастен с балтийским янтarem (Perkovsky et al., 2010), но его изотопный состав свидетельствует о значительно более южном происхождении (Mänd et al., 2018). Систематическое изучение богатой и разнообразной фауны ровенского янтаря (35 отрядов артропод; неопубл. данные Е.Э. Перковского) началось лишь в XXI в. Из этого материала уже описано более 300 видов артропод, главным образом, насекомых (Перковский, Сухомлин, 2015; Перковский, 2016; Perkovsky, Sukhomlyn, 2016; Varanov et al., 2016; Perkovsky, Fedotova, 2016; Fedotova, Perkovsky, 2017; Perkovsky, 2017, 2018; Каплин, Перковский, 2018; Dunlop et al., 2019; Koreć et al., 2019; Wojtoń et al., 2019; Perkovsky, Makarkin, 2019, 2020; Colombo et al., 2020, 2021; Dietrich, Perkovsky, 2020; Klimov et al., 2020; Makarkin, Perkovsky, 2020; Perkovsky et al., 2020; Simutnik,

Perkovsky, 2020; Sokolov, Perkovsky, 2020; Анисюткин, Перковский, 2021; Khaustov et al., 2021a, b; Kupryjanowicz et al., 2021; Legalov et al., 2021; Perkovsky, Nel, 2021). В то же время, флора ровенского янтаря все еще мало изучена, хотя уже описано более десятка видов мхов и печеночников (Perkovsky et al., 2010; Ignatov, Perkovsky, 2011, 2013; Konstantinova et al., 2012; Mamontov et al., 2013, 2015a, b, c, 2017a, b, 2019, 2020; Ignatov et al., 2016, 2019a, b). Недавно опубликовано подробное описание первого ровенского цветка, идентифицированного как новый вид *Prunus hirsutipetala* Sokoloff, Remizowa et Nuraliev (Sokoloff et al., 2018). Несмотря на интенсивное исследование ровенского янтаря, до настоящего времени в нем обнаружен только один лишенизированный вид грибов, который был идентифицирован лишь до уровня семейства Porinaceae, Lecanoromycetes, Ascomycota (Hayova et al., 2019).

В материале из Клёсова (Сарненский р-н, Ровенская обл. Украины) были обнаружены микроскопические плодовые тела и гифы гриба, принадлежащего к калициоидам (Ascomycota, Eurotiomycetes, Mycocaliciomycetidae). Мелкоплодный гриб из сукцинитов попал в научную коллекцию лишь благодаря сининклюзам. Присутствие инклюзов в изученном нами образце было первоначально выявлено только из-за наличия обрывка печеночника из рода *Frullania* Raddi. Поскольку калициевые грибы из ровенского янтаря ранее не были известны, целью этого исследования стало изучение морфологических особенностей грибовых фоссилий с целью их идентификации.

Авторы искренне благодарны А.П. Власкину (Ин-т зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины) за помощь в работе и рецензентам за их ценные замечания. Работа поддержана грантом РФФИ № 19-04-00046 (ДВ).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужил образец янтаря, полученный из карьера “Пугач” в окрестностях пос. Клёсов, Сарненский р-н, Ровенская обл., Украина (Perkovsky et al., 2010). Образец весом 1.1 г (после первичной обработки) подвергся шлифовке, и далее использовался полированный фрагмент янтаря размером 17 × 7 мм, толщиной от 2.0 до 3.2 мм. Включения фотографировали под световым микроскопом Carl Zeiss Primo Star с использованием камеры Canon A300 и программного обеспечения AxioVision 4.7. Образец хранится в коллекции янтаря Ин-та зоологии им. И.И. Шмальгаузена Национальной академии наук Украины, г. Киев. Споры в толще янтаря не найдены.

## СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

### К Л А С С E U R O T I O M Y C E T E S

### П О Р Я Д О К M Y C O C A L I C I A E S

### СЕМЕЙСТВО MYCOCALICIACEAE A. SCHMIDT, 1970

### Род *Chaenothecopsis* Vainio, 1927

*Chaenothecopsis polissica* V.P. Heluta et Sukhomlyn, sp. nov.

Табл. X, фиг. 1–4 (см. вклейку)

Index Fungorum no.: IF558468.

Название вида — от топонима Полесье (укр. Полісся).

Голотип — SIZK-K-10076F/I; Клёсов; ровенский янтарь, поздний эоцен; обозначен здесь (табл. X, фиг. 2). Сининклюз — SIZK-K-10076F, остаток печеночника *Frullania*.

*D i a g n o s i s.* Ascomata 102–230  $\mu$ m high, capitulum obconicum, occasionally slightly lobed, 23.5–108.0(–132.5)  $\mu$ m in diam., (23.5–)27.0–89.5(–93.5)  $\mu$ m high. Stalk erect, often slightly curved, 67–162 × (9.5–)11–30  $\mu$ m.

*H o l o t y p e:* Ukraine, Rovno Region, Klesiv, Rovno amber (late Eocene), SIZK-K-10076F/I.

*О п и с а н и е.* Апотеции высотой 102–230 мкм, их головки обратно-конусовидные, иногда едва заметно лопастные, диаметром 23.5–108.0 (–132.5) мкм, высотой (23.5–) 27.0–89.5 (–93.5) мкм (табл. X, фиг. 2а–2г). Ножка прямостоящая, часто слегка согнутая, 67–162 × (9.5–) 11–30 мкм. Основание ножки со сплетением прикрепляющих гиф (табл. X, фиг. 2а, 2г). Мицелий преимущественно поверхностный, однако от него отходят гифы, которые погружаются в более темный старый слой отвердевшей смолы на довольно значительную глубину — до 710 мкм (табл. X, фиг. 1). Поверхностные гифы двух типов: тонкие, толщиной до 3.2 мкм, сильно разветвленные (главным образом под прямым углом), и более толстые, до 8 мкм, изредка ветвящиеся (табл. X, фиг. 3). Погруженный в смолу мицелий состоит из тонких (до 3 мкм) гиф, от прямых, нерегулярно ветвящихся (в основном под углом 45°–90°; табл. X, фиг. 4а), до почти спиралевидно закрученных (табл. X, фиг. 4б). Аскоспоры не наблюдались.

*С р а в н е н и е.* Новый вид отличается от всех известных современных представителей рода мелкими плодовыми телами. Морфологически наиболее близки виды *Chaenothecopsis marcineae* Selva и *C. resinicola* Rikkinen et Tuovila, однако оба характеризуются более крупными апотециями — 190–390 мкм и 300–500 мкм соответственно. Среди ископаемых видов наиболее близок *C. bitterfeldensis* Rikkinen et Poinar (Rikkinen, Schmidt, 2018); отличие также заключается в размерах плодовых тел (102–230 мкм против 460–750 мкм). Также новый вид отличается несколько более толстыми и менее закрученными гифами мицелия, которые могут ветвиться не только под прямым углом, но и в пределах 45°–90°. По размерам плодовых тел новый вид близок и к *C. cf. bitterfeldensis* из балтийского янтаря (Rikkinen et al., 2018), однако последний имеет более крупные апотеции (130–550 мкм высотой), ножки которых могут ветвиться, а головки обычно имеют пролиферации.

М а т е р и а л. Голотип.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Изученный образец состоит из двух разных по окраске слоев — нижнего более темного и светлого верхнего. Между ними существует четкая граница, в области которой расположен мицелий гриба, образующий плодовые тела — апотеции. От него отходят гифы, проникающие в нижний слой образца (табл. X, фиг. 1). Таким образом, очевидно, что гриб развивался на поверхности смолы и вскоре был залит свежей порцией смолы,

которая законсервировала его воздушную часть. Отметим, что часть плодовых тел согнута, их головки прижаты к поверхности субстрата. Оторванным от мицелия был только один апотеций. Это говорит о том, что гриб заливался новой порцией смолы сверху, а не с боковой стороны.

Калициоидов часто называют “булавочными” или “щетинистыми” лишайниками (из-за их крошечных, обычно менее 2 мм, апотециев в виде булавок). Они представляют собой полифилетическую группу лишайников и нелихенизированных грибов (Prieto, Wedin, 2016; Hardman et al., 2017). У большинства из них крошечные ножки поднимают споросную головку над субстратом, тем самым способствуя дисперсии спор. Лихенологи рассматривают калициоидные лишайники и грибы как одну группу, поскольку они выглядят одинаково, растут вместе и часто собираются исследователями одновременно. Основные различия между ними заключаются в стратегии питания и механизмах освобождения спор (Tibell, 1984; Hardman et al., 2017).

Калициоидные грибы обитают на всех континентах, за исключением Антарктиды, но наиболее разнообразны в бореальных и умеренных лесах северного полушария (Rikkinen, 2003a; Tuovila, 2013; Rikkinen et al., 2018). В настоящее время в составе Mucosaliales насчитывается примерно 150 видов из пяти родов. Большинство калициоидных грибов считаются паразитами или паразитантами лишайников, паразитами свободноживущих водорослей, печеночников или сосудистых растений или сапротрофами на древесине, коре или мертвых полипоровых грибах. К тому же, около 10% видов растет на смолах голосеменных или на других растительных экссудатах (Tibell, Titov, 1995; Tuovila, 2013). Никакая другая группа грибов не имеет сопоставимой доли видов, связанных со смолой (Tuovila, 2013).

Кроме современных представителей калициоидных грибов и лишайников, известны их ископаемые виды, обнаруженные в янтаре. Мы сравнили полученные данные о ровенском образце с информацией об уже описанных ископаемых видах калициоидных лишайников и грибов (Rikkinen, Poinar, 2000; Rikkinen, 2003a; Tuovila et al., 2013; Beimforde et al., 2014; Kettunen et al., 2018; Rikkinen et al., 2018; Rikkinen, Schmidt, 2018). Исчерпывающий обзор этих видов, найденных в европейском позднеэоценовом янтаре, дан Й. Риккинемом с соавт. (Rikkinen et al., 2018). Помимо уже известных на то время шести находок, авторы привели информацию еще о девяти и описали новый вид *Chaenotheca succina* Rikkinen et Schmidt. Они также указывали, что все исследованные калициоидные грибы из европейских янтарей можно с уверенностью отнести к современным родам *Calicium* Pers. (Caliciaceae, Lecanoromycetes), *Chaenotheca*

(Th. Fr.) Th. Fr. (Coniocybaceae, Coniocybomycetes), *Chaenothecopsis* и *Phaeocalicium* A.F.W. Schmidt (Mucosaliales, Mucosaliales, Eurotiomycetes). Два балтийских и три саксонских гриба, приведенные в упомянутой работе как *Chaenothecopsis* cf. *bitterfeldensis*, отнесены вместе с *C. bitterfeldensis* к “Group D” рода *Chaenothecopsis*.

Оказалось, что изученный нами гриб отличается от этих видов, прежде всего, размерами плодовых тел. Все известные ископаемые виды, растущие на смоле, за исключением *Phaeocalicium* sp. (Rikkinen et al., 2018), имели более крупные апотеции по сравнению с нашим образцом, у которого наблюдались очень мелкие плодовые тела, высота которых не превышала 230 мкм. По другим морфологическим признакам (форма апотеция, морфология мицелия) наш образец наиболее близок к *Chaenothecopsis bitterfeldensis* (Rikkinen, Poinar, 2000). Учитывая это, мы предполагаем, что он также принадлежит к данной группе. Однако у *C. bitterfeldensis* размеры плодового тела варьируют в пределах 460–750 мкм, поэтому мы не можем отнести изученный нами гриб к *C. bitterfeldensis* и описываем его как новый вид.

Современные виды этой группы, живущие на смоле (Tuovila et al., 2014), известны из умеренных областей европейской части России, Дальнего Востока, Кавказа и Северной Америки (Tibell, Titov, 1995; Groner, 2010; Gockman et al., 2020).

Как указывали Й. Риккинен и А. Шмидт (Rikkinen, Schmidt, 2018), изучение калициоидных лишайников и грибов дает возможность понимания структуры европейских позднеэоценовых янтарных лесов. Эти авторы показали экологическую взаимосвязь ископаемых и современных калициоидных грибов, поэтому интересно сравнить изученный нами гриб с приуроченными к смоле современными видами. Разнообразие последних было рассмотрено Л. Тибеллом и А. Титовым (Tibell, Titov, 1995), но с тех пор был описан ряд дополнительных видов из экссудатов растений (Rikkinen, 2003a, b; Tuovila et al., 2011a, b; Selva, 2013; Selva, Tuovila, 2016). Тем не менее, в настоящее время в мире известно все еще сравнительно небольшое число таких видов. Так, С. Сельва и Х. Туовила (Selva, Tuovila, 2016) приводят ключ для определения только 19 видов, развивающихся на смоле. Мы сравнили с ними описанный нами гриб, ориентируясь на размеры плодовых тел.

Из всех приведенных в ключе таксонов наиболее мелкие плодовые тела высотой до 600 мкм имели только два вида – *Chaenothecopsis marcineae* и *C. resinicola*. Апотеции *C. marcineae* описаны со смолы ели из Восточной Канады, США (Мэн и Миннесота) и севера Финляндии (Selva, 2013; McMullin, 2017; Gockman et al., 2020); по размерам (190–390 мкм) они наиболее близки к плодовым телам изученного нами вида. Они обычно

обнаруживаются среди мелких капель смолы, заметных при большом увеличении (Selva, Tuovila, 2016; McMullin, 2017), чаще всего на внутренней стороне коры *Picea mariana* (Mill.) Britton, Sterns et Poggenb. (Gockman et al., 2020). Сининклюд *Frullania* в ровенском образце указывает на то, что потёк смолы находился на дневной поверхности; тем не менее весьма вероятно, что мелкоплодность нового вида была связана, как и у *C. marcineae*, с преимущественным обитанием на внутренней стороне коры. Второй вид, *C. resinicola*, найден в России (юг Приморского края) на смоле *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. и в США (Северная Каролина) на смоле *Tsuga canadensis* (L.) Cargière (Selva, 2010). Апотеции *C. resinicola* заметно крупнее, чем у *C. polissica* и *C. marcineae* – варьируют в пределах 300–500 мкм (Tibell, Titov, 1995; Selva, 2010).

