СОДЕРЖАНИЕ

Номер 3, 2022

Е. Э. Перковский	92
Вопросы номенклатуры Апапсіtes nom. nov., замещающее название для рода меловых сверлил Adamas Chen et Wang, 2020 (Coleoptera, Lymexylidae)	
А. В. Гоманьков	83
Цикадовые в перми Субангариды	
И. А. Озеров, Н. А. Жинкина, А. А. Торшилова, Э. М. Мачс, А. В. Родионов	77
Фёльген-тестирование ядер клеток листа Taxodium dubium (Cupressaceae) из эоценовой Тавдинской флоры Западной Сибири	
М. Н. Сухомлин, Д. Д. Воронцов, Д. В. Василенко, Е. Э. Перковский	71
Обзор данных об энтомопатогенных Hypocreales (Ascomycota) эоценового возраста	
И. А. Вислобокова	61
О первой находке Soergelia minor (Artiodactyla, Bovidae) в нижнем плейстоцене пещеры Таврида в Крыму и истории рода Soergelia	
В. М. Назарова, Л. И. Кононова	51
Icriodus olgaborisovnae sp. nov. — новый вид конодонтов из мосоловского горизонта (эйфельский ярус, средний девон) Воронежской антеклизы	
А. А. Легалов	47
Первая находка жука-долгоносика рода Pseudanthonomus Dietz (Coleoptera: Curculionidae) в мексиканском янтаре	
Е. В. Ян, О. Д. Стрельникова	35
Эволюция жуков подотряда Polyphaga (Insecta: Coleoptera) в поздней перми и раннем—среднем триасе	
Д. С. Аристов	31
Hoвые Geinitziidae (Insecta, Reculida) из верхней перми и триаса Евразии	
Е. М. Тесакова	19
Позднебайосские и раннебатские остракоды Русской плиты. Часть II. Роды Procytherura Whatley, Pseudohutsonia Wienholz, Acrocythere Neale, Nanacythere Herrig и Trachycythere Triebel et Klingler	
Г. А. Афанасьева	16
О гигантизме у раннекаменноугольных брахиопод отряда Chonetida	
М. А. Шишкин	5
Нарушение организационного равновесия в ходе смены древних тетраподных сообществ и его проявления на рубеже средней—поздней перми	

Рецензии и научные дискуссии

Комментарии к статье "Berriasian ammonites of supposed tethyan origin from the type "Ryazanian", Russia: a systematic re-interpretation" (Frau et al., 2021)	
B. B. Mumma	93
Ответ на публикации "Насекомые на перьях древних (100 млн лет) динозавров не эктопаразиты" и "Личинки червецов Mesophthirus (Homoptera, Xylococcidae) на перьях в бирманском янтаре — перенос ветром или форезия на динозаврах?"	
ТП. Гао, СЧ. Йинь, ЧК. Ших, А. П. Расницын, А. Ф. Емельянов, С. Сю, Ш. Чень, Ч. Ван, Д. Жень	99
Личинки червецов Mesophthirus (Homoptera Xylococcidae) на перьях в бирманском янтаре — перенос ветром или форезия на динозаврах?	
Д. Е. Щербаков	105

Евгения Константиновна Сычевская (1936—2021)	117

Contents

No.	3.	2022

Disturbance of Organizational Equilibrium during the Change of Ancient Tetrapod Communities: Its Manifestations at the Middle—Late Permian Transition	
M. A. Shishkin	5
On Gigantism in the Early Carboniferous Brachiopods of the Order Chonetida	
G. A. Afanasjeva	16
Late Bajocian and Early Bathonian Ostracods of the Russian Plate. Part II. The genus: <i>Procytherura</i> Whatley, <i>Pseudohutsonia</i> Wienholz, <i>Acrocythere</i> Neale, <i>Nanacythere</i> Herrig and <i>Trachycythere</i> Triebel et Klingler	
E. M. Tesakova	19
New Geinitziidae (Insecta: Reculida) from Permian and Triassic of Eurasia	
D. S. Aristov	31
Early Evolution of Beetles from Polyphaga Suborder (Insecta: Coleoptera) at the Permian—Triassic Border	
E. V. Yan, O. D. Strelnikova	35
First Record of the Weevil Genus <i>Pseudanthonomus</i> Dietz (Coleoptera: Curculionidae) from Mexican Amber	
A. A. Legalov	47
<i>Icriodus olgaborisovnae</i> sp. nov.—a New Species of Conodonts from the Mosolovian Regional Stage (Eifelian, Middle Devonian) of the Voronezh Anteclise	
V. M. Nazarova, L. I. Kononova	51
On the First Finding of <i>Soergelia minor</i> (Artiodactyla, Bovidae) in the Lower Pleistocene of the Taurida Cave in the Crimea and the History of the Genus <i>Soergelia</i>	
I. A. Vislobokova	61
A Review of the Data on Entomopathogenic Hypocreales (Ascomycota) from Eocene	
M. M. Sukhomlyn, D. D. Vorontsov, D. V. Vasilenko, E. E. Perkovsky	71
Feulgen Testing of the Leaf Cells Niclei in <i>Taxodium dubium</i> (Cupressaceae) Eocene Tavda Flora of Western Siberia	
I. A. Ozerov, N. A. Zhinkina, A. A. Torshilova, E. M. Machs, A. V. Rodionov	77
Cycads in the Permian of the Subangara Region	
A. V. Gomankov	83
Questions of Nomenclature	
Anancites nom. nov., Replacement Name for the Genus of the Cretaceous Lymexylid Adamas Chen et Wang, 2020 (Coleoptera, Lymexylidae)	
E. E. Perkovsky	92
·	

Reviews and Discussions

Comments on the Paper "Berriasian Ammonites of Supposed Tethyan Origin from the Type "Ryazanian", Russia: a Systematic Re-Interpretation" (Frau et al., 2021)

V. V. Mitta 93

Reply to: "Insects with 100 Million-Year-Old Dinosaurfeathers are not Ectoparasites" and "Crawlers of the Scale Insect <i>Mesophthirus</i> (Homoptera Xylococcidae) on Feathers in Burmese Amber—Wind Transport or Phoresy on Dinosaurs?"	
T. P. Gao, X. Ch. Yin, Ch. K. Shih, A. P. Rasnitsyn, A. F. Emeljanov, X. Xu, Sh. Chen, Ch. Wang, D. Ren	99
Crawlers of the Scale Insect <i>Mesophthirus</i> (Homoptera Xylococcidae) on Feathers in Burmese Amber—Wind Transport or Phoresy on Dinosaurs?	
D. E. Shcherbakov	105
* * *	

Evgenia Konstantinovna Sytchevskaya (1936–2021)

117

УДК 567/568:551.736/.761(470)

НАРУШЕНИЕ ОРГАНИЗАЦИОННОГО РАВНОВЕСИЯ В ХОДЕ СМЕНЫ ДРЕВНИХ ТЕТРАПОДНЫХ СООБЩЕСТВ И ЕГО ПРОЯВЛЕНИЯ НА РУБЕЖЕ СРЕДНЕЙ—ПОЗДНЕЙ ПЕРМИ

© 2022 г. М. А. Шишкин*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия
*e-mail: shishkin@paleo.ru
Поступила в редакцию 22.12.2021 г.
После доработки 26.01.2022 г.
Принята к публикации 26.01.2022 г.

Эволюционный переход живой организации к новому стабильному состоянию начинается с нарушения ее прежнего равновесия и тем самым — с возрастания организационной неупорядоченности. Исследование следов таких нарушений на примере смены сообществ наземных позвоночных при переходе к мезозою показало, что наиболее обычны среди них следующие: (а) "упреждающее" появление будущих доминантов; (б) "эффект Лазаря", т.е. возвращение в летопись ранее "исчезнувших" форм; (в) появление "таксонов катастрофы" и (г) эффект "архаического многообразия". Анализ ранней исторической фазы указанного перехода (среднепермский кризис), фиксируемой в сундырской тетраподной фауне Восточной Европы, показывает, что любое подобное проявление неупорядоченности в составе сообщества может быть одновременно симптомом и других типичных нарушений его организации. Так, упреждающее появление здесь групп амфибий, характерных для поздней перми — двинозаврид и хрониозухид — означает наряду с этим проявление "эффекта Лазаря" в первом случае и появление "таксона катастрофы", наряду с эффектом "архаического многообразия", — во втором. Рассмотрена возможность выявления подобных симптомов нарушения равновесия в некоторых других среднепермских фаунах.

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

DOI: 10.31857/S0031031X22030187

Любое устойчивое эволюционное изменение есть результат перехода биологической системы (в процессе естественного отбора) к новому равновесию взамен утраченного (Shishkin, 2018). Такой ход событий неизбежен на всех уровнях организации живого, начиная с ее видовых или групповых характеристик, и вплоть до экосистемной организации сообществ. Во всех этих случаях упомянутый переход предполагает сначала нарушение равновесия системы, что выражается в снижении ее упорядоченности — в виде дестабилизации ее характерных параметров. Это означает, что с приближением критических средовых изменений прежнее устойчивое состояние системы утрачивает способность к эффективной саморегуляции (самоподдержанию), т.е., его флуктуации нарастают, становятся более длительными и все менее обратимыми. Иное начало эволюционного изменения невозможно по определению, ибо, пока живая система способна релаксировать возмущения, поддерживая свои характеристики, она остается исторически неизменной.

Сужение возможностей регуляции системы в критических для нее условиях означает угрозу ее жизнеспособности; поэтому успешный селективный поиск системой нового равновесия (как единственной альтернативы ее исчезновению) должен каждый раз длиться лишь относительно недолго в сравнении с интервалами ее стабильного существования в ходе эволюции. И, соответственно, шансы на сохранение следов таких переходных поисковых этапов в доступной геологической летописи обычно не очень велики. Эмпирические подтверждения этой закономерности, выявляемые на ископаемом материале, известны по таким обобщениям, как, например, выпадение переходных форм из летописи или идея "прерывистого равновесия" в эволюции видов.