В Европе известно лишь пять рецентных видов рода *Chaenothecopsis*, в том числе четыре вида, развивающихся на смоле хвойных (Tuovila et al., 2011b; McMullin, 2017). В отличие от Северной Америки, где представители этого рода сравнительно обычны, их распространение в Европе имеет реликтовый характер (Tuovila et al., 2011b). Достаточно сказать, что 10 лет назад виды рода *Chaenothecopsis* на смоле хвойных из Европы были известны лишь из четырех местонахождений (Groner, 2010; Tuovila et al., 2011b). За последнее десятилетие к ним добавились ряд скандинавских местонахождений и первое местонахождение в Южной Европе (Tuovila et al., 2011b; McMullin, 2017). *C. polissica* из ровенского янтаря является третьей находкой связанного со смолой вида из Восточной Европы и второй – вида, связанного со смолой хвойных. С северо-запада Северной Америки известно не менее семи видов рода *Chaenothecopsis* со смолы хвойных, а из Северной Европы – три рецентных вида (Tuovila et al., 2011b; McMullin, 2017; Rikkinen, Schmidt, 2018), поскольку в этом регионе лишь *Picea abies* (L.) H. Karst. производит достаточное для развития этих видов количество смолы (Tuovila et al., 2011b). Высокое разнообразие хвойных балтийского янтарного леса (Sadowski et al., 2017) позволяет предполагать, что позднеэоценовое разнообразие рода *Chaenothecopsis* было не менее богатым, чем современное на северо-западе Северной Америки.

Таким образом, описанный новый вид микокалициевого гриба из ровенского янтаря является, очевидно, наиболее мелкоплодным среди всех видов рода *Chaenothecopsis*, развивающихся на смоле. Отметим, что наша статья является лишь второй микологической публикацией по ровенскому янтарю.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анисюткин Л.Н., Перковский Е.Э. *Periplaneta* (?) *perialla* sp. nov., личинка таракана подсемейства Blattinae (Diptera, Blattidae) из ровенского янтаря // Палеонтол. журн. 2021. № 3. С. 54–60.
- Каплин В.Г., Перковский Е.Э. К фауне щетинохвосток (*Zygentoma*, Microcoryphia) ровенского янтаря // Палеонтол. журн. 2018. № 5. С. 68–72.
- Перковский Е.Э. Новый вид микромальтид (Coleoptera, Micromalthidae) из ровенского янтаря. I. Морфология имаго // Палеонтол. журн. 2016. № 3. С. 83–87.
- Перковский Е.Э., Сухомлин Е.Б. Новые позднеэоценовые виды мошек (Diptera, Simuliidae) из ровенского янтаря, Украина // Палеонтол. журн. 2015. № 6. С. 48–53.
- Baranov V.A., Kvifte G.M., Perkovsky E.E. Two new species of fossil Corethrella Coquillett from Late Eocene Rovno amber, with a species-level phylogeny for the family based on morphological traits (Diptera: Corethrellidae) // Syst. Entomol. 2016. V. 41. № 3. P. 531–540.
- Beimforde C., Feldberg K., Nylinder S. et al. Estimating the Phanerozoic history of the Ascomycota lineages: combining fossil and molecular data // Mol. Phylog. Evol. 2014. V. 78. P. 386–398.
- Colombo W.D., Gobbi F.T., Perkovsky E.E., Azevedo C.O. Synopsis of the fossil *Pristocerinae* (Hymenoptera, Bethyloidea), with description of two new genera and species from Burmese, Taimyr, Baltic and Rovno ambers // Hist. Biol. 2020. <https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1733551>
- Colombo W.D., Perkovsky E.E., Waichert C., Azevedo C.O. Synopsis of the fossil flat wasps *Epyrinae* (Hymenoptera, Bethyloidea), with description of three new genera and ten new species // J. Syst. Palaeontol. 2021. V. 19. № 1. P. 39–89. <https://doi.org/10.1080/14772019.2021.1882593>
- Dietrich C.H., Perkovsky E.E. The first leafhopper (Hemiptera: Cicadellidae) from Eocene Rovno amber representing a new genus and species // Palaeoentomology. 2020. V. 3. № 2. P. 180–187.
- Dunlop J.A., Marusik Yu., Vlaskin A.P. Comparing arachnids in Rovno amber with the Baltic and Bitterfeld deposits // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 10. P. 1074–1083.
- Fedotova Z.A., Perkovsky E.E. New genus and species of gall midges (Diptera, Cecidomyiidae, Porricondylinae, Holoneurini) from the Late Eocene amber of Olevisk (Zhitomir Region, Ukraine) // Vest. Zool. 2017. V. 51. № 1. P. 23–30.
- Gockman O., Selva S.B., McMullin R.T. Calicioid lichens and fungi of Minnesota, USA: Including two new species, *Chaenothecopsis jordaniana* and *C. penningtonensis* (Mycocaliciaceae) // The Bryologist. 2020. V. 123. № 2. P. 235–259.
- Groner U. Calicioid lichens and fungi in the Muota Valley, central Switzerland: high species diversity in a small area // Candollea. 2010. V. 65. № 2. P. 377–391.
- Hardman A., Stone D., Selva S.B. Calicioid lichens and fungi of the Gifford Pinchot and Okanogan-Wenatchee National Forests in Washington, USA // Opuscula Philolichenum. 2017. V. 16. P. 1–14.
- Hayova V.P., Tykhonenko Y.Y., Sukhomlyn M.M. et al. First record of fungal fruit bodies on a leaf from Late Eocene Rovno amber (Ukraine) // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 10. P. 1104–1110.
- Ignatov M.S., Lamkowski P., Ignatova E.A. et al. Mosses from Rovno amber (Ukraine). 5. New findings and com-

- parison of mosses from Rovno and Baltic amber // *Paleontol. J.* 2019a. V. 53. № 10. P. 1084–1094.
- Ignatov M.S., Lamkowski P., Ignatova E.A., Perkovsky E.E.* Mosses from Rovno amber (Ukraine), 4. *Sphagnum heinrichsii*, a new moss species from Eocene // *Arctoa*. 2019b. V. 28. № 1. P. 1–11.
- Ignatov M.S., Perkovsky E.E.* Mosses from Rovno amber (Ukraine) // *Arctoa*. 2011. V. 20. P. 1–18.
- Ignatov M.S., Perkovsky E.E.* Mosses from Rovno amber (Ukraine), 2 // *Arctoa*. 2013. V. 22. P. 83–92.
- Ignatov M.S., Schäfer-Verwimp A., Perkovsky E.E., Heinrichs J.* Mosses from Rovno amber (Ukraine), 3. *Pottiodicranum*, a new moss genus from the Late Eocene // *Arctoa*. 2016. V. 25. P. 229–235.
- Kettunen E., Sadowski E.-M., Seyfullah L.J. et al.* Caspary's fungi from Baltic amber: historic specimens and new evidence // *Pap. Palaeontol.* 2018. V. 5. № 6. P. 1–25.
- Khaustov A.A., Vorontsov D.D., Perkovsky E.E., Klimov P.B.* First fossil record of mite family Barbutiidae (Acari: Raphignathoidea) from late Eocene Rovno Amber, with a replacement name *Hoplocheylus neosimilis nomen novum* (Tarsocheylidae) // *Syst. Appl. Acarology*. 2021b. V. 26. № 5. P. 973–980.
- Khaustov A.A., Vorontsov D.D., Perkovsky E.E., Lindquist E.E.* Review of fossil heterostigmatic mites (Acari: Heterostigmata) from late Eocene Rovno Amber. I. Families Tarsocheylidae, Dolichocybidae and Acarophenacidae // *Syst. Appl. Acarology*. 2021a. V. 26. № 1. P. 33–61.
- Klimov P.B., Khaustov A.A., Vorontsov D.D. et al.* Two new species of fossil Paratydeidae (Acari: Trombidiformes) from the late Eocene amber highlight ultraslow morphological evolution in a soil-inhabiting arthropod lineage // *J. Syst. Palaeontol.* 2020. V. 18. № 7. P. 607–629.
- Konstantinova N.A., Ignatov M.S., Perkovsky E.E.* Hepatics from Rovno amber (Ukraine) // *Arctoa*. 2012. V. 21. P. 265–271.
- Kopeć K., Perkovsky E., Skibińska K.* A new species of a genus *Cheilotrichia* (Diptera: Limoniidae) from Baltic and Ukrainian amber // *Ann. Zool.* 2019. V. 69. № 2. P. 423–426.
- Kupryjanowicz J., Lyubarsky G.Yu., Perkovsky E.E.* *Heterhelus buzina* sp. n. (Coleoptera: Kateretidae) from Rovno amber: the first proxy for *Sambucus* in the Eocene of Eastern Europe // *Invertebr. Zool.* 2021. V. 18. № 1. P. 16–24. <https://doi.org/10.15298/invertzool.18.1.02>
- Legalov A.A., Nazarenko V.Yu., Perkovsky E.E.* A new species of the genus *Glaesotropis* Gratshev et Zherikhin, 1995 (Coleoptera, Anthribidae) from Rovno amber // *Foss. Rec.* 2021. V. 24. P. 1–7. <https://doi.org/10.5194/fr-24-1-2021>
- Makarkin V.N., Perkovsky E.E.* A new species of *Proneuronema* (Neuroptera, Hemerobiidae) from the late Eocene Rovno amber // *Zootaxa*. 2020. V. 4718. № 2. P. 292–300.
- Mamontov Yu.S., Atwood J.J., Perkovsky E.E., Ignatov M.S.* Hepatics from Rovno amber (Ukraine): *Frullania pycnoclada* and a new species, *F. vanae* // *The Bryologist*. 2020. V. 123. № 3. P. 421–430.
- Mamontov Yu.S., Heinrichs J., Schäfer-Verwimp A. et al.* Hepatics from Rovno amber (Ukraine), 2. *Acrolejeunea ucrainica* sp. nov. // *Arctoa*. 2013. V. 22. P. 93–96.
- Mamontov Yu.S., Heinrichs J., Schäfer-Verwimp A. et al.* Hepatics from Rovno amber (Ukraine), 4. *Frullania riclefg-rollei*, sp. nov. // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2015a. V. 23. P. 31–36.
- Mamontov Yu.S., Heinrichs J., Váňa J. et al.* Hepatics from Rovno amber (Ukraine), 3. *Anastrophyllum rovnoi* sp. nov. // *Arctoa*. 2015b. V. 24. P. 43–46.
- Mamontov Yu.S., Heinrichs J., Váňa J. et al.* Hepatics from Rovno amber (Ukraine), 5. *Cephaloziella nadezhdae* sp. nov. // *Arctoa*. 2015c. V. 24. P. 289–293.
- Mamontov Yu.S., Hentschel J., Konstantinova N.A. et al.* Hepatics from Rovno amber (Ukraine), 6. *Frullania rovnoi*, sp. nov. // *J. Bryol.* 2017a. V. 39. P. 336–341.
- Mamontov Yu.S., Ignatov M.S., Perkovsky E.E.* Hepatics from Rovno amber (Ukraine), 7. *Frullania zerovii*, sp. nov. // *Nova Hedwigia*. 2017b. V. 106. № 1–2. P. 103–113.
- Mamontov Yu.S., Ignatov M.S., Perkovsky E.E.* Liverworts from Rovno Amber (Ukraine), 8. *Frullania ekaterinae* sp. nov. and *F. schmalhauseni* sp. nov. // *Paleontol. J.* 2019. V. 53. № 10. P. 984–993.
- Mänd K., Muehlenbachs K., McKellar R.C. et al.* Distinct origins for Rovno and Baltic ambers: evidence from carbon and hydrogen stable isotopes // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2018. V. 505. P. 265–283.
- McMullin R.T.* *Chaenothecopsis marciniae* new to Europe from Lapland, Finland // *Graphis Scripta*. 2017. V. 29. № 1–2. P. 6–7.
- Perkovsky E.E.* Rovno amber caddisflies (Insecta, Trichoptera) from different localities, with information about three new sites // *Vest. Zool.* 2017. V. 51. № 1. P. 15–22.
- Perkovsky E.E.* Only a half of species of Hymenoptera in Rovno amber is common with Baltic amber // *Vest. Zool.* 2018. V. 52. № 5. P. 353–360.
- Perkovsky E.E., Fedotova Z.A.* *Rovnodiplosis eduardi* gen. et sp. nov., the first record of a fossil gall midge of the supertribe *Mycodiplosidi* (Diptera, Cecidomyioidea, Cecidomyiidae) in the Late Eocene of the Rovno amber // *Paleontol. J.* 2016. V. 50. № 9. P. 1027–1032.
- Perkovsky E.E., Makarkin V.N.* A new species of *Succinoraphidia* Aspöck and Aspöck, 2004 (Raphidioptera: Raphidiidae) from the late Eocene Rovno amber, with venation characteristics of the genus // *Zootaxa*. 2019. V. 4576. № 3. P. 570–580.
- Perkovsky E.E., Makarkin V.N.* A new species of *Symphorobius* Banks (Neuroptera: Hemerobiidae) from the late Eocene Rovno amber // *Palaeoentomology*. 2020. V. 3. № 2. P. 196–203.
- Perkovsky E.E., Nel A.* A new Rovno amber termite genus (*Isoptera*, *Rhinotermitidae*) from Styr river basin // *Paleontol. Electron.* 2021. V. 24(1):a05. <https://doi.org/10.26879/1127>
- Perkovsky E.E., Olmi M., Vasilenko D.V. et al.* First *Bocchus* *Ashmead* (Hymenoptera: Dryinidae) from Upper Eocene Rovno amber: *B. schmalhauseni* sp. nov. // *Zootaxa*. 2020. V. 4819. № 3. P. 544–556.
- Perkovsky E.E., Sukhomlin E.B.* A new species of *Hellichella* (Diptera: Simuliidae) with 11-segmented antenna from the Eocene // *Israel J. Entomol.* 2016. V. 46. P. 79–86.
- Perkovsky E.E., Zosimovich V.Yu., Vlaskin A.P.* Rovno amber // *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits* / Ed. Penney D. Manchester: Siri Sci. Press, 2010. P. 116–136.
- Prieto M., Wedin M.* Phylogeny, taxonomy and diversification events in the *Caliciaceae* // *Fung. Divers.* 2016. V. 40. P. 1–18.
- Rikkinen J.* *Calicioid* lichens from European Tertiary amber // *Mycologia*. 2003a. V. 95. № 6. P. 1032–1036.

- Rikkinen J.* New resinicolous ascomycetes from beaver scars in western North America // *Ann. Bot. Fenn.* 2003b. V. 40. P. 443–450.
- Rikkinen J., Meinke S.K.L., Grabenhorst H. et al.* Calicioid lichens and fungi in amber – Tracing extant lineages back to the Paleogene // *Geobios.* 2018. V. 51. P. 469–479.
- Rikkinen J., Poinar G.* A new species of resinicolous *Chaenothecopsis* (Mycocaliciaceae, Ascomycota) from 20 million year old Bitterfeld amber, with remarks on the biology of resinicolous fungi // *Mycol. Res.* 2000. V. 104. № 1. P. 7–15.
- Rikkinen J., Schmidt A.R.* Morphological convergence in forest microfungi provides a proxy for Paleogene forest structure // *Transform. Paleobot.* 2018. P. 527–549.
- Sadowski E.M., Seyfullah L.J., Schmidt A.R., Kunzmann L.* Conifers of the ‘Baltic amber forest’ and their palaeoecological significance // *Stapfia.* 2017. V. 106. P. 1–73.
- Selva S.B.* New and interesting calicioid lichens and fungi from eastern North America // *The Bryologist.* 2010. V. 113. № 2. P. 272–276.
- Selva S.B.* The calicioid lichens and fungi of the Acadian Forest Ecoregion of northeastern North America, I. New species and range extensions // *The Bryologist.* 2013. V. 116. № 3. P. 248–256.
- Selva S.B., Tuovila H.* Two new resinicolous mycocalicioid fungi from the Acadian Forest: One new to science, the other new to North America // *The Bryologist.* 2016. V. 119. № 4. P. 417–422.
- Simutnik S.A., Perkovsky E.E.* *Ektopicercus Simutnik* gen. nov. (Hymenoptera, Chalcidoidea, Encyrtidae) from late Eocene Rovno amber // *Palaeoentomology.* 2020. V. 3. № 4. P. 342–346.
- Sokoloff D.D., Ignatov M.S., Remizova M.V. et al.* Staminate flower of *Prunus* s. l. (Rosaceae) from Eocene Rovno amber (Ukraine) // *J. Plant Res.* 2018. V. 131. № 6. P. 925–943.
- Sokolov A.V., Perkovsky E.E.* The first Eocene species of *Bacanius* (Coleoptera: Histeridae: Dendrophilinae) from Rovno amber // *Russ. Entomol. J.* 2020. V. 29. № 2. P. 157–160.
- Tibell L.* A reappraisal of taxonomy of Caliciales // *Beihefte Nova Hedwigia.* 1984. V. 79. P. 597–713.
- Tibell L., Titov A.* Species of *Chaenothecopsis* and *Mycocalicium* (Caliciales) on exudate // *The Bryologist.* 1995. V. 98. № 4. P. 550–560.
- Tuovila H.* Sticky business – diversity and evolution of Mycocaliciales (Ascomycota) on plant exudates. PhD thesis. Helsinki: Univ. Helsinki, 2013. 142 p. <https://helda.helsinki.fi/handle/10138/39265>.
- Tuovila H., Cobbinah J.R., Rikkinen J.* *Chaenothecopsis khayensis*, a new resinicolous calicioid fungus on African mahogany // *Mycologia.* 2011a. V. 103. № 3. P. 610–615.
- Tuovila H., Davey M.L., Yan L. et al.* New resinicolous *Chaenothecopsis* species from China // *Mycologia.* 2014. V. 106. № 5. P. 989–1003.
- Tuovila H., Larsson P., Rikkinen J.* Three resinicolous North American species of Mycocaliciales in Europe with a re-evaluation of *Chaenothecopsis oregana* Rikkinen // *Karstenia.* 2011b. V. 51. P. 37–49.
- Tuovila H., Schmidt A.R., Beimforde C. et al.* Stuck in time—a new *Chaenothecopsis* species with proliferating ascomata from Cunninghamia resin and its fossil ancestors in European amber // *Fung. Divers.* 2013. V. 58. P. 199–213.
- Wojtoń M., Kania I., Krzemiński W.* Review of *Mycetobia* Meigen, 1818 (Diptera, Anisopodidae) in the Eocene ambers // *Zootaxa.* 2019. V. 4544. № 1. P. 1–40.

Объяснение к таблице X

Фиг. 1–4. *Chaenothecopsis polissica* V.P. Heluta et Sukhomlyn, sp. nov., голотип SIZK-K-10076F/I: 1 – апотеции и мицелий (граница различных слоев янтаря); 2 – апотеции; 3 – поверхностный мицелий (стрелками показаны толстые гифы); 4 – внутрисубстратный мицелий: 4а – прямые гифы, 4б – почти спиралевидно закрученные гифы. Все изображения даны в одном масштабе.

**First Record of a Fungus of Mycocaliciaceae from Rovno Amber (Ukraine)**

**M. M. Sukhomlyn<sup>1</sup>, V. P. Heluta<sup>2</sup>, E. E. Perkovsky<sup>3</sup>, M. S. Ignatov<sup>4,5</sup>, D. V. Vasilenko<sup>6,7</sup>**

<sup>1</sup>*Institute of Evolutionary Ecology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev, 03143 Ukraine*

<sup>2</sup>*Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev, 01004 Ukraine*

<sup>3</sup>*Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev, 01030 Ukraine*

<sup>4</sup>*Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

<sup>5</sup>*Tsytsyn Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Moscow, 127276 Russia*

<sup>6</sup>*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

<sup>7</sup>*Cherepovets State University, Cherepovets, 162602 Russia*

*Chaenothecopsis polissica* V.P. Heluta et Sukhomlyn, sp. nov. (Mycocaliciales, Ascomycota) is described from late Eocene Rovno amber (Ukraine). In the shape of fruit bodies and morphology of mycelium, the new species is similar to late Eocene *C. bitterfeldensis*, but the ascomata of *C. polissica* sp. nov. are much smaller. Among the extant calicioid species of fungi and lichens, the closest to *C. polissica* is *C. marcineae* reported on spruce resin from boreal North America (Canada, USA) and Europe (Finland). *C. polissica* sp. nov. belongs to the small-fruited species of resinicolous calicioids and is the second record of fossil fungi in Rovno amber.

**Keywords:** fossil fungi, late Eocene, calicioids, *Chaenothecopsis bitterfeldensis*, *Chaenothecopsis polissica*, Ascomycota, Fungi

УДК 561.43:551.736.3

## ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ ПЫЛЬЦЕВЫХ ОРГАНОВ РОДА PERMOTHECA ZALESSKY ИЗ ПЕРМИ СУБАНГАРИДЫ

© 2021 г. Т. С. Форапонова<sup>a, b, \*</sup>, Е. В. Карасев<sup>a, c, \*\*</sup>

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

<sup>b</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

<sup>c</sup>Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия

\*e-mail: t.foraponova@gmail.com

\*\*e-mail: karasev@paleo.ru

Поступила в редакцию 20.11.2020 г.

После доработки 17.03.2021 г.

Принята к публикации 17.03.2021 г.

Изучено видовое разнообразие представителей рода *Permotheca* из среднепермских прикамских местонахождений Костоваты и Чепаниха, описан новый вид *P. musaformis* sp. nov., определены виды *P. sardykinsis*, *P. disparis*, *P. vesicasporoides*. Получены данные о пыльце *in situ*. В спорангиях *P. disparis* обнаружены пыльцевые зерна *Vesicaspora* и *Piceapollenites*; в спорангиях *P. vesicasporoides*, кроме пыльцевых зерен *Vesicaspora*, также обнаружены единичные пыльцевые зерна *Pityosporites*. В свете новых данных предложен новый диагноз для рода *Permotheca*.

**Ключевые слова:** Среднее Поволжье, пельтаспермовые птеридоспермы, систематика, микросинангии, пыльцевые зерна

**DOI:** 10.31857/S0031031X21060052

### ВВЕДЕНИЕ

М.Д. Залесский (*Zallessky*, 1929) предложил название рода *Permotheca* для пучков микроспорангиев неопределенного систематического положения из казанских отложений Русской платформы. А.В. Гоманьков и С.В. Мейен (1986) при исследованиях позднепермской флоры Русской платформы использовали это название для микросинангиев пельтаспермовых и ангаропельтидиевых, спорангии в которых срастались основаниями. С.В. Наугольных (2007) предложил новый диагноз *Permotheca*, включив такой новый признак, как архитектура фертильных осей, несущих синангии (простые или ветвящиеся), и информацию о связях синангиев с пыльцой *Vittatina Wilson*, 1962, *Protohaploxiphus (Samoilovich) Hart*, 1964, *Cycadopites Wodehouse*, 1933, *Falcisporites (Leschik) Klaus*, 1963, *Vesicaspora Schemel*, 1951 и листьями пельтаспермовых птеридоспермов *Permocallipteris Naugolnykh*, 2014, *Lepidopteris Schimper*, 1869, *Psymphyllum (Schimper) Saporta*, 1878, *Mauerites Zallessky*, 1933, *Phylladoderma Zallessky*, 1913, *Pursongia (Zallessky) Meyen*, 1969 и *Tatarina Meyen*, 1969.

На данный момент описано 10 видов *Permotheca*: пять из кунгурского яруса Приуралья (Наугольных, 2007, 2013), один из казанского яруса Русской платформы (*Zallessky*, 1929), три из севе-

родвинского и вятского ярусов Русской платформы (Гоманьков, Мейен, 1986) и один из раннего триаса Австралии (*Retallack*, 2002). Наиболее надежным критерием разграничения видов рода *Permotheca* является морфология содержащихся в спорангиях пыльцевых зерен и архитектура микроспоророклада. Общая морфология синангиев и спорангиев может использоваться для дифференциации видов с большой осторожностью в связи с высокой изменчивостью этих признаков, но *Permotheca* чаще всего встречается именно в форме изолированных синангиев, из которых нет возможности выделить пыльцу.

Первые указания на то, что представители *Permotheca* могут относиться к *Peltaspermataceae*, приводятся в статье Гоманькова и Мейена (1979), где из северодвинских (кептенских) отложений описывается копролит, содержащий фрагменты кутикулы *Tatarina* и пыльцевые зерна типа *Protohaploxurpinus*. В ассоциации с копролитами упоминаются находки спорангиев *Permotheca striatifera* Meyen et Gomankov, 1986 с пыльцевыми зернами *Protohaploxurpinus* внутри. Гоманьков и Мейен (1979, 1986), исследуя виды *P. vesicasporoides* Meyen, Esaulova et Gomankov, 1986, *P. striatifera* и *P. vittatinifera* Meyen et Gomankov, 1986, убедительно показали их связь с пельтаспермовыми и ангаропельтидиевыми птеридоспермами. Позд-

нее предположения об их принадлежности к пельтаспермовым птеридоспермам были сделаны и для других видов *Permotheca*: *P. bifurcata* Naugolnykh, 2007, *P. disparis* (Zalessky) Naugolnykh, 1998, *P. colovratca* Naugolnykh, 2013 и *P. helbyi* Retallack, 2002 (Наугольных, 1998, 2007, 2013; Retallack, 2002). Основным критерием для этих предположений, как правило, является ассоциация в захоронении.

Тем не менее, систематическая принадлежность типового вида — *Permotheca sardykensis* Zalessky, 1929 — и его связь с другими органами растений остается неизвестной. В данной работе предпринято исследование остатков *Permotheca*, в том числе *P. sardykensis*, из верхнеказанских отложений местонахождений Прикамья.