С другой стороны, очевидно, что эволюционный переход живой системы к новому типу равновесия не является градуальным. На деле он представляет собой череду эпизодов относительной стабилизации претерпеваемых системой изменений, что позволяет ей каждый раз временно персистировать (удерживать равновесие) в ка-

ком-то ограниченном спектре измененных жизненных условий. Нарушение последних снова вынуждает систему меняться в сторону очередного относительного равновесия — вплоть до достижения ею (в случае удачи) уже долгосрочной стабильности. Очевидно, что следы отдельных эпизодов такого промежуточного равновесия могут также с известной вероятностью фиксироваться на ископаемом материале — в рамках общего перехода между двумя высоко устойчивыми моделями организации.

О НЕКОТОРЫХ ТИПИЧНЫХ СЛЕДАХ ПЕРЕХОДНЫХ СОСТОЯНИЙ БИОТЫ В ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ ЛЕТОПИСИ

Ряд характерных проявлений обсуждаемого неравновесного перехода, относящихся к событиям разного масштаба, был ранее рассмотрен нами в отношении смены наземных позвоночных на рубеже палеозоя и мезозоя, отвечающем крупнейшей экосистемной перестройке. Здесь уклонения от организационного равновесия – либо исходного, либо последующего, пришедшего ему на смену – были выявлены, с одной стороны, из сопоставления локальных пионерных тетраподных фаун раннего триаса, а с другой — из анализа начальных шагов деструкции позднепермской биоты, запечатленных в терминальной (вязниковской) пермской фауне позвоночных Восточной Европы (Шишкин, 2017, 2019а, б, 2022). Эти уклонения от системной упорядоченности либо выступают как нарушения сложившейся нормальной организации (таксона или сообщества), либо указывают на незавершенность трансформации последней в исторически новый тип равновесия.

Среди изменений такого рода, наблюдаемых при переходе мира тетрапод от перми к триасу и, как уже сказано, неизбежных при любой эволюционной трансформации, большинство может быть условно обозначено как варианты "совмещения несовместимого". В отношении состава переходных сообществ это подразумевает примеры сосуществования в них групп, маркирующих "в норме" заведомо различные (и не всегда напрямую преемственные) стабильные этапы в состоянии биот. Аналогичным образом, в морфологии отдельных таксонов в этих сообществах обнаруживаются гротескные сочетания черт, отвечающих существенно разным организационным уровням. В обоих случаях таким комбинациям могут также сопутствовать уникальные особенности, вообще не встречающиеся в устойчивых биотах. Главные категории подобных нарушений прежнего равновесия можно суммировать следующим образом.

1. "Упреждающее" появление, на фоне сообщества прежнего типа, отдельных необычных элементов, характерных для его исторически по-

следующего (еще не достигнутого) устойчивого состояния. В терминальной пермской вязниковской фауне таким примером, как известно, является появление архозавров-протерозухид, составляющих типично мезозойскую группу.

- 2. Появление "таксонов Лазаря", т.е., обычно более или менее кратковременное "возрождение" в составе сообщества отдельных групп, казавшихся вымершими уже много ранее. В случае вязниковской фауны — это, в частности, неожиданное присутствие здесь амфибий-микрозавров, составляющих реликт пермо-карбоновой биоты. В целом названный феномен представляет собой крайнее выражение колебаний роли таксона в геологической истории, когда периоды его относительного расцвета и/или роста численности (эпиболи) могут разделяться интервалами более маргинального существования. Последние, в зависимости от сочетания тафономических факторов, могут часто вообще не улавливаться геологической летописью, что и создает эффект воскрешения группы в очередном эпизоде усиления ее роли. Каждый подобный случай ее внезапной повторной эксплозии указывает на нарушение тех системных ограничений, которые в предыдущем сообществе определяли ее глубоко подчиненное положение.
- 3. Появление так называемых "таксонов катастрофы" (disaster taxa) может служить еще одним симптомом перехода сообщества в относительно неравновесное состояние. Речь идет о таксонах, обычно не известных в его предыдущей или последующей истории, но внезапно приобретающих значительную роль на короткий промежуток времени. Приведенное название для обсуждаемого явления понимается различными авторами не вполне однозначно (Modesto, 2020); с ним часто связывают, прежде всего, массовую численность или широкое пространственное распространение относимых сюда недолговечных таксонов. В пермской вязниковской фауне примером рассматриваемого типа событий может служить появление здесь узкощитковой быстровианидной хрониозухии (представителя поздних антракозавроморф): хотя в этом случае речь идет уже о втором эфемерном эпизоде появления подобных форм в истории кризисов пермской биоты (см. ниже).

Рассмотренные черты изменений в организации сообщества при нарушении в нем равновесия (1-3) отражают прямо или косвенно утрату части его прежних ключевых элементов, которые определяли в нем базовую картину трофических или иных взаимозависимостей, поддерживавших устойчивость целого. Восстановление подобных корреляций в новых условиях, и тем самым поддержание жизнеспособности биоты как системы, зависит от быстрого освоения освободившихся функцио-

нальных ролей новыми группами или формами взамен исчезающих элементов сообщества. Новые исполнители этих ролей, благодаря ослаблению прежних регуляторных взаимосвязей в переходном сообществе, могли ускоренно рекрутироваться отбором из самых разных доступных источников — включая как давно маргинализованные реликты доминантов прошлого (см. выше: 2), так и еще только формируемые новые типы организации. Среди последних, в свою очередь, могли оказаться как те, что обрели затем долгую эволюционную судьбу (1), так и быстро исчезнувшие группы (3).

4. Одна из наиболее характерных категорий "совмещения несовместимого" в переходных типах организации относится уже не к составу сообществ, как (1) или (2), но непосредственно к конституции составляющих их таксонов. Имеется в виду сочетание у отдельных форм или групп неожиданно контрастных морфологических черт, отвечающих разным базовым ступеням в эволюции вмещающей группы. Для оценки этого явления важен механизм изменений на видовом уровне, лежащий в основе эволюционного процесса.

Стабильность видовой организации обеспечивается саморегуляцией онтогенетических циклов, в которых индивидуальные различия нивелируются по ходу развития в сторону эквифинального завершения, т.е. взрослой адаптивной нормы. При необратимом нарушении условий регуляции (означающем переход организации в неравновесное состояние) эта норма замещается пространством характерных для вида неустойчивых вариаций, которые составляют на этом этапе единственный субстрат отбора (Шишкин, 2006; Shishkin, 2018). Сохранение и усиление отбором наиболее жизнеспособных вариаций выражают собою начальные попытки нарушенной видовой системы перестроиться в направлении того или иного нового равновесия. На основе этих акцентированных уклонений возникают первые мозаичные проявления новой структурной организации. Каждый из таких шагов меняет норму реакции в данном варианте системы и, следовательно, меняет спектр его потенциальной изменчивости. Это в свою очередь открывает каждый раз новые возможности для различных путей дальнейшего приближения к будущему видовому равновесию.

На уровне организации любого *более высокого* таксономического ранга результаты этих событий (ведущих к трансформации видов) отражают частные эпизоды в становлении ее новой устойчивой модели. Последняя, будучи реализована, отличается от своих менее равновесных предшественников (т.е., от всей радиации частных поисковых экспериментов в сторону ее достижения) намного более длительным историческим существованием, а также большей степенью струк-

турного единообразия и диверсификации на его основе.

Степень проявления этих черт устойчивости сформированной организационной модели дает исследователю главные критерии для оценки ее группового ранга. При этом встречаемые варианты ее неполного осуществления - представленные ранними звеньями ее родословной, а также боковыми ветвями в составе той же радиации – обычно демонстрируют мозаичное смешение черт такой модели с теми или иными признаками более древнего группового архетипа. Обозначение этого феномена в качестве "архаического многообразия" (Мамкаев, 1968) подразумевает, что главным эталоном (мерилом сравнения) для его опознания служит реально достигнутая в эволюции новая модель равновесия. Упомянутое пространство "незавершенных" вариантов последней (где встречаются примеры этого специфического многообразия) может сохранять свои следы как среди современных форм, так и в палеонтологической летописи. В мире пионерных раннетриасовых тетрапод оно, в частности, демонстрируется морфологией черепа у ряда семейств темноспондильных амфибий, где отдельные глубоко архаичные черты могут сохраняться на фоне типично мезозойского облика организации (Шишкин, 2015, 2019а).

С другой стороны, среди ископаемых форм нередки примеры, когда подобные (или иные) гротескные сочетания черт обнаруживаются практически еще на фоне сохранения прежнего (архаичного) типа устойчивой организации. Тем самым, последний в конце своего существования демонстрирует здесь резкий рост вариабельности, что, несомненно, указывает на начало его неравновесных эволюционных изменений. Но при этом может оставаться неизвестным, привел ли этот процесс на самом деле к какой-то новой устойчивой модели организации, или же оборвался где-то близко к началу. При обнаружении рассматриваемого феномена на ископаемом материале он чаще всего характеризуется авторами просто как факт роста изменчивости филума накануне вымирания, т.е. фактически подразумевается вторая из двух названных альтернатив. При этом само понимание, что речь тут идет о закономерном начале поиска живой системой нового эволюционного равновесия (Simpson, 1953; Шишкин, 2015, 2022), встречается не часто.

Понятно, что вопрос о том, к какому общему типу организации мог быть направлен такой начальный поиск, демонстрируемый изменчивостью терминальных таксонов древней (и, с большой вероятностью, слепой) группы, особенно труден для решения и не всегда оправдан. Но иногда он может быть прояснен сравнением этих таксонов с поздними продвинутыми потомками

близкородственных им линий. Ибо в этом случае могут быть найдены характерные параллели между морфотипами этих потомков и отдельными вариациями в спектрах терминальной групповой изменчивости, составляющих предмет нашего анализа.