Авторы выражают глубокую признательность А.В. Гоманькову и Н.В. Носовой (БИН РАН) за помощь в изучении материала, хранящегося в коллекциях БИН РАН, В.В. Силантьеву и Р.Д. Петровой за предоставление доступа к коллекциям Геологического музея им. А.А. Штукенберга (г. Казань), А.Б. Дюэльду (Национальный ин-т карпологии) за консультации в номенклатурных вопросах, Р.А. Ракитову (ПИН РАН) за помощь в работе с СЭМ, и Н.Е. Завьяловой и Н.П. Масловой (ПИН РАН) за помощь и советы в подготовке работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 19-04-00498 А), за счет средств субсидии, выделенной Казанскому федеральному университету для выполнения государственного задания № 671-2020-0049 в сфере научной деятельности и гранта Российского научного фонда (проект № 19-17-00178).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изученные образцы происходят из двух местонахождений (рис. 1): Костоваты (Россия, респ. Удмуртия, Воткинский р-н, правый берег Воткинского водохранилища в 1.5 км северо-восточнее д. Костоваты) и Чепаниха (Россия, респ. Удмуртия, Завьяловский р-н; левый берег р. Россхи в 1 км к северо-востоку от д. Чепаниха). Состав комплекса растений и остракод из этих местонахождений указывает на их позднеказанский возраст (Gomankov, 2020). Гоманьков (2012) предложил выделить флору из этих и еще нескольких близковозрастных местонахождений (Донаурово, Шихово-Чирки и Каргалинские рудники) в костоватский флористический комплекс. В составе комплекса приведены побеги *Paracalamites* sp., листья *Ustyugia udmurtica* Gomankov, 2008, *Comptosia* sp., *Ginkgophyllum rhipidomorphum* Gomankov, 2018, *Phylladoderma meridionalis* Meyen, 1971 (Мейен, Гоманьков, 1971), фрагменты перистых листьев типа *Pecopteris* (*Brongniart*) Sternberg,

1825, синангии птеридоспермов *Permotheca* sp. и *P. vesicasporoides*, женские фруктификации *Cardioplepis* sp. и *Krylovia* sp., а также семязачатки *Nucicarpus piniformis* Neuburg, 1965 (Gomankov, 2020). Новые сборы ископаемых растений из Чепанихи и Костоват позволили дополнить комплекс следующими элементами: побеги и дисперсные листья *Intia* aff. *variabilis* Neuburg, 1956, листья *Rhipidopsis* aff. *palmata* Zalessky, 1933, *Taeniopteris* sp., синангии *Permotheca sardykensis*, *P. disparis*, женские фруктификации *Viarnopteris* sp. Женские генеративные структуры *Krylovia* sp., судя по загнутым на абаксиальную сторону семяножкам и отсутствию стерильных чешуй на полиспермах, должны быть отнесены к *Sashinia antiqua* Gomankov, 2010 (Форапонова, Карасев, 2017, 2019).

Материал представлен отпечатками, в некоторых случаях с фитолеймами листьев и генеративных структур. Синангии были изучены под биноклем Leica M165c и сфотографированы с помощью камеры Leica DFC420. Фитолеймы подвергались мацерации по стандартной методике путем последовательного помещения сначала в соляную кислоту, затем в плавиловую, азотную, и после в раствор КОН. Обработанный материал был изучен под микроскопом Zeiss AXIOPLAN-2 с цифровой камерой Zeiss AxioCam 105 color. Снимки СЭМ были сделаны с помощью TESCAN-Vega (ускоряющее напряжение 20 kV) в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН). Коллекции хранятся в ПИН РАН под №№ 5563 (Костоваты) и 5564 (Чепаниха), голотипы — в Геологическом институте РАН, г. Москва (ГИН РАН) и Геологическом музее им. А.А. Штукенберга Института геологии и нефтегазовых технологий Казанского федерального университета (ГМ КФУ).

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ ОТДЕЛ GYMNOSPERMAE (PINOPHYTA) INCERTAE SEDIS

### Род *Permotheca* (Zalessky) Forapouova et Karasev, emend. nov.

*Permotheca*: Zalessky, 1929, с. 688–689; Основы ..., 1963, с. 305–306; Гоманьков, Мейен, 1979, с. 119–120; Палеонтологический ..., 1983, с. 92; Наугольных, 2007, с. 146–149.

*Asterodiscus*: Zalessky, 1937, с. 78, 80; Основы ..., 1963, с. 301.

*Anthicoeladus*: Zalessky, 1937, с. 81–82.

Типовой вид — *Permotheca sardykensis* Zalessky, 1929, казанский ярус Прикамья.

Диагноз. Собрания из двух и более (до 20) микроспорангиев, расположенных на коротком спорангиофоре либо срастающихся своими основаниями. Синангии формируют кистевидный микроспороклад. Спорангии апикально свободные, от линейных с приостренными верхушками до широкоовальных и обратнойцевидных. Клет-

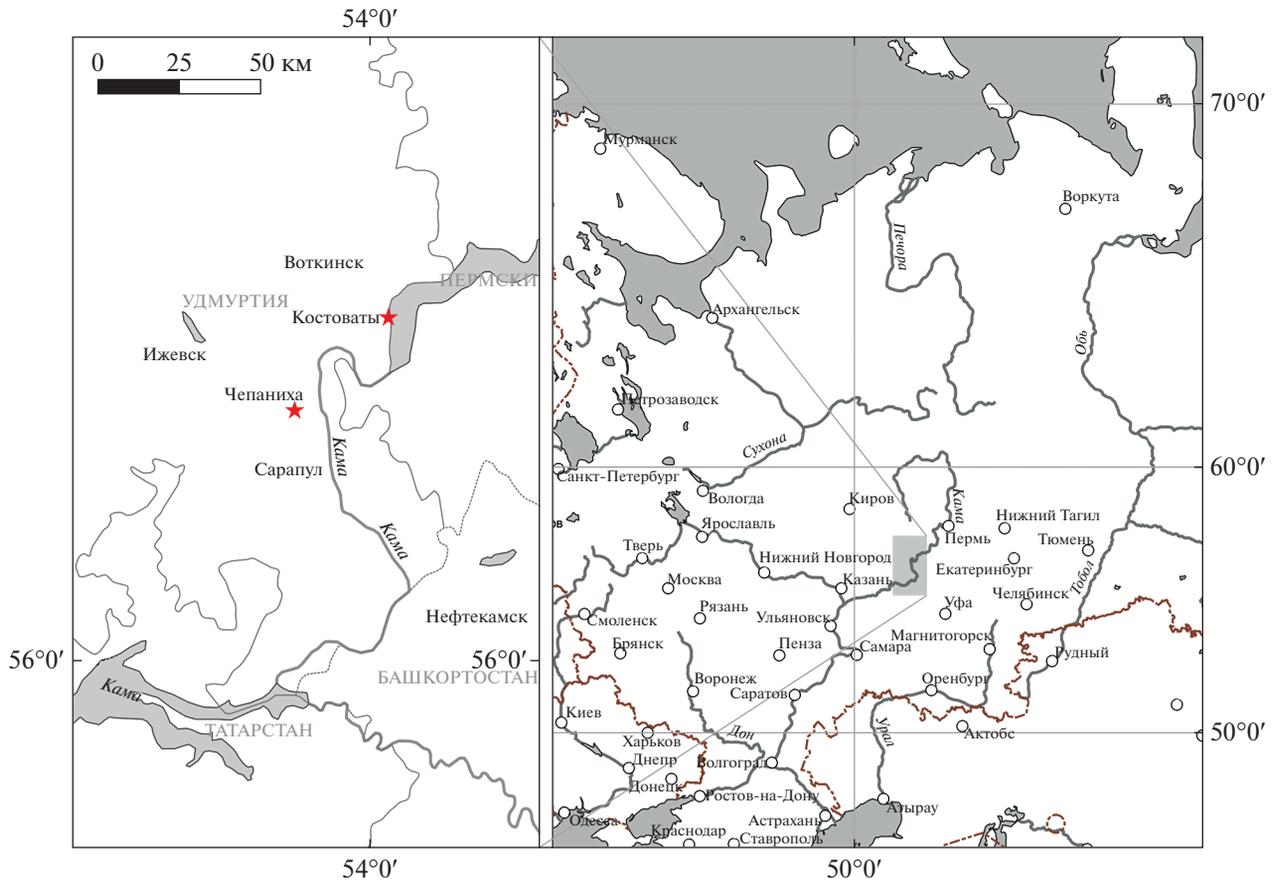


Рис. 1. Расположение местонахождений Чепаниха и Костоваты на территории Европейской части России.

ки спорангиальной стенки расположены продольными рядами, либо рядами, восходящими по спирали.

**Diagnosis emended.** Complexes of two or more (up to 20) microsporangia placed on short sporangiophore or fused by their bases. Synangia form racemose microsporoclad. Sporangia apically free. Sporangium outlines from linear with acuminate apices to broadly oval or obovate. Cells of sporangium wall arranged in longitudinal rows or rows up-tending helically.

**Видовой состав.** Помимо типового вида, *P. vesicasporoides* Meyen, Esaulova et Gomankov, 1986 (северодвинский–вятский ярус Русской платформы), *P. striatifer* Meyen et Gomankov, 1986 (северодвинский–вятский ярус Русской платформы), *P. disparis* (Zalessky) Naugolnykh, 1998 (кунгурский–казанский ярус Приуралья и Прикамья), *P. colovgatica* Naugolnykh, 2013 (кунгурский–казанский ярус Приуралья и Прикамья Удмуртии), *P. deodara* Naugolnykh, 2007 (кунгурский ярус Приуралья), *P. bifurcata* Naugolnykh, 2007 (кунгурский ярус Приуралья), *P. fimbriata* (Zalessky) Naugolnykh, 2007 (кунгурский ярус Приуралья), *P. ? vittatinifera* Meyen et Gomankov, 1986 (се-

веродвинский–вятский ярус Русской платформы), *P. ? musaformis* sp. nov. (казанский ярус Прикамья Удмуртии), *P. helvi* Retallack, 2002 (ранний триас Юго-Восточной Австралии).

**С р а в н е н и е.** *Permothesa* отличается кистевидной организацией микроспороклада от микроспорокладов пельтаспермовых птеридоспермов с перистыми микроспорофиллами [таких родов, как *Antevsia* Harris, 1937, *Townrovia* Retallack, 1981, *Schuetzia* Geinitz, 1863, *Dictyothalamus* Göppert, 1864, *Callipterianthus* Roselt, 1962, *Sobea indica* (Srivastava) Kumaran et Bonde, 1991]. *S. indica* также отличается тем, что его спорангии не образуют синангиев, а расположены рядами на длинных микроспорофиллах. Кистевидные микростробилы кониферофитов отличаются от *Permothesa* наличием подстилающей брактей и/или апикальными дистальными щитками на синангиофорах (Kumaran, Bonde, 1991).

***Permothesa sardyensis* Zalessky, 1929**

Табл. XI, фиг. 1–6 (см. вклейку)

*Permothesa sardyensis*: Zalessky, 1929, с. 689, рис. 15.

*Permothesa sardyensis*: Наугольных, 2007, с. 144, рис. 66 А–Е.

Голотип — ГМ КФУ, экз. 556/28(19), изображенный Залесским (Zalessky, 1929, с. 689, рис. 15); Татарстан, р. Сардык, приток р. Бурец, местонахождение Кулларово; верхнеказанский подъярус.

Описание. Собранные в пучки спорангии в количестве от двух до четырех, вытянутой булаво-видной формы (табл. XI, фиг. 1–3; см. вклейку). Длина спорангиев от 2.1 до 4.5 мм (в среднем 3.4 мм), ширина от 0.8 до 1.3 мм (в среднем 1 мм). В среднем длина спорангиев в 3.5 раза больше их ширины, самая широкая часть спорангия смещена к его вершине, основания спорангиев оттянуты. Спорангии расположены на коротком ветвящемся спорангиофоре, веточки спорангиофора плавно переходят в оттянутые основания спорангиев (табл. XI, фиг. 1–3). Поверхность спорангиев покрыта тонкими продольными морщинками (табл. XI, фиг. 3).

В некоторых спорангиях обнаружены пыльцевые зерна (табл. XI, фиг. 4–6). Диаметр пыльцевых зерен составляет 60 мкм (54–68 мкм). Тело пыльцевого зерна круглое, по бокам расположены два плохо развитых мешка (табл. XI, фиг. 5, 6).

Сравнение. *P. sardyensis* отличается от других видов рода *Permotheca* меньшими размерами, спорангиями булаво-видной формы, ветвящимся спорангиофором и тонкой морщинистостью на поверхности, а также отсутствием срастания спорангиев в синангий.

Замечания. Воздушные мешки на ультратонких срезах выглядят протосаккатными. В проходящем свете область лептомы не выделяется, но она четко выражена на ультратонких срезах. Предположительно, пыльцевые зерна, выделенные из спорангиев *P. sardyensis*, можно определить как *Piceapollenites Potonie*, 1931 (предварительные данные).

*P. sardyensis* отличается от других видов рода не только по морфологии, но и по обнаруженным *in situ* пыльцевым зернам. Остальные виды *Permotheca* описаны как синангии и, по-видимому, в большинстве случаев так и есть. Спорангии срастаются основаниями, оставаясь свободными на большей части длины, но в случае типового вида *P. sardyensis* очевидно, что спорангии не срастаются. Также важно, что ни у одного другого вида *Permotheca* не наблюдается развитого ветвящегося спорангиофора, и последний важный признак — присутствие нового типа пыльцевых зерен, не описанного ранее в других видах *Permotheca*. Этот комплекс признаков указывает, что все остальные виды *Permotheca* могут быть довольно далеки от *P. sardyensis* и, вероятно, могут относиться к другому роду, но для корректного разделения рода имеющихся на данный момент данных недостаточно.

Распространение. Прикамье Татарстана и Удмуртии; казанский ярус.

Материал: Костоваты (17 обр.), Чепаниха (5 обр.).

*Permotheca disparis* (Zalessky, 1937) Naugolnykh, 1998

Табл. XII, фиг. 1–10 (см. вклейку)

*Asterodiscus disparis*: Zalessky, 1937, с. 78–80, рис. 45.

*Permotheca disparis* (Zalessky) Naugolnykh: Наугольных, 1998, с. 96, рис. 54B, G, 55; Krassilov et al., 1999, с. 20–22, табл. 1; Наугольных, 2007, с. 154–155.

Голотип — экз., изображенный Залесским (Zalessky, 1937, рис. 45); Среднее Приуралье, Пермская обл., нижнее течение р. Сылвы, местонахождение у пос. Казариновский; уфимский ярус, шешминский (?) горизонт. Место хранения гололита в настоящее время неизвестно (Наугольных, 2007).