Наглядным примером такой ситуации является конечный эпизод в истории рода темноспондильных амфибий Dvinosaurus, представленный в терминальной пермской вязниковской фауне. Здесь зафиксирован быстрый переход от прежней консервативной морфологии рода к контрастному разнообразию видовых морфотипов, среди которых известно два. Оба они демонстрируют альтернативные, но по сути параллельные, пути начального приближения к типу организации мезозойских темноспонлилов в целом и. в особенности, – к типу брахиопид, т.е. группы, несомненно, родственной двинозавридам (Шишкин, 2019а). Был ли подобный путь действительно реализован у возможных потомков двинозаврид, остается дискуссионным (Шишкин, 1991, 2022; Warren, Marsicano, 2000, c. 468, 479).

В данном обзоре мы не касаемся наиболее общих (глобальных) проявлений неравновесия, которые могут быть отмечены в мире наземных позвоночных при переходе к мезозою. На уровне пионерных триасовых фаун они выражаются, прежде всего, в ярко выраженном региональном эндемизме родового состава этих сообществ (на фоне значительной общности и ограниченного числа представленных в них семейств), а также в асинхронности местных этапов их преобразования в индско—раннеоленекское время (Шишкин, 2022).

СИМПТОМЫ НАРУШЕНИЯ БАЗОВОГО РАВНОВЕСИЯ В КОНЦЕ ИСТОРИИ ТЕТРАПОДНЫХ СООБШЕСТВ СРЕДНЕЙ ПЕРМИ

Рассмотренные выше проявления неупорядоченности, сопровождающие поиск живой системой нового равновесия взамен нарушенного, являются закономерными следствиями этого поискового процесса. Сохранение их отдельных следов в геологической летописи, очевидно, в среднем тем более вероятно, чем более масштабные и многоплановые события мы рассматриваем. С этой точки зрения заслуживает большого внимания экосистемная перестройка, непосредственно предшествовавшая пермо-триасовому кризису и близко сопоставимая с ним по значению, а именно – глобальный кризис на рубеже средней и поздней перми, затронувший как морскую, так и континентальную среды обитания (Retallack et al., 2006).

В мире наземных позвоночных это событие было связано с завершением эпохи, в которой

среди терапсидных рептилий доминировали преимущественно диноцефалы, известные в средней перми на большинстве материков. С наступлением поздней перми роль ведущих групп перешла к дицинодонтам и териодонтам среди терапсид, и к парейазаврам среди парарептилий. Оба названных типа фаун, как известно, хорошо документированы в Восточной Европе, где, согласно поздней биозональной схеме И.А. Ефремова (1952), они выделялись (наряду с их тафономическими эквивалентами) в виде совокупности последовательных диноцефаловых комплексов и сменяющего их парейазаврового комплекса. При этом по сравнению с их гондванскими аналогами, эти два разновозрастных типа фаун здесь дополнительно различаются за счет отсутствия дицинодонтов и парейазавров в среднепермских сообществах. В современных региональных исследованиях указанные эволюционные этапы обычно обозначаются для Восточной Европы как диноцефаловый и териодонтовый (или парейазаврово-горгонопсовый) (Golubev, 2015; Сенников, Голубев, 2017).

Контраст между двумя обсуждаемыми звеньями восточноевропейской фаунистической последовательности с давнего времени казался трудно совместимым с признанием их непосредственной преемственности, а также с объединением отвечающих им отложений в единый татарский ярус перми (в его традиционном понимании). Эти соображения, а также попытки сопоставления европейский послеловательности с ее южноафриканским аналогом, привели к заключению, что между ее диноцефаловым и парейазавровым интервалами имеет место либо седиментационный перерыв, либо, во всяком случае, пробел в доступной палеонтологической документации. Фауна, отвечающая этому пробелу, должна была тем самым соответствовать гипотетической III зоне поздней биозональной схемы Ефремова, т.е., предшествовать IV (парейазавровой) зоне (Ефремов, 1948, 1952; Вьюшков, 1952; Ефремов, Вьюшков, 1955). Такое заключение позволяло допускать, что в истории смены региональных пермских фаун мог иметь место еще один крупный этап, сопоставимый по значению с уже известными основными этапами.

Реальное положение дел прояснилось лишь за последнее десятилетие, когда была открыта и в существенной мере изучена так называемая сундырская фауна из бассейна Средней Волги (Республика Марий Эл). Было показано, что по составу она собственно и составляет непосредственный переход между поздней диноцефаловой (ишеевской) фауной и главными сообществами териодонтового этапа, объединяемыми в соколковский комплекс (Буланов, Голубев, 2011; Голубев и др., 2015; Golubev, 2015; Сенников, Голубев, 2017; Сучкова, Голубев, 2019а, б).

Переходный (неравновесный) состав сундырского сообщества сам по себе говорит в пользу

кратковременности его существования, которое относят к самому концу средней перми (Сенников, Голубев, 2017). Для оценки длительности этого эпизода в абсолютных цифрах нет прямых данных; но показательны косвенные попытки его корреляции с южноафриканской биозональной последовательностью, где для области перехода от средней к верхней перми (в пределах зон Таріnocephalus — Pristerognathus) известны абсолютные датировки для нескольких стратиграфических уровней. Эти сопоставления подразумевают для сундырского сообщества интервал существования значительно меньший, чем 1 млн лет (Olroyd, Sidor, 2017, puc. 4; Davydov et al., 2020, puc. 2), т.е., приблизительно на порядок уступающий. например, длительности позднепермского (териодонтового) фаунистического этапа (примерно 9 млн лет: cp. Retallack et al., 2006).

По своему месту в процессе перехода от прежней устойчивой организации сообщества к его последующему, сопоставимо длительному равновесию, сундырская фауна сходна с терминальной пермской (вязниковской) — в том смысле, что она демонстрирует достаточно раннюю фазу такого перехода. В ней еще сохраняется основная часть групп высокого ранга, типичных для поздней (ишеевской) стадии диноцефалового этапа, хотя и с определенным изменением их ролей. С другой стороны, ряд групп исчезает, уступая место новым элементам — либо специфичным для сундырского эпизода, либо ставшим доминантами в позднепермское время.

Наиболее очевидные уклонения от прежнего типа упорядоченности, вытекающие из сравнения сундырской фауны с предшествующим ей ишеевским сообществом (и, в основном, касающиеся изменений в составе амфибий), были ранее показаны ее исследователями (Буланов, Голубев, 2011; Голубев, Буланов, 2018). Но для нас важно также показать, что такие уклонения могут одновременно свидетельствовать и о других типичных нарушениях прежнего равновесия (см. выше: 1-4), характерных для переходных биот. Их выявление может, в частности, определяться таксономическим уровнем, на котором мы оцениваем то или иное нарушающее изменение. Кроме того, в этих же категориях иногда возможно оценивать и смену роли отдельных групп — путем сравнения с их местом в сообществах непосредственно до и после рассматриваемого эпизода. Заключения, полученные таким путем, в сумме сводятся к следующему.

Одним из специфических отличий сундырского комплекса от предшествующей ишеевской фауны является, видимо, полное доминирование базальных тероцефалов среди представленных в нем хищников — при отсутствии достоверных остатков других хищных терапсид (таких, как диноцефалы или горгонопии) (Сучкова, Голубев, 2019а, б). В этом отношении короткий сундыр-

ский эпизод выделяется из всей или почти всей региональной истории средне-позднепермских тетраподных фаун. Другая его необычная особенность связана с тем, что указанная смена хищников на вершине пищевой пирамиды, видимо, не повлекла за собой параллельной смены среди их жертв, поскольку, судя, по остаткам, эта роль, как и в ишеевской фауне, сохранялась за растительноядными диноцефалами-тапиноцефалидами. В соответствии со сказанным, остатки базальных тероцефалов в сундырском ориктоценозе показывают высокую численность [оцениваемую в 16% от всех костных остатков и, фактически, видимо, заметно большую, учитывая долю неопределимых терапсидных фрагментов (15%): см. Ульяхин, Сучкова, 2019]. Эта картина составляет контраст с ишеевским фаунистическим этапом, где остатки базальных тероцефалов (Porosteognathus и, по-видимому, Biarmosuchoides: см. Сучкова, Голубев, 2019в) сравнительно редки на фоне преобладания других терапсид, прежде всего диноцефалов. Равным образом, в древнейшем сообществе териодонтового этапа (котельнический комплекс) сменившем сундырский эпизод, примитивные тероцефалы снова становятся редкими — в сравнении с разнообразием уже более продвинутых членов группы (Kammerer, Masyutin, 2018). Все сказанное позволяет рассматривать сообщество базальных тероцефалов сундырской фауны как недолговечный комплекс "таксонов катастрофы". Его своеобразие состоит, в первую очередь, не столько в его таксономической специфике в сравнении с предшествующим и последующим временем (этот аспект мало изучен), сколько в резком и недолгом взрывном росте функциональной роли и численности составлявших его форм. Эти изменения выглядят, как кратковременная попытка группы закрепиться в роли безусловного доминанта на вершине трофической пирамиды. Этот недолгий эпизод сменился более устойчивыми трофическими отношениями внутри наземного сообщества, характерными для позднепермского времени, где среди хищников доминировали уже горгонопии и продвинутые тероцефалы.

Особенно наглядные свидетельства переходного статуса сундырской фауны по отношению к сменившему ее териодонтовому сообществу были установлены в составе ее водных или околоводных групп (Голубев, Буланов, 2018). Здесь, на фоне сохранения отдельных форм, типичных для диноцефалового времени (котлассииды-лепторофины и антракозавроморфы-энозухиды) и утраты ряда сопутствовавших им ранее таксонов (архегозавроидные темноспондилы и парарептилии-лантанозухиды) обнаруживаются элементы, характерные уже для позднепермского фаунистического этапа. Это — темноспондилы семейства Dvinosauridae, типичные котлассииды (Kotlassinae) и антракозавроморфы Chroniosuchidae, по-

казывающие, таким образом, упреждающее появление по отношению к интервалу своего исторического доминирования. Но определяемые ими стандартные черты переходности (неравновесности) сундырского эпизода этим не ограничиваются. Их список немедленно возрастает, как только мы меняем аспект таксономического рассмотрения названных групп, — оценивая либо их место в истории вмещающих таксонов более высокого ранга, либо, наоборот, анализируя родственные отношения внутри самих этих групп.

Первое из таких заключений касается родственных связей монотипичного семейства Dvinosauridae, принадлежащего обширной радиации водных темноспондильных амфибий Trimerorhaсһотогрһа (Шишкин, 2011). В современных исследованиях состав этой радиации обычно ограничивают почти исключительно ее палеозойскими элементами, которые в совокупности рассматриваются как клада "Dvinosauria". Последняя понимается как дихотомия двух субклад — тримерорахоидной и двинозавроидной, причем собственно Dvinosauridae попадают в терминальную часть второй субклады (объединяющей в основном короткоголовые формы типа эобрахиопид и тупилакозаврид) и рассматриваются как сестринская группа тупилакозаврид (Yates, Warren, 2000; Milner et al., 2002; Englehorn et al., 2008; Schoch, 2013, 2018; Cisneros et al., 2015; Schoch, Voigt, 2019). Taким образом, собственно двинозавриды помещаются в этой схеме на максимальном удалении от тримерорахоидов по степени родства. Между тем. этот вывод выглядит несовместимым с фактом наибольшей морфологической близости именно двух последних групп (Romer, 1947; Chase, 1965; Шишкин, 1973, 1991, 2011; Шишкин и др., 2018), что позволяет считать первую из них (т.е., двинозаврид) непосредственным малоизмененным дериватом или реликтом второй. При этом главные тримерорахоидные плезиоморфии, сохраняемые y Dvinosauridae (не редуцированное lacrimale, архаичная форма тела парасфеноида, птериго-сошниковый контакт), утрачены у остальных хорошо изученных членов предполагаемой двинозавроидной субклады. И в то же время, для последних реально не известно ни одной особенности, которая специфически объединяла бы эти формы (или какую-то их часть) именно с Dvinosaurus. При этом перечни синапоморфий, указываемые разными авторами для обоснования двинозавроидной субклады в целом, либо для сестринских отношений Dvinosaurus и Tupilakosauridae внутри нее, включают как прямые ошибки, так и случаи заведомо параллельных приобретений (Шишкин, 2011, 2020а, б). К последним, в частности, относится формирование контакта parietale и postorbitale, который у тупилакозаврид устойчив уже в ранней перми, а у более позднего Dvinosaurus появляется только на видовом уровне (но и то

лишь в качестве преобладающей морфы у одного из видов).

В итоге мы приходим к заключению, что так называемая двинозавроидная субклада (выделяемая в составе "Dvinosauria") представляет собой объединение нескольких самостоятельных линий, возникших на основе исхолного (тримерорахоидного) морфотипа Trimerorhachomorpha и претерпевших ту или иную специализацию на фоне параллельного сохранения ювенильных (укороченных) пропорций черепа (Шишкин, 2020б). Среди этих линий Dvinosauridae выделяются как минимально измененная ветвь, практически сохраняющая исходный для Trimerorhachomorpha морфотип. В силу этого двинозавриды могут с основанием рассматриваться как поздний реликт тримерорахоидов, близких к Trimerorhachis и Neldasaurus.

В таком случае становится особенно важным, что тримерорахоиды в общепринятом смысле достоверно не известны из отложений более поздних, чем ранняя пермь США и ее аналоги в Центральной Европе и Бразилии (Milner, Schoch, 2013; Cisneros et al., 2015; Schoch, 2018; Schoch, Voigt, 2019). Но, даже если допустить, вслед за рядом авторов (Reisz, Laurin, 2001; Benton, 2012) и вопреки альтернативному мнению (Lucas, 2004, 2006; Lucas, Golubev, 2019), возможность начального среднепермского возраста для верхних подразделений континентальной перми Северной Америки (таких, как формации Chickasha и San Angelo, где еще присутствуют остатки тримерорахоидов), то это все равно не меняет суммарной картины истории данной группы, запечатленной в геологической летописи. В любом случае, в ней обнаруживается пробел, охватывающий почти всю среднюю пермь. Иначе говоря, совокупность поздних тримерорахоидов (семейство Dvinosauridae), впервые появившихся в биоте Восточной Европы лишь на исходе гваделупского времени, выступает в ней как "таксон Лазаря".

Сходным примером, когда одно и то же кризисное изменение одновременно указывает на разные аспекты снижения упорядоченности сообщества, является присутствие в сундырской фауне первых хрониозухид¹. Этот факт не только означает "упреждающее" появление новой груп-

¹ Отнесение к семейству Chroniosuchidae более ранних черепных остатков хрониозухий из диноцефаловой фауны Дашанькоу Китая (провинция Ганьсу, формация Сидагоу), описанных как роды Phratochronis и Ingentidens (Li, Cheng, 1999; Li, 2001), представляется слабо обоснованным. Следы преорбитального окна (диагностичного для хрониозухид), реконструированные авторами у Phratochronis, предполагают для этой структуры не вполне правдоподобную топографию. Примечательно, что среди других остатков хрониозухий в материале из Дашанькоу обсуждаемым находкам сопутствуют многочисленные позвонки и щитки быстровианид (описанные позднее как род Yumenerpeton: Jiang et al., 2017), т.е., не-хрониозухидного семейства.

пы, характерной для будущей (позднепермской) биоты, но и позволяет увидеть другие связанные с ним системные нарушения. Одно из них становится очевидным, если учесть, что сундырский узкощитковый хрониозухид (род Suchonica), несомненно, принадлежит иной эволюционной ветви семейства, нежели та, что доминировала в поздней перми (Буланов, Голубев, 2011; Шишкин и др., 2014). Спонтанное появление формы этого типа в сундырской фауне (в качестве одного из руководящих таксонов) и вслед за этим ее немедленное исчезновение перед началом соколковского времени характеризуют ее как типичный "таксон катастрофы". Повторное краткое появление предполагаемого представителя этой же филетической ветви в ходе позднепермского вязниковского кризиса (род Uralerpeton) представляет, как уже сказано выше, явление того же порядка.

Еще один симптом нарастания организационной неупорядоченности, связанный с появлением в сундырской фауне узкощиткового хрониозухида, относится к его морфологии. Сравнение Suchonica с "нормальными" (широкощитковыми) хрониозухидами, обычными в сообществах поздней перми, показывает, что этот род обладал далеко не всеми типичными чертами своего семейства. При этом в строении отдельных его спинных щитков (экз. ПИН, № 5388/10) мы могли отметить ряд черт, свойственных другому семейству хрониозухий - быстровианидам (отсутствие или рудиментарность боковых отделов щитков, раздвинутость и расширенность передних сочленовных отростков; ср. Шишкин и др., 2014, с. 66, 69, рис. 2). Последняя черта служит подтверждением гипотезы о гомологии упомянутых отростков у двух названных семейств хрониозухий и о развитии свойственных им типов щитков из общего предкового морфотипа (Novikov. Shishkin, 2000; Шишкин и др., 2014). В свете обсуждаемой нами проблемы следов неупорядоченности здесь важно подчеркнуть, что такое смешение у хрониозухида Suchonica признаков обеих ветвей отряда Chroniosuchia является типичным проявлением "архаического многообразия".

Говоря о проявлениях неравновесности (неупорядоченности) в морфологии сундырского хрониозухида, отметим также необычайно высокую изменчивость морфологии его щитков (Буланов, Голубев, 2011; Шишкин и др., 2014), свидетельствующую об исторически недавнем (и, вероятно, незавершенном) формировании организации этого рода. Это, в свою очередь, еще раз указывает на его близость к истокам становления хрониозухид.

Отдельный важный аспект в оценке морфотипа туловищных щитков Suchonica касается его значимости для понимания путей дифференциа-

ции Chroniosuchia на два составляющих их семейства. Хотя этот вопрос лежит за пределами предмета нашего обсуждения, важно подчеркнуть следующее. Упомянутые выше общие черты щитков быстровианид и хрониозухида Suchonica (даже если у последнего они имеют статус вариаций) уже в силу самого этого факта являются с высокой вероятностью плезиомофными для хрониозухий в целом — в добавление к такой бесспорной плезиоморфии быстровианид, как строение вентрального отростка щитка (не участвующего у них в межщитковом сочленении). Все это, вместе с фактом наибольшей древности Suchonica среди известных нам хрониозухид (см. примеч. 1) и еще более ранним появлением первых быстровианид, заставляет пересмотреть наше первоначальное предположение о возможном формировании быстровианид на основе хрониозухидного типа организации (Novikov, Shishkin, 2000). Представляется наиболее вероятным, что по строению туловищных щитков ближайший общий предок двух семейств хрониозухий был, напротив, близок к быстровианидам, демонстрируя, в частности, как общие особенности Suchonica и быстровианид, так и специфические плезиоморфии последних.

О ВОЗМОЖНЫХ СЛЕДАХ СРЕДНЕПЕРМСКОГО КРИЗИСА В ТЕТРАПОДНЫХ СООБЩЕСТВАХ ВНЕ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

Как уже сказано, эволюционный переход живой организации от прежнего равновесия к новому начинается с нарушения первого из этих состояний, и тем самым — c возрастания организационной неупорядоченности. Этот процесс, задевающий жизнеспособность живой системы, не может быть особенно длительным, и потому сохранение его следов в геологической летописи всегда менее ожидаемо, чем для периодов равновесного существования.