Описание. Синангии из трех–девяти микроспорангиев, сливающихся основаниями (табл. XII, фиг. 1–3, 5), с небольшим дискоидальным рубцом в центре (табл. XII, фиг. 3, 4). Синангии в прикреплении встречены не были.

В захоронении синангии обнаружены как в латеральном (табл. XII, фиг. 1), так и в абаксиальном (табл. XII, фиг. 2, 3, 5) положении. Число спорангиев в синангии варьирует от трех до девяти. Чаще встречаются шесть спорангиев (на 14 образцах из 38). В среднем спорангии около 6 мм длиной и 2 мм шириной, размеры спорангиев могут значительно варьировать в пределах одного синангия (табл. XII, фиг. 2). Форма спорангиев от обратнойцевидной до овальной, обычно с округлой, изредка немного оттянутой верхушкой. Наиболее характерной чертой является наличие четких спиральных ребер на поверхности спорангия, спираль навивается вдоль его продольной оси (табл. XII, фиг. 1, 2, 5).

Спорангии разных синангиев содержат пыльцевые зерна нескольких типов (*Vesicaspora*, *Piceapollenites*, *Alisporites*), результаты получены на основании изучения четырех синангиев.

В первом синангии пыльцевые зерна почти гаплогиллоидные, типа *Vesicaspora* (что согласуется с: Krassilov et al., 1999), с крупными боковыми лопастями воздушного мешка, которые почти соприкасаются между собой, и небольшим телом (табл. XII, фиг. 6). Размеры четырех измеренных пыльцевых зерен составляют 63–87 на 44–57 мкм. Во втором синангии пыльцевые зерна типа *Piceapollenites*, слегка диплогиллоидные, с крупным, немного квадратным в очертаниях телом и небольшими, относительно узкими мешками (табл. XII, фиг. 8). Размеры двух измеренных пыльцевых зерен составили 81 × 61 и 79 × 58 мкм. Крупные пыльцевые зерна типа *Alisporites* (табл. XII, фиг. 7), выделенные из других двух образцов, в большинстве своем сильно деформи-

рованные и часто поврежденные, были найдены вне связи с кутикулами или пыльцевыми массами. Пыльцевые зерна в очертаниях диплоксилонидные, тело обычно крупнее мешков. Размеры этих пыльцевых зерен в среднем составляют  $114 \times 64$  мкм.

**С р а в н е н и е.** *P. disparis* отличается от других видов *Permotheca* наличием спиральных ребер на поверхности спорангиев. От близкого вида *P. colovratca*, который также обладает спирально-ребристой поверхностью спорангиев, формально отличается числом спорангиев, у *P. colovratca* их четыре.

**З а м е ч а н и я.** Предположительно относится к *Peltaspermaeae* и ассоциирует с *Permocallipteris retesoria* (Zalessky) Naugolnykh, 2014 и пельтоидами *Peltsaperrum* (Naugolnykh, Kerp, 1996; Наугольных, 1998).

Описываемые образцы *Permotheca disparis* являются наиболее поздними находками этого вида. В некоторых случаях можно наблюдать разрывы вдоль ребер спорангиев, что может указывать на способ их вскрывания (табл. XII, фиг. 1).

Три образца удовлетворяют диагнозу *P. colovratca* (табл. XII, фиг. 5). Они состоят из четырех (в одном случае – трех) спорангиев, соединенных основаниями. В сравнении стало ясно, что четких различий между *P. disparis* и *P. colovratca* нет: у обоих видов аналогичная спиральная ребристость на поверхности спорангиев и пыльцевые зерна близких пыльцевых морфотипов (см. Обсуждение), также эти образцы вписываются в построенный монотопный ряд. Принимая это во внимание, может оказаться, что *P. colovratca* является младшим синонимом *P. disparis*.

Пыльцевые зерна типа *Alisporites*, извлеченные из спорангиев *P. disparis*, по-видимому, являются заносными и принадлежали другому растению.

Пыльцевые зерна *Vesicaspora* и *Piceapollenites* были обнаружены в связи с кутикулами и, вероятнее всего, являются инситными. Причина, почему в спорангиях одного вида встречены пыльцевые зерна двух различных типов, пока не ясна. Маловероятно, что пыльцевые зерна *Piceapollenites* являются незрелыми пыльцевыми зернами *Vesicaspora* или их формой сохранности, поскольку

ку размер тела пыльцевых зерен *Piceapollenites* существенно превосходит таковой пыльцевых зерен *Vesicaspora*. Возможно, что *P. disparis* является сборным видом. Тем не менее, для надежных выводов необходим более массовый материал по инситной пыльце.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Кунгурский – казанский ярус Приуралья и Прикамья Удмуртии.

**М а т е р и а л.** Костоваты (38 экз.), Чепаниха (11 экз.).

#### *Permotheca vesicasporoides* Meyen, Esaulova et Gomankov, 1986

*Permotheca* sp.: Meyen, 1982, с. 36, табл. 6, фиг. 45–47, рис. 15с.

*Permotheca vesicasporoides* Meyen, Esaulova et Gomankov: Гоманьков, Мейен, 1986, с. 122–123, табл. XIV, фиг. 5, 6, 10–15, рис. 64а.

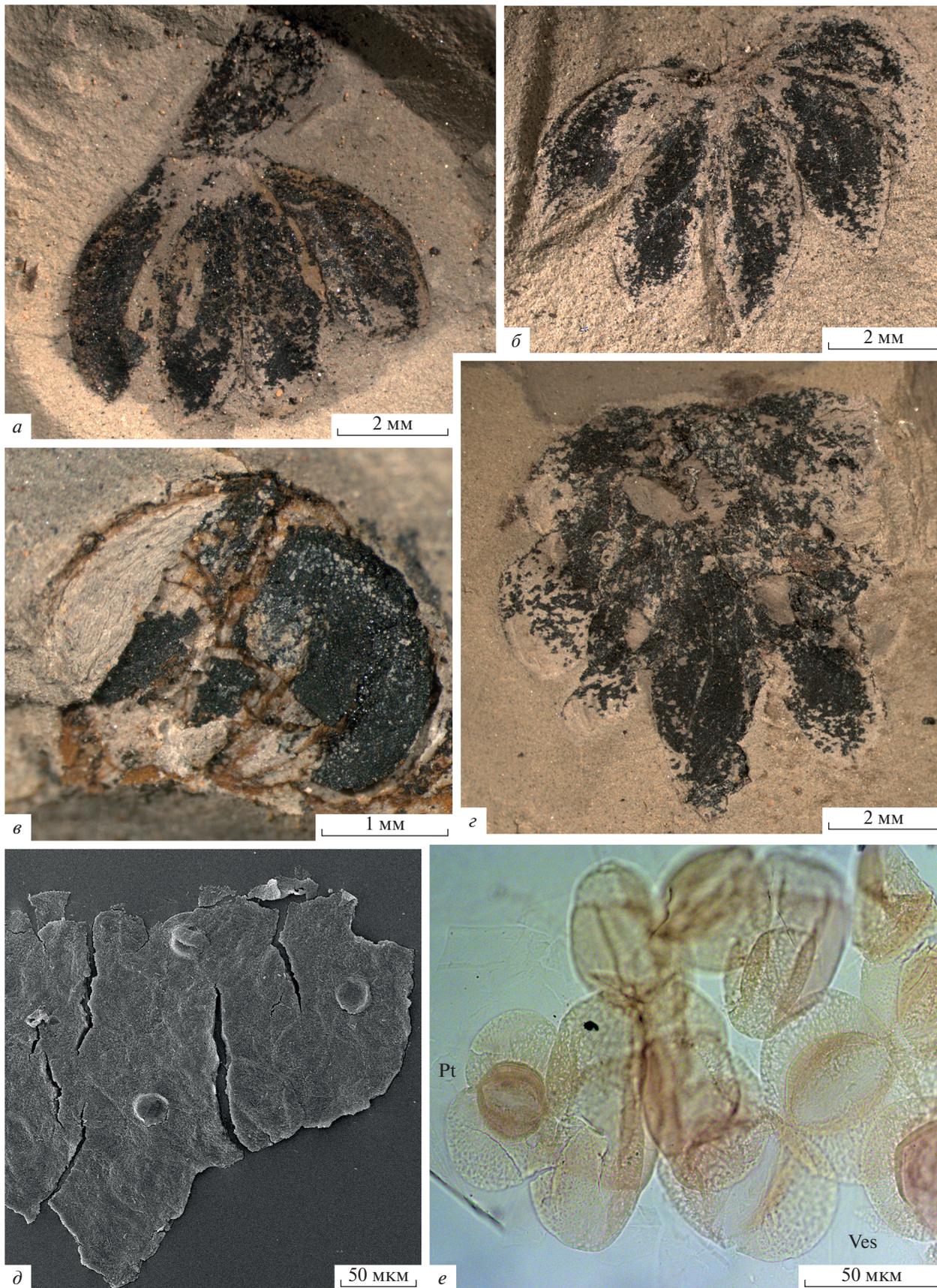
**Г о л о т и п** — ГИН, №3981/606 – 17 (Гоманьков, Мейен, 1986: табл. XIV, фиг. 5, 6, 10–15; рис. 64а); Мутовино (=Исады); северодвинский ярус, верхняя пермь.

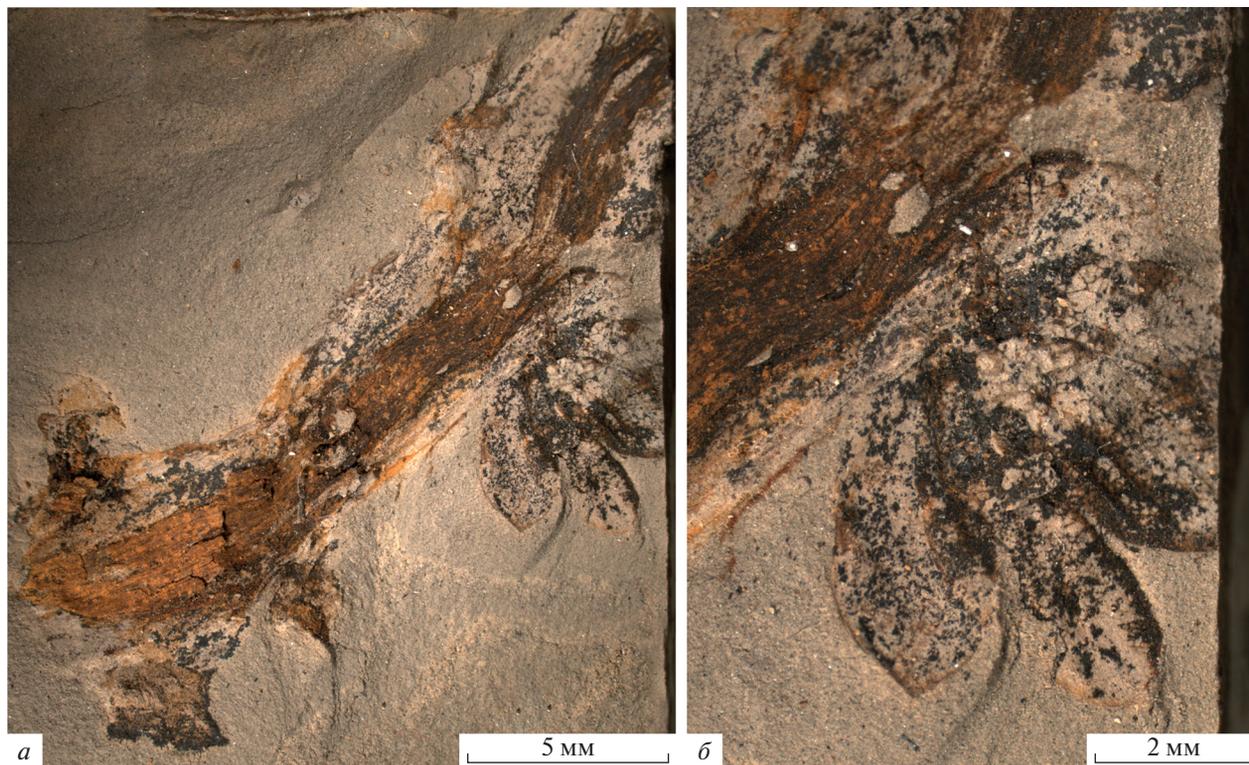
**О п и с а н и е** (рис. 2). Микроспорангии, сросшиеся основаниями в синангии. В большинстве случаев синангии встречаются в латеральном положении (рис. 2, а–в). Число спорангиев в синангии от четырех до семи. Поверхность спорангиев обычно гладкая, иногда может быть покрыта продольными нерегулярными тонкими складками (рис. 2, в), в некоторых редких случаях – довольно глубокими. Длина спорангиев варьирует от 2 до 6 мм, но в пределах одного синангия слабо изменчива.

Можно выделить два морфологических типа, которые соединены немногочисленными переходными формами (рис. 2, г). Первый морфотип представлен компактными синангиями, в которых спорангии плотно прижаты друг к другу (рис. 2, а, в). Спорангии обычно овальной формы, со слегка притупленными верхушками. Синангии сидячие, широким основанием крепилась к оси стробила. Вторым морфотип представлен более рыхлыми синангиями (рис. 2, б). Верхушки спорангиев острые, нередко оттянутые.