В этом свете следует, очевидно, оценивать скудность данных о ходе среднепермского (поздне-гваделупского) кризиса, представленных в эталонной последовательности тетраподных биозон впадины Карру Южной Африки, где указанный эпизод (отвечающий концу диноцефаловой эпохи) связан с переходом от зоны *Tapinocephalus* к зоне Pristerognathus. Присутствие в осадках, отвечающих начальной части этого перехода (базальные слои пачки Poortije), последних диноцефалов — тапиноцефалид (из рода Criocephalosaurus: Day et al., 2015a, b) – показывает, что завершение диноцефаловой эпохи в Южной Гондване было в каких-то чертах сходно с тем же процессом в Восточной Европе (т.е., с сундырским эпизодом). Но каких-либо иных подробностей, характеризующих специфические терми-

нальные изменения в организации сообщества зоны Tapinocephalus, до сих пор достоверно не выявлено, за исключением факта резкого обеднения его состава в верхнем интервале существования зоны (Day et al., 2015a). Очевидно, этот недостаток данных может быть в большой мере связан с крайне малой ролью остатков амфибий в ориктоценозе зоны Tapinocephalus, как и вообще в перми бассейна Карру. Те группы амфибий, что особенно ясно показывают направление перестройки сообщества в сундырской биоте (см. выше), либо вообще отсутствовали в гондванских фаунах (сеймуриаморфы, хрониозухии), либо, в случае темноспондилов, были в основном представлены в средней-верхней перми одной и той же слабо дифференцированной и морфологически консервативной группой (Rhinesuchidae). Дополнительная трудность для анализа организационных изменений на переходе от зоны Tapinocephalus к позднепермской зоне Pristerognathus связана с тем, что для последней не известно собственных руководящих таксонов, отсутствующих в диноцефаловой фауне. Поэтому специфика названной зоны определяется по сути лишь ее положением между последними по возрасту находками диноцефалов и первым появлением дицинодонта Tropidostoma (в одноименной зоне) (Day et al., 2015b). Очевидно, лишь будущие находки смогут более содержательно прояснить ход преобразований местного тетраподного сообщества на переходе от этапа зоны Tapinocephalus к следующей ступени его устойчивой организации.

Вместе с тем, по крайней мере, одна ассоциация костных остатков, встреченная вне Восточной Европы, может быть предположительно истолкована в качестве возможного следа перестройки тетраподного сообщества на рубеже средней и поздней перми. Речь идет о находках из бассейна Людэв (Lodève) в Южной Франции, где местная толща континентальных пермских отложений венчается пачкой Ляльюд (La Lieude) с единичными находками костей позвоночных. Последняя сначала датировалась как позднепермская (Lucas et al., 2004; Schneider et al., 2006; Roscher, Schneider, 2006; Hmich et al., 2006; Werneburg et al., 2007), но затем была помещена в среднюю пермь (Schneider et al., 2019) после установления (по абсолютным датировкам) раннепермского возраста для нижнего отдела подстилающей формации Салягу (Salagou) (Michel et al., 2015). Поскольку само по себе это строго не определяет возраста пачки Ляльюд, то предлагаемые для нее датировки в рамках средней перми основаны, главным образом, на косвенных доводах, включая интерпретацию палеомагнитных данных и оценку скоростей осадконакопления. Чаще всего эту толщу помещают в суммарном интервале уордского – кептенского ярусов (Marchetti et al., 2019, рис. 10; Citton et al., 2019, рис. 10). В ее скуд-

ной палеонтологической характеристике одним из главных элементов является комплекс тетраподных следов, среди которых один из руководящих ихнотаксонов (Brontopus) приписывается диноцефалам (Schneider et al., 2019; Marchetti et al., 2019). Костные остатки известны здесь лишь по двум находкам, включающим фрагмент позвоночного столба тримерорахоморфной диплоспондильной амфибии - тупилакозаврида и скелет крупного пеликозавра-казеида (Werneburg et al., 2007). Такая комбинация одновозрастных в данном случае таксонов представляет собой достаточно характерный пример "совмещения несовместимого", т.е. феномена, обычного для переходных неравновесных биот. В самом деле, типичные (диплоспондильные) тупилакозавриды в норме известны лишь из базального триаса, где они широко распространены; тогда как более ранние североамериканские члены этого семейства — плохо известные раннепермская Slaugenhopia и, несомненно, одновозрастный (несмотря на отсутствие данных о происхождении находки) Kourerpeton — еще сохраняют рахитомные позвонки (Olson, Lammers, 1976; Milner, Sequeira, 2004; ср. Шишкин 1973, 2011). С другой стороны, рептилии-казеиды типичны для ранней перми, хотя ряд их представителей встречен также в отложениях казанско-раннетатарского возраста (средняя пермь); кроме того, несколько их пермских таксонов не имеют точной датировки (Reisz et al., 2011). Если сосуществование двух указанных форм тетрапод из бассейна Людэв действительно говорит об их принадлежности к неустойчивому сообществу, находящемуся в процессе перестройки, то наиболее примечательным здесь кажется "упреждающее" по времени появление прогрессивного тупилакозаврида. Действительно ли обсуждаемый эволюционный эпизод относится именно к концу гваделупского времени (позднему кептену), решить сейчас затруднительно.

Работа подготовлена при поддержке гранта РФФИ № 20-05-00092.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Вьюшков Б.П. Об относительном возрасте Ишеевской и Северодвинской фаун наземных позвоночных перми СССР // Докл. АН СССР. 1952. Т. 83. № 6. С. 897—900.

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

Голубев В.К., Куркин А.А., Сенников А.Г. О возрасте сундырского фаунистического комплекса пермских тетрапод Восточно-Европейской платформы // Уч. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2015. Т. 157. Кн. 1. С. 49—58.

Ефремов И.А. Гондванские фации северных материков // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1948. № 1. С. 57-68.

Ефремов И.А. О стратиграфии пермских красноцветов СССР по наземным позвоночным // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1952. № 6. С. 49—75.

Ефремов И.А., Вьюшков Б.П. Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1955. Т. 46. С. 1-185.

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

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

Сучкова Ю.А., Голубев В.К. Новый примитивный тероцефал (Therocephalia, Theromorpha) из средней перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2019а. № 3. С. 88–96

Сучкова Ю.А., Голубев В.К. Новый пермский тероцефал (Therocephalia, Theromorpha) из Сундырского комплекса Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2019б. № 4. С. 87—92.

Сучкова Ю.А., Голубев В.К. Примитивные тероцефалы средней перми Восточной Европы Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы // Матер. LXV сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб., 2019в. С. 272—274.

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

Шишкин М.А. Лабиринтодонт из юры Монголии // Палеонтол. журн. 1991. № 1. С. 81-90.

Шишкин М.А. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. 2006. Т. 37. № 3. С. 179—198. Шишкин М.А. Амфибии-тупилакозавриды (Temnospondyli) в пионерных тетраподных сообществах раннего триаса // Позвоночные палеозоя и мезозоя Евразии: эволюция, смена сообществ, тафономия и палеобиогеография. Матер. конф. к 80-летию со дня рожд. В.Г. Очева. М.: ПИН РАН, 2011. С. 53—56.

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

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

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

Шишкин М.А. Поиск организационного равновесия как движущий фактор эволюции и его отражение в

филогении // Тр. Палеонтол. об-ва. 2019a. Т. 2. С. 164—175

Шишкин М.А. Неупорядоченность начального восстановления тетраподных сообществ после пермского кризиса // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Матер. 65 сесс. Палеонтол. об-ва. СПб.: ВСЕГЕИ, 2019б. С. 290—292.

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

Шишкин М.А. Морфологическая дифференциация ранних тримерорахоморф (Amphibia, Temnospondyli) // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Сб. научн. трудов Всеросс. научн. конф. памяти проф. В. Г. Очева / Ред. Новиков И.В., Иванов А.В. М.—Самара—Тольятти: ПИН РАН; Ин-т географии РАН; Самар. ГТУ, 2020б. С. 13—18.

Шишкин М.А. О следах неравновесных состояний в эволюции сообществ наземных позвоночных на рубеже палеозоя и мезозоя // Палеонтол. журн. 2022. № 1. С. 3-19.

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

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

Ульяхин А.В., Сучкова Ю.А. Тафономия и генезис костеносных отложений позднепермского местонахождения Сундырь-1, Марий-Эл // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Матер. LXV сессии Палеонтол. об-ва. СПб., 2019. С. 281–283.

Benton M.J. No gap in the middle Permian record of terrestrial vertebrates // Geology. 2012. V. 49. P. 339–342.

Chase J.N. Neldasaurus wrightae, a new rhachitomous labyrinthodont from the Texas Lower Permian // Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Univ. 1965 V. 133. P. 153–225.

Cisneros J.C., Marsicano C., Angielczyk K.D. et al. New Permian fauna from tropical Gondwana // Nat. Commun. 2015. V. 6. P. 8676.

https://doi.org/10.1038/ncomms9676

Citton P., Ronchi A., Maganuco S. et al. First tetrapod footprints from the Permian of Sardinia and their palaeontological and stratigraphical significance // Geol. J. 2019. V. 5. P. 2084–2098.

Davydov V.I., Arefiev M.P., Golubev V.K. et al. Radioisotopic and biostratigraphic constraints on the classical Middle—Upper Permian succession and tetrapod fauna of the Moscow syneclise, Russia // Geology. 2020. V. 48. P. 742—747.

Day M.O., Ramezani J., Bowring S.A. et al. When and how did the terrestrial mid-Permian mass extinction occur? Evidence from the tetrapod record of the Karoo Basin, South Africa // Proc. R. Soc. B. 2015a. V. 282: 20150834. https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0834

Day M.O., Guven S., Abdala F., et al. Youngest dinocephalian fossils extend the Tapinocephalus Zone, Karoo

- Basin, South Africa // S. Afr. J. Sci. 2015b. V. 111: 1–5. https://doi.org/10.17159/sajs.2015/20140309
- Englehorn J., Small B.J., Huttenlocker A. A redescription of Acroplous vorax (Temnospondyli: Dvinosauria) based on new specimens from the Early Permian of Nebraska and Kansas, U.S.A. // J. Vertebr. Paleontol. 2008. V. 28. P. 291–305.
- *Golubev V.K.* Dinocephalian Stage in the history of the Permian tetrapod fauna of Eastern Europe // Paleontol. J. 2015. V. 49. P. 1346–1352.
- Hmich D., Schneider J.W., Saber H. et al. New continental Carboniferous and Permian faunas of Morocco: implications for biostratigraphy, palaeobiogeography and palaeoclimate // Geol. Soc. Lond. Spec. Publ. 2006. V. 265. P. 297–324.
- *Jiang S., Ji S.A., Mo J.* First record of bystrowianid chroniosuchians (Amphibia: Anthracosauromorpha) from the Middle Permian of China // Acta Geol. Sin. 2017. V. 91. P. 1523–1529.
- Kammerer C.F., Masyutin V. A new therocephalian (Gorynychus masyutinae gen. et sp. nov.) from the Permian Kotelnich locality, Kirov Region, Russia // PeerJ. 2018. V. 6:e4933.
- https://doi.org/10.7717/peerj.4933
- *Li J.* The most primitive lower tetrapod fauna in China // Sci. in China. Ser. D. 2001. V. 44. P. 47–51.
- Li J., Cheng Z. New anthracosaur and temnospondyl amphibians from Gansu, China the fifth report on Late Permian Dashankou lower tetrapod fauna // Vertebr. PalAsiat. 1999. V. 37. P. 234–247.
- *Lucas S.G.* A global hiatus in the Middle Permian tetrapod fossil record // Stratigraphy. 2004. V. 1. P. 47–64.
- *Lucas S.G.* Global Permian tetrapod biostratigraphy and biochronology // Geol. Soc. London. Spec. Publ. 2006. № 265. P. 65–93.
- Lucas S.G., Golubev V.K. Age and duration of Olson's Gap, a global hiatus in the Permian tetrapod fossil record // Permophiles. 2019. № 67. P. 20–23.
- *Lucas S.G., Lerner A.J., Hunt P.* Permian tetrapod footprints from the Lucero uplift, Central New Mexico, and Permian footprint biostratigraphy // New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. Bull. 2004. № 25. P. 291–300.
- *Marchetti L., Voigt S., Lucas S.G.* An anatomy-consistent study of the Lopingian eolian tracks of Germany and Scotland reveals the first evidence of the end-Guadalupian mass extinction at low paleolatitudes of Pangea // Gondw. Res. 2019. V. 73. P. 32–53.
- Michel L.A., Tabor N.J., Montanez I.P. et al. Chronostratigraphy and paleoclimatology of the Lodève Basin, France: evidence for a pan-tropical aridification event across the Carboniferous—Permian boundary // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2015. V. 430. P. 118–131.
- Milner A.R., Schoch R.R. Trimerorhachis (Amphibia: Temnospondyli) from the Lower Permian of Texas and New Mexico: cranial osteology, taxonomy and biostratigraphy // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2013. Bd 270. P. 91–128.
- *Milner A.R., Sequeira S.E.K.* Slaugenhopia texensis (Amphibia: Temnospondyli) from the Permian of Texas is a primitive tupilakosaurid // J. Vertebr. Paleontol. 2004. V. 24. № 2. P. 320–325.

- *Milner A.R., Sequeira S.E.K., Schoch R.* Dvinosaurian temnospondyls in the Permian // J. Vertebr. Paleontol. 2002. V. 22, P. 88A.
- *Modesto S.P.* The disaster taxon Lystrosaurus: A paleontological myth // Front. Earth Sci. 2020. V. 8. P. 1–7. https://doi.org/10.3389/feart.2020.610463
- *Novikov I.V., Shishkin M.A.* Triassic Chroniosuchia (Amphibia, Anthracosauromorpha) and evolution of dermal thoracic scutes in the Bystrowianidae // Paleontol. J. 2000. V. 34. Suppl. 2. P. 165–178.
- *Olroyd S., Sidor Ch.* A review of the Guadalupian (middle Permian) global tetrapod fossil record // Earth-Sci. Rev. 2017. V. 171. P. 583–597.
- *Olson E.C., Lammers G.E.* A new brachyopoid amphibian // Essays in palaeontology in honour of Loris Shano Russell / Ed. Churcher C.S. Toronto: Univ. Toronto Press, 1976. P. 45–57.
- *Reisz R., Laurin M.* The reptile Macroleter, first vertebrate evidence for correlation of upper Permian continental strata of North America and Russia // Bull. Geol. Soc. Amer. 2001. V. 113. P. 1229–1233.
- Reisz R.R., Maddin H.C., Fröbisch J., Falconnet J. A new large caseid (Synapsida, Caseasauria) from the Permian of Rodez (France), including a reappraisal of "Casea" rutena Sigogneau-Russell & Russell, 1974 // Geodiversitas. 2011. V. 33. P. 227–246.
- Retallack G.J., Metzger Ch.A., Greaver Tara et al. Middle-Late Permian mass extinction on land // GSA Bull. 2006. V. 118. № 11/12. P. 1398–1411.
- Romer A.S. Review of the Labyrinthodontia // Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 1947. V. 99. P. 1–368.
- Roscher M., Schneider J.W. Permo-Carboniferous climate: Early Pennsylvanian to Late Permian climate development of central Europe in a regional and global context // Geol. Soc. Lond. Spec. Publ. 2006. V. 265. P. 95–136.
- Schneider J.W., Körner F., Roscher M., Kroner U. Permian climate development in the northern peri-Tethys area the Lodève basin, French Massif Central, compared in a European and global context // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2006. V. 240. P. 161—183.
- Schneider J.W., Lucas S.G., Scholze F. et al. Late Paleozoicearly Mesozoic continental biostratigraphy Links to the Standard Global Chronostratigraphic Scale. // Paleoworld. 2019. V. 531. P. 1–53.
- *Schoch R.R.* The evolution of major temnospondyl clades: an inclusive phylogenetic analysis // J. Syst. Palaeontol. 2013. V. 11. P. 673–705.
- Schoch R.R. Osteology of the temnospondyl Neldasaurus and the evolution of basal dvinosaurians // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2018. Bd 278. P. 1–16.
- Schoch R., Voigt S. A dvinosaurian temnospondyl from the Carboniferous-Permian boundary of Germany sheds light on dvinosaurian phylogeny and distribution // J. Vertebr. Paleontol. 2019. V. 39: e1577874.
- https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1577874
- *Shishkin M.A.* Evolution as a search for organizational equilibrium // BioSystems. 2018. V. 173. P. 174–180.
- Simpson G.G. The major features of evolution. N.-Y.: Columbia Univ. Press, 1953. 434 p.

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

Werneburg R., Steyer J.S., Sommer G. et al. The earliest tupilakosaurid amphibian with diplospondylous vertebrae

from the Late Permian of southern France // J. Vertebr. Paleontol. 2007. V. 27. № 1. P. 26–30.

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

Disturbance of Organizational Equilibrium during the Change of Ancient Tetrapod Communities: Its Manifestations at the Middle-Late Permian Transition

M. A. Shishkin

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

The evolutionary transition of a living organization to a new stable state begins with the disturbance of its previous equilibrium and, thus, with an increase in organizational disorderliness. The study of the traces of such disturbances was conducted based on the change of terrestrial vertebrate communities during the transition to the Mesozoic. It has been shown that the most common among such traces are the following: (a) "precocious" emergence of future dominants; (b) "Lazarus"-effect, i.e. return to the fossil record of previously disappeared forms; (c) the emergence of "disaster taxa"; and (d) the effect of "archaic diversity". An analysis of the early phase of this transition (Middle Permian crisis), recorded in the Sundyr tetrapod fauna of Eastern Europe, shows that the same change in the composition of a community may be a symptom of several typical violations of its organization. Thus, the precocious appearance of amphibian groups characteristic of the Late Permian—dvinosaurids and chroniosuchids—implies, along with this, the "Lazarus"-effect in the first case and the emergence of a "disaster taxon", along with the effect of archaic diversity—in the second. The possibility of revealing similar symptoms of the equilibrium disturbance in some other Middle Permian faunas is considered.

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

УЛК 564.551

О ГИГАНТИЗМЕ У РАННЕКАМЕННОУГОЛЬНЫХ БРАХИОПОД ОТРЯДА CHONETIDA

© 2022 г. Г. А. Афанасьева*

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

*e-mail: g.afanasjeva@mail.ru

Поступила в редакцию 22.11.2021 г. После доработки 01.12.2021 г. Принята к публикации 01.12.2021 г.

Для второй половины турнейского века и для визейского века раннего карбона характерно появление гигантских форм брахиопод, в том числе среди представителей отряда Chonetida. Опираясь на опыт наблюдений гигантизма у ныне живущих организмов, происхождение этого явления можно связать с максимумом крупной раннекаменноугольной трансгрессии, вызвавшей углубление морских бассейнов и понижение температуры придонных слоев воды.

Ключевые слова: брахиоподы, Chonetida, гигантизм, ранний карбон, углубление морских бассейнов, понижение температуры придонных вод

DOI: 10.31857/S0031031X22030023

Явление гигантизма распространено среди раннекаменноугольных брахиопод отряда Chonetida. Наиболее отчетливо оно выражено у родов Daviesiella Waagen, 1884, Megachonetes Sokolskaja, 1950 и Delepinea Muir-Wood, 1962, у которых размер раковины в несколько раз превышает средний размер представителей отряда. Так, ширина раковины у рода Daviesiella из визейского яруса Западной Европы достигает 90 мм, у рода Megachonetes из верхней части турнейского яруса и визейского яруса Русской платформы, Урала, Азии, Западной Европы, Австралии — 60 мм, а у рода Delepinea, распространенного в верхней части турнейского яруса и в визейском ярусе России, Западной Европы, Азии, Северной Африки и Австралии – 120 мм, при ее среднем значении у хонетид 10-20 мм (табл. I, см. вклейку).