Более надежными и выдержанными являются кутикулярно-эпидермальные и палинологические признаки. Кутикула стенок спорангиев тонкая, обычно прозрачная. Периклинальные стенки клеток с крупными папиллами диаметром 20–

**Рис. 2.** Морфология пыльцевых органов *Permotheca vesicasporoides* Meyen, Esaulova et Gomankov и извлеченных из них пыльцевых зерен: а – компактный синангий в латеральном положении с выраженным плоским прикрепительным рубцом, соответствующий первому морфотипу, обр. ПИН РАН, № 5563/33; б – широко раскрытый синангий с заостренными верхушками спорангиев и плохо выраженным местом прикрепления, соответствующий второму морфотипу, обр. ПИН РАН, № 5563/34; в – синангий с тонкими продольными нерегулярными складками на поверхности спорангиев, соответствующий первому морфотипу, обр. ПИН РАН, № 5563/84; г–е – обр. ПИН РАН, № 5563/69: г – синангий промежуточного морфотипа; д – папиллы на поверхности спорангия, СЭМ; е – пыльцевые зерна из спорангия *P. vesicasporoides*: слева типа *Pityosporites* (Seward) Manum (Pt), справа типа *Vesicaspora* Schemel (Ves); Удмуртия, Воткинский р-н, местонахождение Костоваты; верхи казанского яруса.





**Рис. 3.** Толстая ось и синангий *Permotheca vesicasporoides* Meyen, Esaulova et Gomankov, обр. ПИН РАН, № 5563/91В: *a* – общий вид; *б* – место контакта синангия и оси; Удмуртия, Воткинский р-н, местонахождение Костоваты; верхи казанского яруса.

30 мкм (рис. 2, *д*), от которых на кутикуле иногда остаются только круглые отверстия правильной формы.

В спорангиях были обнаружены пыльцевые зерна типа *Vesicaspora* [*V. ex. gr. magnalis* (Andreeva) Hart, 1965]. Пыльцевые зерна обычно гаплексилоноидные, овальные в очертаниях, одномешковые; мешок двулопастной, лопасти соединены тонкими перемычками в экваториальной области (рис. 2, *е*). Тело овальное, небольшое. Было измерено 13 пыльцевых зерен, захороненных в полярном положении. Средний размер пыльцевых зерен 74.2 (варьирует от 46 до 118 мкм) на 49.6 (от 25 до 80 мкм). В среднем отношение общей длины пыльцевого зерна к его ширине – 1.5 (меняется от 1.2 до 1.9). Наблюдается морфологическая изменчивость в строении пыльцевых зерен. Среди пыльцевых зерен типа *Vesicaspora* было встречено одно четко диплексилоноидное пыльцевое зерно с уменьшенным телом типа *Pityosporites* (Seward) Manum, 1960 (рис. 2, *е*), размеры которого составили 64.5 × 37.6 мкм.

**С р а в н е н и е.** *P. vesicasporoides* отличается от других видов *Permotheca* гладкой поверхностью, сравнительно небольшим числом спорангиев в синангии и пыльцевыми зернами типа *Vesicaspora*.

**З а м е ч а н и я.** Микросинангии *P. vesicasporoides* ассоциируют с листьями *Phylladoderma*, купулами *Cardiolepis* Neuburg, 1965 и семенами *Nucicarpus* Neuburg, 1965 семейства *Angaropeltidaceae* (Гоманьков, Мейен, 1986).

Собранного материала недостаточно, чтобы оценить частоту встречаемости пыльцевых зерен типа *Pityosporites* среди *Vesicaspora* в спорангиях *P. vesicasporoides*. Это могут быть как aberrантные пыльцевые зерна, так и проявление естественного полиморфизма.

В коллекции был обнаружен один образец (отпечаток с противоотпечатком), представляющий собой толстую ось, вплотную к которой захоронен синангий *P. vesicasporoides* (рис. 3). Возможно, это часть микроспороклада, на котором располагались сидячие синангии *P. vesicasporoides*, но порядок их расположения на имеющемся материале установить невозможно. Вероятно, синангии могли располагаться по спирали, как это изображено на реконструкции *P. disparis* (Krassilov et al., 1999; Наугольных, 2007).

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Средняя и поздняя пермь Восточно-Европейской платформы.

**М а т е р и а л.** Костоваты (22 обр.), Чепаниха (10 обр.).

*Permotheca? musaformis* Forapouva et Karasev, sp. nov.

Название вида — от рода *Musa* L. и *formis* лат. — подобный, похожий.

Голотип — ПИН, № 5563/3, синангий из шести спорангиев; Россия, Удмуртия, Воткинский р-н, д. Костоваты (местонахождение Костоваты), юж. часть западного берега Воткинского водохранилища; средняя пермь, верхи казанского яруса; обозначен здесь (рис. 4, а, б).

**Diagnosis.** *Microsynangia* (?) of gymnosperms, consist of 4–10 sporangia. Sporangia strongly elongated, nearly linear, at about 8.0 mm long and 1.5 mm wide, with slightly acuted apexes. Surface of sporangia covered with thin longitudinal ribs, which sometimes bifurcate. Short chains of resin bodies, different by size, occur in synangium base. In situ pollen unknown.

Описание (рис. 4). Синангии достаточно крупные, число спорангиев варьирует от четырех до десяти. Сами спорангии сильно вытянутые, сигаровидной формы, около 8.0 мм в длину и 1.5 мм в ширину (рис. 4, а). Верхушки немного приостренные, свободные, основаниями спорангии плотно срастаются. В основании спорангиев, вокруг места их срастания, можно обнаружить небольшие смоляные тельца до 300 мкм в диаметре (рис. 4, а). В ряде случаев они выглядят как отдельные тельца более или менее округлой формы, но могут образовывать отчетливую цепочку (рис. 4, б), к концу которой уменьшаются в размерах. На поверхности спорангиев хорошо сохраняется отчетливая продольная ребристость, тонкие продольные ребра могут бифуркировать.

Сравнение. От всех других видов рода отличается большими размерами, линейной, сигаровидной формой спорангиев, бифуркирующими продольными ребрами на поверхности спорангиев.

Замечания. В коллекции присутствуют 12 экз. *P.? musaformis* sp. nov. В основном синангии захораниваются в латеральном положении (рис. 4, а, в, д), но изредка (один экз. из двенадцати) — в адаксиальном (рис. 4, з). На одном образце (рис. 4, д, е) в основании синангия можно видеть неоформленный кусок ожелезненных тканей с остатками углистого вещества (см. стрелка на рис. 4, е). Вероятно, это могло быть местом прикрепления синангия к побегу или плацентой, оторванной от материнского растения вместе с синангием.

Несмотря на визуальное сходство структур *P.? musaformis* sp. nov. с синангиями *Permotheca*, из их остатков не удалось выделить пыльцу.

Распространение. Казанский ярус Прикамья Удмуртии.

Материал. Костоваты (9 обр.), Чепаниха (3 обр.).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Приведенное ниже обсуждение видов *Permotheca* должно помочь определить статус рода и целесообразность рассмотрения его как рода, связанного с *Peltaspermales*.

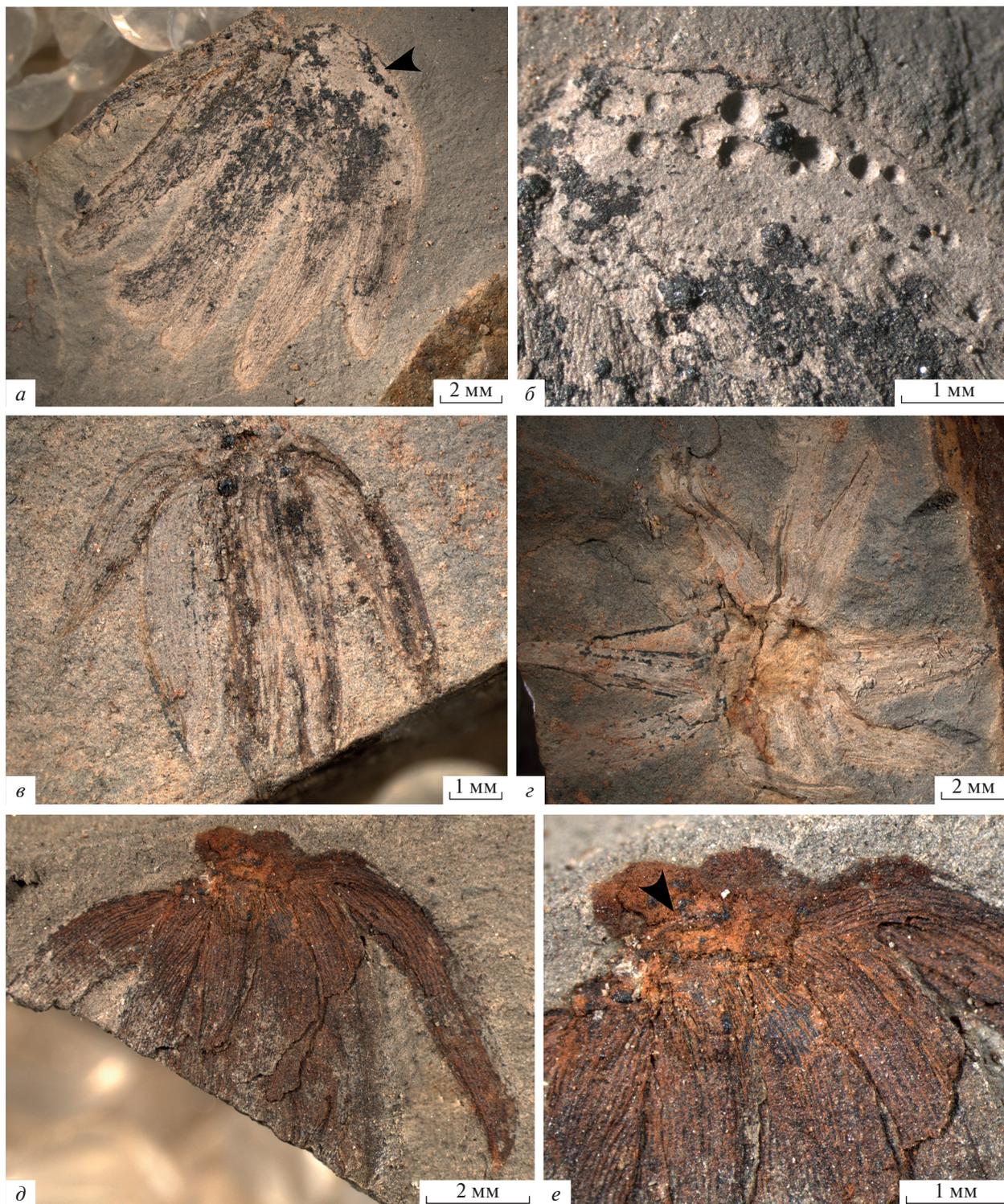
### *Виды, связанные с порядком Peltaspermales*

Первыми видами, для которых были получены указания на их связь с *Peltaspermales* (табл. 1), были три вида из верхнепермских отложений Русской платформы: *P. vesicasporoides*, *P. striatifera* и *P.? vittatinifera* (Гоманьков, Мейен, 1986). *Permotheca vesicasporoides* и *P. striatifera* представляют собой изолированные микросинангии с гладкой поверхностью спорангиев, которые, возможно, крепились к толстым осям по спирали. Морфологически эти виды почти неразличимы. Отделить их друг от друга и связать с другими дисперсными частями растений позволяет ряд черт тонкого строения спорангиев и тип содержащейся пыльцы.

Спорангии *P. vesicasporoides* содержат пыльцевые зерна типа *Vesicaspora*. Такие же пыльцевые зерна в больших количествах обнаруживаются в углях, сложенных *Phylladoderma*, и на самих листьях (Мейен, Гоманьков, 1971). Пыльцевые зерна на *Vesicaspora* ассоциируют с *Phylladoderma* и обнаруживают ту же изменчивость в некоторых местонахождениях (Гоманьков, Мейен, 1980). В семенах *Nucicarpus* из капсул *Cardiolepis* также были найдены пыльцевые зерна типа *Vesicaspora* (Мейен, 1977). На кутикуле *P. vesicasporoides* были обнаружены папиллы, как на кутикуле листьев *Phylladoderma*. В сумме все эти признаки позволили надежно связать *P. vesicasporoides* с семейством *Angaropeltidaceae* порядка *Peltaspermales*.

*Permotheca striatifera* отличается от *P. vesicasporoides*, в первую очередь, тем, что ее спорангии содержат пыльцевые зерна типа *Protohaploxypinus* (Гоманьков, Мейен, 1986; Zavalova, Karasev, 2015). Такие же пыльцевые зерна были найдены в больших количествах в одном копролите вместе с многочисленными обрывками кутикул *Tatarina* (Гоманьков, Мейен, 1979). Гоманьков и Мейен (1986) показали, что тапетальная мембрана споровой массы похожа на мегаспоровую мембрану *Salpingocarpus bicornutus* Meyen, 1986, в этих же семенах были обнаружены пыльцевые зерна *Protohaploxypinus*. Также была подтверждена ассоциация *P. striatifera* с *Tatarina* и семеносными дисками *Peltaspermopsis* Gomanov, 1986, которая выдерживается в ряде местонахождений. Эти факты связывают *P. striatifera* с семейством *Peltaspermaceae*.

*Permotheca? vittatinifera*, содержащая в спорангиях пыльцевые зерна *Vittatina subsaccata* f. *connectivalis* (Zauer) Varyukhina ex. Utting, 1994, также связывается с семейством *Peltaspermaceae* на основании того, что такие же пыльцевые зерна вы-



**Рис. 4.** Морфология *Permotheca? musaformis* sp. nov.: *a, б* – голотип ПИН РАН, № 5563/3; *a* – общий вид синангия с сохранившейся в основании цепочкой смоляных телец (стрелка); *б* – смоляные тельца и отпечатки выпавших смоляных телец в основании синангия; *в* – общий вид синангия, обр. ПИН РАН, № 5563/6; *г* – синангий в адаксиальном положении, обр. ПИН РАН, № 5563/5; *д, е* – обр. ПИН РАН, № 5563/7: *д* – общий вид синангия; *е* – основание синангия с сохранившимся участком ожелезненных тканей (возможно, плацента, отмечена стрелкой) и хорошо выраженной продольной ребристостью на поверхности спорангиев; Удмуртия, Воткинский р-н, местонахождение Костоваты; верхи казанского яруса.