Одновременно существовали гиганты и в других отрядах артикулят, например, в отряде Productida: род Gigantoproductus Prentice, 1950 и род Titanaria Muir-Wood et Cooper, 1960 из визейского и серпуховского ярусов; в отряде Spiriferida: род Davidsonina Schuchert et LeVene, 1929 из визейского яруса, некоторые виды рода Spirifer Sowerby, 1816 и род Asyrinxia Campbell, 1957 из верхней части турнейского яруса и др. Появление гигантских форм среди брахиопод происходило только в определенном хронологическом диапазоне: вторая половина турнейского века—визейский век, и имело, по-видимому, общую причину.

Появление гигантских форм среди морских беспозвоночных современных морей многие биологи связывают с их существованием в низкотемпературных глубоководных или высокоширотных условиях, в соответствии с экогеографическим "Правилом Бергмана" (ПБ). Первоначально ПБ было сформулировано в отношении наземных теплокровных позвоночных животных (Bergmann, 1847). Затем, в связи с многочисленными наблюдениями бергмановских клин у самых разных групп теплокровных и холоднокровных. позвоночных и беспозвоночных групп млекопитающих, птиц, пресмыкающихся, земноводных, рыб, членистоногих, моллюсков и др. ПБ было распространено и на них (Винарский, 2013). В том числе возможность существования такого рода клин была отмечена и у ныне живущих брахиопод. И хотя четкие тенденции в соотношении размера с географической широтой и глубиной местообитания у них пока не выявлены, известно, что наиболее крупные современные брахиоподы обитают между 30° и 60° широты в обоих полушариях, а наибольший из них по размеру раковины род Magellania Bayle, 1880 из отряда Terebratulida, достигающий в длину до 90 мм, распространен в холодных водах в южных широтах у берегов Южной Америки. Вообще, у теребратулид в Южном полушарии отмечено увеличение длины раковины по направлению к полюсу (Peck, Harper, 2010).

В то же время, наблюдения показали, что ПБ не является всеобщим, и степень распространенности бергмановских клин остается неясной. Его валидность подвергалась сомнению рядом исследователей. В настоящее время признается, что ПБ носит статистический характер, и предлагается считать его валидным экологическим эмпирическим обобщением (James, 1968; Пантелеев, 1994; Меігі, Dayan, 2003; Меігі, 2011; Винарский, 2013 и др.).

Нет также единого мнения относительно таксономического уровня, на котором следует рассматривать действие ПБ. На практике он принимается в широком таксономическом диапазоне, от внутривидового до уровня целых сообществ, в разной степени филогенетически близких (Meiri, Dayan, 2003; Meiri, 2011).

Относительно характера проявления ПБ существуют две основные гипотезы – неадаптивная и адаптивная. Неадаптивная предполагает непосредственное прямое модифицирующее воздействие понижения температуры на организм. Адаптивная, принимаемая большинством исследователей, устанавливает зависимость размера от взаимодействия нескольких адаптивных факторов, которые находятся под контролем естественного отбора, обуславливающего достижение оптимального размера тела в данных условиях. Признание адаптивных причин изменений аллометрических параметров и влияния размеров на функциональную оценку морфологических структур принято также в экологии и эволюционной морфологии (Gould, 1966 и др.).

Под влиянием понижения температуры глубоких слоев воды непосредственными причинами увеличения роста могут быть задержка половой зрелости, нехватка пищи, снижение давления хищников, повышение уровня растворенного в воде кислорода. В основном же крупный размер у холодноводных форм обусловлен более поздним, чем у тепловодных форм, началом размножения, которое замедляет рост и приводит к увеличению размера тела. Это объясняется тем, что с началом репродукции у холодноводных животных большая часть энергии направляется на размножение, а не на рост – он или сокращается до минимума, или прекращается, что ведет к замедлению или приостановке развития. Начало размножения откладывается, и до перехода к нему животные могут достигать крупных размеров (Angiletta et al., 2004; Винарский, 2013 и др.).

В целом связь между углублением водоемов, соответственно, понижением температуры придонных вод, и увеличением размеров тела их обитателей в той или иной мере наблюдается. Поэтому, несмотря на дискуссионность проблемы, представ-

ляется возможным использовать опыт наблюдений над гигантизмом современных глубоководных морских беспозвоночных для понимания причин этого явления у ископаемых брахиопод.

Со второй половиной турнейского века и с визейским веком связан максимум крупной раннекаменноугольной трансгрессии, вызвавшей углубление морских бассейнов и, соответственно, понижение температуры придонных вод, поэтому в данном случае представляется оправданным объяснение появления гигантских форм с позиций ПБ. Возможно, что возникновение в это время гигантских представителей хонетид и других брахиопод является результатом их существования на больших глубинах в низкотемпературных условиях. Такой образ жизни, по-видимому, допустим для брахиопод в целом, о чем свидетельствует наличие среди современных артикулят обитателей на глубине до 2000 м и более (Zezina, 2008).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Винарский М.В. О применимости Правила Бергмана к эктотермальным организмам: современное состояние проблемы // Журн. общ. биол. 2013. Т. 74. № 5. С. 327—339.

Пантелеев П.А. Правило Бергмана — концептуальный и эмпирический аспекты // Успехи совр. биол. 1994. Т. 114. № 1. С. 42—51.

Сокольская А.Н. Chonetidae Русской платформы. М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 108 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 27).

Angiletta M.J., Todd D., Sears M.J. Temperature, growth rate and body size in ectotherms: fitting pieces of life—history puzzle // Integr. Comp. Biol. 2004. V. 44. P. 486–509.

Bergmann C. Über die Verhältnisse der Wämeokönomie der Thiere zu ichrer Grösse // Abg. Götting. Stud. 1847. Bd 3. № 1. S. 595–708.

Gould S.J. Allometry and size in ontogeny and phylogeny // Biol. Rev. 1966. V. 41. P. 387–640.

James F.C. A more precise definition of Bergmann's Rule // Amer. Zool. 1968. V. 8. P. 815–816.

Meiri Sh. Bergmann's Rule — what's a name // Glob. Ecol. Biogeogr. 2011. V. 20. P. 203—207.

Meiri Sh., Dayan T. On the validity of Bergmann's Rule // J. Biogeogr. 2003. V. 30. P. 331–351.

Muir-Wood H.M. Chonetidina // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H. Brachiopoda. Vol. 1. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1965. P. 412–438.

Peck L.S., *Harper E.M.* Variation in size of living articulated brachiopods with latitude and depth // Mar. Biol. 2010. V. 157. № 10. P. 2205–2213.

Zezina O.N. Biogeography of the Recent brachiopods // Paleontol. J. 2008. V. 42. № 8. P. 830–858.

Объяснение к таблице І

- Фиг. 1. Медаchonetes siblyi (Thomas), раковина с сочлененными створками, вид со стороны спинной створки, ×1.25; Англия; нижний карбон, визейский ярус (из: Muir-Wood, 1965).
- Фиг. 2. Daviesiella llangollensis (Davidson), брюшная створка, $\times 1$: 2a вид снаружи, <math>26 вид сбоку; Уэльс; нижний карбон, визейский ярус (из: Muir-Wood, 1965).
- Фиг. 3, 4. Delepinea comoides (Sowerby): 3 брюшная створка, ×1; Русская платформа; визейский ярус, алексинский горизонт; 4 раковина с сочлененными створками, вид со стороны спинной створки, ×1; Русская платформа; нижний карбон, визейский ярус, тульский горизонт (из: Сокольская, 1950).

On Gigantism in the Early Carboniferous Brachiopods of the Order Chonetida

G. A. Afanasjeva

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

The phenomenon of gigantism among the Lower Carboniferous brachiopods of the order Chonetida by analogy with living organisms is considered as an adaptation for existence in deep cold water.

Keywords: Brachiopods, Chonetida, gigantism, Early Carboniferous, deepening of marine basins, lowering the water temperature

УДК 565.33:551.762(47)

ПОЗДНЕБАЙОССКИЕ И РАННЕБАТСКИЕ ОСТРАКОДЫ РУССКОЙ ПЛИТЫ. ЧАСТЬ II. РОДЫ PROCYTHERURA WHATLEY, PSEUDOHUTSONIA WIENHOLZ, ACROCYTHERE NEALE, NANACYTHERE HERRIG И TRACHYCYTHERE TRIEBEL ET KLINGLER

© 2022 г. Е. М. Тесакова^{а, b, *}

^a Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

^b Геологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

*e-mail: ostracon@rambler.ru

Поступила в редакцию 20.08.2021 г.

После доработки 24.09.2021 г.

Принята к публикации 24.09.2021 г.

Выполнены уточненные и расширенные описания двух родов остракод семейства Cytheruridae: Pseudohutsonia Wienholz, 1967 и Procytherura Whatley, 1970 по материалу из верхнего байоса (аммонитовая зона Michalskii) и нижнего бата (аммонитовая зона Besnosovi) из Сокурского сводного разреза (Саратовская обл.) и скважины Обвал (Пензенская обл.). Для рода Pseudohutsonia проведена ревизия и высказано предположение об эволюции в средней юре двух параллельных филолиний. Описано пять стратиграфически значимых видов остракод. Для Pseudohutsonia clivosa (Khabarova, 1955) выделен неотип; четыре других: Procytherura iyae, Acrocythere sokurensis, Nanacythere octum и Trachycythere peculiaris — описаны как новые. Для четырех таксонов, оставленных в открытой номенклатуре (Nanacythere sp. 1, N. sp. 2, Ljubimovella sp. 1 и Gen. et sp. 8), приведены сведения о материале и распространении по изученным разрезам, что в перспективе позволит использовать их для детализации стратиграфии и корреляции.