Таблица 1. Типы пыльцы in situ из спорангиев *Permianthes* и связь видов *Permianthes* с макроостатками растений и надродовыми таксонами. Порядок видов от встречающихся в более древних отложениях к более молодым в более молодых отложениях

| Вид <i>Permianthes</i>                | Пыльца in situ                                      | Листья   | Семена                           | Другие органы                              | Группа          | Источник  |
|---------------------------------------|---|--|----------------------------------|--|-----------------|---|
| <i>P. bifurcata</i>                   |   | <i>Permocalipteris</i>                             |                                  |  | каллигериды     | Naugolnykh, Ketr, 1996  |
|                                       |   | <i>Mauerites</i>                                   |                                  |  | прегинкгофиты   | Наугольных, 2007  |
| <i>P. deodata</i>                     | —   |  |                                  | —  |                 |   |
| <i>P. fimbriata</i>                   | —   |  |                                  | —  |                 |   |
| <i>P. disparis</i>                    | <i>Vesicaspora/Falcisporites</i>                    | <i>Permocalipteris retensorium</i>                 |                                  | пелтоиды <i>Peltaspermum retensorium</i>   | каллигериды     | Naugolnykh, Ketr, 1996<br>Наугольных, 1998                      |
| <i>P. colovratia</i>                  | <i>Vesicaspora/Falcisporites</i>                    | <i>Psugmophyllum expansum</i> var. <i>cuneatum</i> |                                  |  | псигомфиллиды   | Наугольных, 2013  |
| <i>P.?</i> <i>musiformis</i> sp. nov. | —   |  |                                  | —  |                 |   |
| <i>P. sardykensis</i>                 | cf. <i>Piceapollenites</i>                          |  |                                  | —  |                 |   |
| <i>P. vesicasporoides</i>             | <i>Vesicaspora magnalis</i>                         | <i>Phylladoderma</i> под-рода <i>Aequistomia</i>   | <i>Nucisarpus</i>                | семенные капсулы <i>Cardiolepis</i>        | ангаропельпиды  | Мейен, Гоманьков, 1971<br>Мейен, 1977<br>Гоманьков, Мейен, 1980 |
| <i>P. striatifera</i>                 | <i>Protohaploxyrinus</i>                            | Tatarina   | <i>Salpingocarpus bicornutus</i> |  | пельгаспермовые | Гоманьков, Мейен, 1979<br>Гоманьков, Мейен, 1986                |
| <i>P.?</i> <i>vittatimifera</i>       | <i>Vittatina subsaccata</i> f. <i>connectivalis</i> | Tatarina   | <i>Salpingocarpus variabilis</i> | пелтоиды <i>Peltaspermopsis buevichiae</i> | пельгаспермовые | Гоманьков, Мейен, 1986  |
| <i>P. helbyi</i>                      | <i>Falcisporites</i>                                | <i>Lepidopteris callipteroides</i>                 |                                  | пелтоиды <i>Peltaspermum townsvii</i>      | пельгаспермовые | Retallack, 2002   |

явлены в виде массовых скоплений внутри пельтоидов *Peltaspermoopsis buevichiae* Gomankov et S. Meyen, 1986 и в семенах *Salpingocarpus variabilis* Meyen, 1986, наряду с явно чуждыми пыльцевыми зёрнами (*Scutasporites* Klaus, 1963 и *Cedripites* Wodehouse, 1933), а также того, что выдерживается ассоциация в захоронениях с *Tatarina* и *Peltaspermoopsis* (Гоманьков, Мейен, 1986). Однако вид *P. vittatinifera* известен по девяти экземплярам из двух местонахождений (Аристово и Исады) (Гоманьков, Мейен, 1986), поэтому вопрос о повторяющихся ассоциациях требует больше данных. Также вызывает вопросы принадлежность *P. vittatinifera* к роду *Permotheca*, поскольку этот вид известен только по находкам отдельных спорангиев.

*Виды, предположительно связанные с Peltaspermals*

Позднее предположения о связи с пельтаспермовыми были высказаны для *P. helbyi*, *P. disparis*, *P. colovratice* и *P. bifurcata* (табл. 1).

*Permotheca helbyi* — единственный вид *Permotheca*, который описан не из перми Русской платформы, а из триаса Австралии (Retallack, 2002). Пыльцевой орган вида *P. helbyi* представляет собой кистевидный микроспороклад с длинными микроспорофиллами и собраниями спорангиев, обращенными на абаксиальную сторону; но не совсем ясно, являются ли эти собрания повисающими или действительно смещены на абаксиальную сторону спорофилла. Спорангии *P. helbyi* содержат пыльцу типа *Falcisporites* (Retallack, 2002). По этим признакам *P. helbyi* напоминает мужские органы пельтаспермовых рода *Townrovia* (Retallack, 1981; Bomfleur et al., 2011) или користоспермовых рода *Pteruchus* Thomas, 1933 (Thomas, 1933; Yao et al., 1995), которые также распространены в триасе Гондваны. Возможно, *P. helbyi* стоит относить к одному из этих родов, но это решение может быть принято лишь после изучения типового материала. Г. Реталлак (Retallack, 2002) связывает *P. helbyi* с *Peltaspermals* на основании того, что в типовом местонахождении этот вид встречается совместно с листьями *Lepidopteris callipteroides* Retallack, 2002 и пельтоидами *Peltaspermum townrovii* Retallack, 2002, тогда как другие голосеменные в этом местонахождении отсутствуют.

Следующие два вида, описанные из Приуралья, *Permotheca disparis* и *P. colovratice*, являются очень близкими морфологически. Наугольных (2013) указал в качестве отличительного признака число спорангиев в синангии: четыре спорангия для *P. colovratice* и в среднем шесть—семь для *P. disparis*. Первое упоминание синангиев типа *P. disparis* сделано в работе Наугольных и Х. Керпа (Naugolnykh, Kerp, 1996), где они реконструи-

ровали растение с листьями *Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naugolnykh, 2014, женскими фруктификациями *Peltaspermum* Harris, 1937, дисперсными семенами *Cordaicarpus* sp. и пыльцевыми органами типа *Permotheca*. Синангии *Permotheca* были включены в этот комплекс на основании совместной встречаемости в нескольких местонахождениях. Также было изучено кутикулярное строение стенок спорангиев. В описании указано, что кутикула стенок тонкая, на ней сохранились контуры удлинённых, продольно ориентированных клеток с папиллами (Naugolnykh, Kerp, 1996). К сожалению, из статьи неясно, какие из образцов были использованы для изучения кутикулы. Наугольных (1998) предложил отнести синангии типа *Permotheca* к виду *P. disparis*, а позднее некоторые из этих образцов были отнесены к двум новым видам: *P. bifurcata* и *P. colovratice* (Наугольных, 2007, 2013). В рамках нового понимания видов Наугольных (2007) считает, что к *P. disparis* целесообразно относить только удовлетворяющие диагнозу изолированные синангии, для которых неизвестны данные о микроструктурном (эпидермально-кутикулярном) строении спорангиев и строении несущей оси. Однако ранее В.А. Красилов с соавт. (Krassilov et al., 1999) изучили эпидермально-кутикулярные признаки спорангия *P. disparis*, который удовлетворяет диагнозу из работы Наугольных (2007). В описании указано, что у изученных ими спорангиев стенка трехслойная, верхний слой представлен узкими веретеновидными клетками шириной 40 мкм, собранными в плавно изогнутые продольные цепочки (Krassilov et al., 1999). Вид *P. colovratice* был выделен, в частности, на основании изученного кутикулярного строения стенки спорангия. Согласно описанию (Наугольных, 2013), у *P. colovratice* эпидермис спорангия представлен длинными клетками трапециевидных очертаний 60–90 × 20–30 мкм, которые расположены правильными рядами по спирали вокруг длинной оси спорангия, иногда с мелкими папиллами. Ребристость на поверхности спорангия существует благодаря кутиновым ребрам жесткости, между которыми помещается несколько рядов эпидермальных клеток. Стенки спорангиев васкуляризованы и у *P. disparis*, и у *P. colovratice*.

Из спорангиев *P. disparis* выделены пыльцевые зёрна типа *Vesicaspora*, но необходимо отметить, что в спорангиях присутствуют как моносаккатные, так и дисаккатные пыльцевые зёрна, и отнесение изученных пыльцевых зёрен к роду *Vesicaspora* обосновано их ультраструктурой (Krassilov et al., 1999). В диагнозе *P. colovratice* приводится пыльца типа *Falcisporites* (Наугольных, 2013), хотя автор вида в описании отмечает, что пыльцу этого типа можно отнести не только к роду *Falcisporites*, но и к *Alisporites*, и к *Vesicaspora*. Нередко разные авторы относят одну и ту же пыльцу к *Ves-*

icaspora или *Falcisporites*. Например, Гоманьков и Мейен (1986) относят пыльцевые зерна из спорангиев *P. vesicasporoides* к *Vesicaspora*, а Б. Бальм (Balme, 1995) – к *Falcisporites*, несмотря на то, что *Vesicaspora* является протомonosаккатной пыльцой, мешок которой разделен на две лопасти, соединенные перемычками, а *Falcisporites* – протодисаккатной. Пыльцевые зерна *Vesicaspora* иногда могут выглядеть дисаккатными, если перемычки были смещены на проксимальную сторону и при уплощении пыльцевого зерна в ходе захоронения оказались не видны (Гоманьков, Мейен, 1980). Дж. Осборн и Т. Тэйлор (Osborn, Taylor, 1993) показали, что мешки пыльцевых зерен из *Pteruchus*–подобных спорангиев могут соединяться тонкими перемычками. По мнению Бальма (Balme, 1995), эти пыльцевые зерна относятся к *Falcisporites* или *Alisporites*. Такая неопределенность в определениях объясняется тем, что существует постепенный переход от моно- к дисаккатным зернам. Возможно, оба пыльцевых типа являются проявлениями нормальной изменчивости, либо изменчивости, вызванной уплощением пыльцевых зерен в ходе захоронения; к тому же, нам до сих пор неизвестны границы изменчивости ископаемых пыльцевых таксонов и, возможно, имеет смысл обозначать этот тип пыльцы, как тип *Vesicaspora/Falcisporites*. Исследования ультраструктуры могут помочь с большей уверенностью различать эти пыльцевые морфотипы. Суммируя вышесказанное, можно сделать вывод, что четких морфологических границ между *P. disparis* и *P. colovratia* нет. Это может указывать на то, что данные виды могут рассматриваться как синонимы.

*P. bifurcata* описан по единственному образцу из кунгурских отложений Приуралья (Наугольных, 2007). Сохранность не позволила изготовить препараты кутикул или извлечь пыльцевые зерна, но морфологически этот вид легко отличается от других видов *Permotheca* дихотомирующей осью. Больше ни один из видов *Permotheca*, для которых известно строение синангиофоров, не обладает такой архитектурой несущих осей. Также предполагается, что пучок спорангиев крепится к короткой плаценте, что также неизвестно ни для одного другого вида *Permotheca* (кроме, возможно, *P. musaformis*, если подтвердится, что этот вид действительно относится к *Permotheca*, и действительно крепится с помощью плаценты). Было высказано два предположения о связи *P. bifurcata* с другими дисперсными органами растений. Наугольных и Керп (1996) связывали комплекс *Permotheca*-подобных органов с листьями пельтаспермовых типа *Permocallipteris* (*P. retensoria*), семенными дисками типа *Peltaspergum* и семенами типа *Cordaicarpus*, опираясь на их совместные находки в нескольких местонахождениях. Позднее Наугольных (2007) на основании того же

материала выделил вид *P. bifurcata* и предположил, что этот вид может быть связан с листьями типа *Mauerites*, поскольку аналогичные микроспороклады ассоциируют со *Sphenobaiera Florin*. К сожалению, никаких более точных утверждений насчет систематической принадлежности *P. bifurcata* на данный момент сделать невозможно.

*Виды, для которых неизвестна систематическая принадлежность*

Для видов *P. sardyensis*, *P. deodara*, *P. fimbriata* и *P. musaformis* sp. nov. (табл. 1) связи с другими дисперсными органами ископаемых растений на данный момент неизвестны.

Вид *P. sardyensis* существенно отличается от других видов *Permotheca* тем, что представлен спорангиями, сидящими на ветвящемся спорангиофоре, в то время как остальные виды *Permotheca* представлены синангиями. *P. sardyensis* отличается также по такому признаку, как инситная пыльца, которая представлена типом *Piceapollenites* (предварительные данные). Ранее такой тип пыльцевых зерен не был описан для *Permotheca*, однако исследование инситной пыльцы на нашем материале показало, что в спорангиях *P. disparis* также могут встречаться пыльцевые зерна типа *Piceapollenites*. Таким образом, связь *P. sardyensis* с другими видами *Permotheca* пока не вполне ясна.

*Permotheca deodara* известен по трем образцам из кунгурских отложений Среднего Приуралья. *P. deodara* представляет собой микроспороклады, состоящие из ножки, расширяющейся к основанию, и расширенной фертильной части, несущей розетковидные синангии из восьми–девяти спорангиев, поверхность которых осложнена тонкой продольной ребристостью. Причем, как отмечает автор вида (Наугольных, 2007), изолированные синангии *P. deodara* очень сходны с синангиями *P. disparis* и могут быть отнесены к этому виду, если не изучено кутикулярное строение стенок спорангия. Покровы *P. deodara* состоят из вытянутых в продольном направлении анизогональных клеток 30–50 × 20–30 мкм (Наугольных, 2007), формирующих спирально восходящие ряды; иногда встречаются трихомные образования и смоляные ходы.

*Permotheca fimbriata* представляет собой тонкую несущую ось, расширяющуюся к основанию, на которой на тонких синангиофорах расположены розетковидные синангии из 14–16 продолговатых спорангиев. На адаксиальной поверхности спорангиев расположены прикрепительные рубцы. Кутикулярное строение стенок спорангия и тип содержащейся пыльцы неизвестны. Среди других видов рода *P. fimbriata* стоит обособленно из-за выраженных синангиофоров.

Вид *P. musaformis* sp. nov. отнесен к роду *Permotheca* под вопросом до тех пор, пока не будет доказано, что структуры *P. musaformis* sp. nov. являются микросинангиями. С родом *Permotheca* его объединяет общее морфологическое строение: спорангии срастаются основаниями, покрыты хорошо выраженными ребрами (как, например, у *P. disparis*), также присутствуют смоляные тельца. Тем не менее, в деталях морфологии *P. musaformis* sp. nov. существенно отличается от остальных видов *Permotheca*.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Род *Permotheca* является гетерогенным и объединяет виды, которые, вероятно, не связаны между собой родственными связями. Предлагая дополненный диагноз для рода *Permotheca*, мы ставили своей целью подчеркнуть сборный состав этого рода с неопределенным положением внутри *Gymnospermae*. Типовой вид рода *P. sagdykensis* с ветвящимися спорангиофорами в наибольшей степени отличается от других видов рода, которые характеризуются сросшимися основаниями спорангиев. Большая часть видов также значительно отличается друг от друга. Так, единственный вид *Permotheca* из триаса Гондваны, *P. helvii*, может принадлежать роду *Towngovia* или *Pteruchus*. Раннепермский вид *P. bifurcata* — единственный вид с дихотомирующей осью и плацентой, *P. fimbriata* отличается хорошо выраженными синангиофорами. Большая часть видов описана на крайне скудном материале, который не позволяет даже приблизительно оценить внутривидовую изменчивость. Два вида — *P. vittatinifera* и *P. musaformis* sp. nov. — отнесены к роду под знаком вопроса. *P. disparis*, вероятно, является сборным видом, а *P. colovratia* можно рассматривать как младший синоним *P. disparis* (как и, вероятно, *P. deodara*). Нет согласия и по палинологическим данным: из разных видов описаны пыльцевые зерна *Vesicaspora/Falcisporites*, *Piceapollenites*, *Protohaploxypinus*, *Vittatina*. Все эти типы пыльцы также значительно различаются по морфологии. Систематическая принадлежность надежно установлена лишь для некоторых видов *Permotheca* и, если учесть разнообразие в морфологическом строении, нельзя исключать, что некоторые виды могут относиться не к пельтаспермовым и ангаропельтидиевым, а к другим группам голосеменных.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гоманьков А.В. Костоватовский флористический комплекс и проблема казанско-уржумской границы на Восточно-Европейской платформе // Верхний палеозой России: региональная стратиграфия, палеонтология, гео- и биособытия. Матер. III Всерос. совещ., 24–28 сентября 2012 г., Санкт-Петербург. СПб.: ВСЕГЕИ, 2012. С. 70–72.

Гоманьков А.В., Мейен С.В. О представителях семейства *Peltaspermataceae* из пермских отложений Русской платформы // Палеонтол. журн. 1979. № 2. С. 124–138.

Гоманьков А.В., Мейен С.В. Пельтаспермовые птеридоспермы рода *Tatarina* // Палеонтол. журн. 1980. № 2. С. 116–132.

Гоманьков А.В., Мейен С.В. Татаринская флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). М.: Наука, 1986. 174 с.

Мейен С.В. *Cardiolepidaceae* — новое пермское семейство хвойных Северной Евразии // Палеонтол. журн. 1977. № 3. С. 128–138.

Мейен С.В., Гоманьков А.В. Новые данные о систематике филладодерм и их географическом распространении // Докл. АН СССР. 1971. Т. 198. № 3. С. 676–679.

Наугольных С.В. Флора кунгурского яруса Среднего Приуралья. М.: ГЕОС, 1998. 201 с.

Наугольных С.В. Пермские флоры Урала. М.: ГЕОС, 2007. 322 с.

Наугольных С.В. Новые мужские репродуктивные органы голосеменных *Permotheca colovratia* sp. nov. из пермских отложений Урала // Палеонтол. журн. 2013. № 1. С. 91–102.

Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Недра, 1963. 745 с.

Палеонтологический атлас пермских отложений Печорского угольного бассейна. Л.: Наука, 1983. 318 с.

Форапорова Т.С., Карасев Е.В. Разнообразие синангиев рода *Permotheca* в уржумских отложениях местонахождения Костоваты (Удмуртия, Россия) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. XIV всерос. научная школа молодых ученых-палеонтологов. М.: ПИН РАН, 2017. С. 37.

Форапорова Т.С., Карасев Е.В. Новые данные о флоре из казанско-уржумского местонахождения Чепаниха (Россия, Удмуртия) // Тез. X чтений памяти А.Н. Криштофовича (С.-Петербург, 23 – 27 сентября 2019). СПб.: БИН РАН, 2019. С. 54.

Balme B.E. Fossil in situ spores and pollen grains: an annotated catalogue // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. V. 87. № 2–4. P. 81–323.

Bomfleur B., Taylor E.L., Taylor T.N. et al. Systematics and paleoecology of a new peltaspermalean seed fern from the Triassic polar vegetation of Gondwana // Int. J. Plant Sci. 2011. V. 172. № 6. P. 807–835.

Gomankov A.V. Flora of the Kazanian–Urzhumian boundary in the middle Permian of the Russian Platform // Palaeoworld. 2020. V. 29. № 2. P. 257–269.

Krassilov V.A., Afonin S.A., Naugolnykh S.V. *Permotheca* with in situ pollen grains from the Lower Permian of the Urals // Palaeobotanist. 1999. V. 48. P. 19–25.

Kumaran K.P.N., Bonde S.D. *Sobea indica*, a new name for *Bosea indica* Srivastava (Fossil) // Taxon. 1991. V. 40. P. 318–319.

Meyen S.V. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (a synthesis) // Biol. Mem. 1982. № 7. P. 1–109.

Naugolnykh S.V., Kerp H. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. XV. On the oldest known peltasperms with radially symmetrical ovuliferous discs from the Kungurian (uppermost Lower Permian) of the Fore-Urals (Russia) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1996. V. 91. № 1–4. P. 35–62.

Osborn J.M., Taylor T.N. Pollen morphology and ultra-structure of the corystospermales: permineralized in situ grains from the Triassic of Antarctica // Rev. Palaeobot. Palynol. 1993. V. 79. № 3–4. P. 205–219.

Retallack G.J. Middle Triassic megafossil plants from Long Gully, near Otematata, north Otago, New Zealand // J. Roy. Soc. New Zealand. 1981. V. 11. № 3. P. 167–200.

Retallack G.J. *Lepidopteris callipteroides*, the earliest Triassic seed fern in the Sydney Basin, southeastern Australia // Alcheringa. 2002. V. 26. P. 475–599.

Thomas H.H. On some pteridospermous plants from the Mesozoic rocks of South Africa // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1933. V. 222. P. 193–265.

Yao X., Taylor T.N., Taylor E.L. The corystosperm pollen organ *Pteruchus* from the Triassic of Antarctica // Amer. J. Bot. 1995. V. 82. № 4. P. 535.

Zalessky M.D. Sur des débris de nouvelles plantes permien-nes // Изв. Акад. наук СССР. VII сер. Отд. матем. и естеств. наук. 1929. № 7. С. 677–689.

Zalessky M.D. Sur la distinction de l'Étage Bardien dans le Permien de l'Oural et sur sa flore fossile // Probl. Paleontol. 1937. № 2–3. P. 37–101.

Zavialova N.E., Karasev E.V. Exine ultrastructure of in situ Protohaploxylinus from a Permian peltasperm pollen organ, Russian Platform // Rev. Palaeobot. Palynol. 2015. V. 213. P. 27–41.

### Объяснение к таблице XI

Фиг. 1–6. Морфология пыльцевых органов *Permotheca sardykensis* Zalessky и извлеченных из них пыльцевых зерен: 1, 2 – общий вид синангиев: 1 – обр. ПИН РАН, № 5564/6, 2 – обр. ПИН РАН, № 5563/219; 3 – тонкие продольные морщинки (стрелка) на поверхности спорангиев, обр. ПИН РАН, № 5563/226А; 4 – пыльцевые зерна в спорангии, обр. ПИН РАН, № 5563/226А; 5, 6 – пыльцевые зерна с редуцированными воздушными мешками (стрелка), обр. ПИН РАН, № 5563/226А; Удмуртия, местонахождения Костоваты (колл. № 5563) и Чепаниха (колл. № 5564); верхи казанского яруса.

### Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–8. Морфология пыльцевых органов *Permotheca disparis* (Zalessky) Naugolnykh и извлеченных из них пыльцевых зерен: 1 – синангий в латеральном положении с разрывом вдоль ребер (стрелка), который может указывать на способ вскрывания спорангия, обр. ПИН РАН, № 5563/23; 2 – синангий в абаксиальном положении, демонстрирующий высокую изменчивость размеров спорангиев в пределах одного синангия, ПИН РАН, № 5563/74; 3, 4 – обр. ПИН РАН, № 5563/73; 3 – синангий в абаксиальном положении, 4 – прикрепительный рубец; 5 – синангий *P. disparis* (Zalessky) Naugolnykh, удовлетворяющий диагнозу *P. colovratia* Naugolnykh, обр. ПИН РАН, № 5563/20; 6 – пыльцевое зерно типа *Vesicaspora* Schemel, извлеченное из обр. ПИН РАН, № 5563/60; 7 – вероятно, заносное пыльцевое зерно типа *Alisporites* Daugherty, извлеченное из обр. ПИН РАН, № 5563/20; 8 – пыльцевые зерна типа *Piceapollenites* Potonie, извлеченные из обр. ПИН РАН, № 5563/77; Удмуртия, местонахождения Костоваты и Чепаниха; верхи казанского яруса.

## Systematic Problems of Pollen Organs of the Genus *Permotheca* Zalessky from the Permian of Subangara

T. S. Foraponova<sup>1,2</sup>, E. V. Karasev<sup>1,3</sup>

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

<sup>2</sup>*Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

<sup>3</sup>*Kazan (Volga region) Federal University, Kazan, 420008 Russia*

A species diversity of representatives of the genus *Permotheca* from middle Permian localities Kostovaty and Chepanikha was studied. A new species *P. musaformis* sp. nov. was described. Three species were identified: *P. sardykensis*, *P. disparis*, and *P. vesicasporoides*. New data on in situ pollen were obtained. Sporangia of *P. disparis* contained *Vesicaspora* and *Piceapollenites* pollen grains. Individual *Pityosporites* pollen grains were found in sporangia of *P. vesicasporoides* apart from *Vesicaspora* pollen grains. In the light of new data, a new diagnosis is proposed for the genus *Permotheca*.

**Keywords:** Middle Volga region, peltasperm pteridosperms, systematics, microsynangia, pollen grains

## АЛЕКСАНДР СЕРГЕЕВИЧ СПИРИН (1931–2020)

DOI: 10.31857/S0031031X21060106



Ушел Ученый — из тех, что составляют славу и гордость страны. Один из основателей мировой и создатель отечественной молекулярной биологии, он буквально ворвался в науку. Уже в 27 лет, через четыре года после окончания Московского университета и через пять лет после открытия двойной спирали ДНК, вместе со своим учителем Андреем Николаевичем Белозерским, он публикует статью, ошеломившую научный мир свидетельством существования одного из ключевых элементов жизни — матричных РНК, передающих генетическую информацию от ДНК к рибосомам, которые транслируют эту информацию в белки.

Он сделал решающий вклад в изучение структуры и функции рибосом, а также открыл информосомы — частицы, в составе которых матричные

РНК транспортируются из клеточного ядра к рибосомам. Его блестящие доклады завораживали слушателей красотой экспериментов, безупречной логикой и четкостью формулировок. Им восхищались такие светила науки, как Мстислав Всеволодович Келдыш и Израиль Моисеевич Гельфанд. В 35 лет он был избран членом-корреспондентом Академии наук СССР, а в 39 лет — академиком. Его достижения отмечены такими высокими наградами, как Большая золотая медаль им. М.В. Ломоносова Российской академии наук, медаль и премия Федерации Европейских биохимических обществ, Ленинская премия, два ордена Ленина и два ордена “За заслуги перед Отечеством”. Признанием его выдающихся заслуг перед мировой наукой стало избрание членом Национальной академии наук США.

Ушел Учитель, создавший выдающуюся научную школу. Более 30 лет он возглавлял кафедру молекулярной биологии МГУ и основанный им Институт белка. На его лекциях аудитории были переполнены. Он заражал студентов и сотрудников своим энтузиазмом, учил их думать, ставить точные эксперименты, критически осмысливать результаты. Он радовался успехам учеников, всемерно помогал им. Множество ученых по всему миру благодарит судьбу за выпавшее счастье быть рядом с ним, за право называться его учениками.

Ушел Человек, обладавший огромной жизненной энергией. Он всегда был бесспорным лидером, умел сплотить вокруг себя людей, был им настоящим другом и полностью им доверял.

Прощайте, Александр Сергеевич. Необходимо время, чтобы понять, кого мы потеряли.

*Друзья и коллеги из Института белка РАН  
и Палеонтологического института  
им. А.А. Борисяка РАН*