Ключевые слова: остракоды, новые виды, средняя юра, байос, бат, Центральная Россия, Поволжье **DOI:** 10.31857/S0031031X22030151

ВВЕДЕНИЕ

Настоящая работа является продолжением систематического изучения остракод из верхнего байоса и нижнего бата Русской плиты по материалам из разрезов Поволжья и центральных районов России, обоснованного в первой части статьи (Тесакова, 2022). В ней описаны представители родов Plumhoffia Brand, 1990 (сем. Cytheruridae) и Aaleniella Plumhoff, 1963 (сем. Eucytheridae), которые могут стать маркерами комплексов с остракодами (c C. (C.) lateres-P. tricostata-A. franzi и с A. volganica), нижняя граница которых проводится по первому появлению индексов в Сокурском разрезе — опорном для терминального байоса нижнего бата Поволжья. Для одного вида плюмхоффий, выделенного Т.Н. Хабаровой (1955), был установлен неотип. Три вида аалениелл описаны как новые.

В этой статье продолжается монографическое описание остракод из сводного Сокурского разреза (Саратовская обл.) и скважины Обвал (Пензенская обл.), расположение которых представлено на рис. 1 в первой части статьи (Тесакова,

2022). Систематическое изучение представителей родов Procytherura Whatley, 1970, Pseudohutsonia Wienholz, 1967, Acrocythere Neale, 1960, Nanacythere Herrig, 1969, Ljubimovella Malz in Brand et Malz, 1961 и Trachycythere Triebel et Klingler, 1959 неслучайно. Их появление или доминирование на разных уровнях разреза имеет как стратиграфическое, так и палеоэкологическое значение. Например, род Pseudohutsonia ассоциируется с регрессивными фациями, или низким стоянием уровня моря (Wienholz, 1967), что позволяет использовать его как маркер соответствующей палеообстановки, и обосновать палеоэкологическую природу слоев или комплексов остракод, в состав которых входят его представители. Небольшое число видов, три из которых встречаются в байосе-келловее Русской плиты, позволило провести ревизию этого рода и предположить развитие двух параллельных филолиний (см. ниже), на базе которых можно выделять филозоны по псевдохатсониям.

Переописание рода Procytherura (расширенное и обновленное), напротив, показало необоснованность отнесения к нему ряда таксонов и не-

обходимость его ревизии с выделением подродов, отвечающих разным филолиниям.

Представители родов Acrocythere, Nanacythere, Ljubimovella и Trachycythere, хорошо известные в юре Западной Европы, впервые зафиксированы в синхронных отложениях Среднерусского моря. Это редкие или единичные экземпляры различной сохранности, по некоторым из которых удалось описать новые виды (см. ниже), а другие таксоны оставлены в открытой номенклатуре.

В роде Nanacythere, кроме N. octum Tesakova, sp. nov. (см. ниже), выделены еще N. sp. 1 по двум створкам хорошей сохранности из Пензенской обл., скв. Обвал, гл. 353.0—353.2 м, из нижнего бата (табл. III, фиг. 3, 4; см. вклейку) и N. sp. 2 по одной целой раковине хорошей сохранности из Саратовской обл., Сокурской скв., гл. 47.0 м, из верхнего байоса, аммонитовая зона Michalskii (табл. III, фиг. 5).

Ljubimovella? sp. 1 (табл. III, фиг. 6). Один экземпляр плохой сохранности из Сокурской скв., из верхнего байоса (Michalskii), отнесен к ролу Ljubimovella по характерной грушевидной форме створки с опущенным книзу низким задним концом, осложненным шипом, и отсутствию скульптуры, но – условно. Единственный экземпляр, заполненный изнутри породой, не позволил изучить замок и мускульные отпечатки и установить родовую принадлежность однозначно. Однако остракоды с такой характерной формой раковины чрезвычайно редки в средней юре Европы, и к настоящему времени описан только один вид любимовелл, сравнение с которым показало видовую самостоятельность экземпляра из Саратовской обл. (что в будущем может дать основания для выделения на его основе филостратона). От единственного вида этого рода L. piriformis Malz in Brand et Malz из нижнего байоса Германии (Brand, Malz, 1961, с. 165, табл. 2, фиг. 15–25; Brand, Fahrion, 1962, с. 134, табл. 20, фиг. 33) и Англии (Bate, 1965, с. 120, табл. 15, фиг. 10-13, табл. 16, фиг. 1, 2; 2009, табл. 2, фиг. 6) и верхнего байоса (зона Niortense) Днепровско-Донецкой впадины (ДДВ) (Пяткова, Пермякова, 1987, с. 133, табл. 52, фиг. 6) экземпляр из Поволжья отличается более короткой раковиной, менее нависающей переднебрюшной частью створки, отсутствием шипика на переднем конце и менее развитым задним шипом.

В изученной коллекции шесть целых раковин удовлетворительной и плохой сохранности из верхнего байоса (Michalskii) Сокурской скв. отнесены к таксону (возможно, сборному), который не удалось определить даже до рода и который обозначен как Gen. et sp. 8 (табл. III, фиг. 8, 9), поскольку именно под таким названием он уже фи-

гурировал в литературе (Шурупова и др., 2016, рис. 6/17).

Новые виды, описанные в первой и второй частях настоящей статьи, как и переописанные таксоны Т.Н. Хабаровой, выбраны индексами остракодовых комплексов с N. octum—A.? ovoidea и с Ps. clivosa.

Для научных учреждений, упомянутых в настоящей статье, приняты следующие аббревиатуры: ВГУ (Воронежский государственный университет), ГИН РАН (Геологический институт РАН, Москва), ИГ РАН (Институт географии РАН, Москва), ИНГГ СО РАН (Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск), МГУ (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова), ПИН РАН (Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва), СНИГУ (Саратовский национальный исследовательский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского), RPF (Геологическая служба Фрайбурга-им-Брайсгау, Германия — Regierungsprasidium Freiburg)).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

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

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

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Систематика надродовых таксонов принята по Практическому руководству ... (1999). При измерении параметров раковин или отдельных створок приняты следующие сокращения: Д — длина, $B\Pi K$ — высота переднего конца, B3K — высота заднего конца, T — толщина, D/B — отношение длины к максимальной высоте (здесь — к $B\Pi K$), juv. — ювенильная особь.

ОТРЯД PODOCOPIDA ПОДОТРЯД CYTHEROCOPINA НАДСЕМЕЙСТВО CYTHEROIDEA BAIRD, 1850

СЕМЕЙСТВО CYTHERURIDAE G.W. MUELLER, 1894 Род Procytherura Whatley, 1970

Procytherura: Whatley, 1970, c. 323; Wakefield, 1994, c. 9; Tesakova, 2003, c. 165; Ballent, Whatley, 2009, c. 205.

Тип рода — Procytherura tenuicostata Whatley, 1970 из верхнего оксфорда (аммонитовая зона

Plicatilis) Шотландии (Whatley, 1970, с. 324, табл. 6, фиг. 1–8).

Диагноз. Раковина маленькая, от субтреугольной до удлиненно-овальной, с конвергирующими к заднему концу спинным и брюшным краями. В переднеспинной части может располагаться короткая мелкая депрессия. Створки почти равные, правая незначительно перекрывает левую по спинному краю. Может присутствовать слабое глазное пятно. Поверхность раковины от почти гладкой до сетчатой или ямчатой, морщинистой или ребристой. Замок лофодонтный, в правой створке представлен гладкими узкими или округлыми зубами и гладким желобком. Порово-канальная зона широкая с узким вестибюлем; радиальные каналы прямые, тонкие, проксимально утолщенные. На поверхности присутствуют редкие некрупные ситовидные поры. Отпечаток аддуктора в виде четырех овальных пятен, выстроенных в субвертикальный ряд, перед которым расположен один большой сердцевидный мандибулярный отпечаток.

Состав рода. Множество видов, требующих ревизии.

Сравнение. Описываемый таксон считается предком космополитного, обитающего в мелководно-морских и солоновато-водных бассейнах мела – современности, рода Cytherura Sars (Reyment et al., 1961, с. 292; Николаева, Андреев, 1999, с. 55). Форма и орнаментация раковин у этих двух родов очень похожа, и у обоих правая створка нависает над левой вдоль спинного края. Отличается от него лофодонтным замком против гемимеродонтного у Cytherura и наличием вестибюля, которого нет v Cytherura. Кроме того, мандибулярный отпечаток у Procytherura единый, крупный сердцевидный, отличается от такового у Cytherura – небольшого овального, перед которым расположены еще два (косой и маленький округлый перед ним). От другого космополитного рода того же семейства Eucytherura G.W. Mueller из юрских – современных отложений (Reyment et al., 1961, с. 293), сходного по размеру раковины и строению замка и часто встречающегося в тех же фациях, отличается удлиненно-овальной и равномерно выпуклой раковиной против округло-прямоугольной с уплощенными боковыми сторонами у сравниваемого рода, отсутствием глазного бугорка, хорошо развитого у Eucytherura, и слабой, в основном продольно-ребристой скульптурой, в отличие от хорошо развитых продольных, поперечных и косых ребер и разнообразных бугров, а также не приподнятыми и не окруженными порами, как у Eucytherura.

Procytherura iyae Tesakova, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1-8 (см. вклейку)

Procytherura? sp. 1: Шурупова и др., 2016, рис. 6/6.

Procytherura sp. 1: Shurupova, Tesakova, 2017, рис. 3.

Название вида — в честь микропалеонтолога Ии Ивановны Молостовской.

Голотип — МГУ Sokur-10, целая раковина; Саратовская обл., скв. Сокурская, гл. 47.6 м; верхний байос, зона Michalskii (табл. II, фиг. 4).

О п и с а н и е. Раковина маленькая, удлиненно субтреугольная, умеренно выпуклая. Правая створка незначительно короче левой, перекрывает ее по спинному краю, в то время как левая правую — на переднеспинном и заднеспинном углах (табл. II. фиг. 8). Максимальная длина на середине высоты створки, максимальная высота в начале переднего конца. Наибольшая толщина расположена в середине раковины; поверхность створок плавно выполаживается к заднему концу и более круто к переднему. Спинной край прямой или очень слабо выпуклый, конвергирует к заднему концу, в передний конец переходит через уступ, с задним концом сопрягается плавно. Брюшной край прямой, вогнут посередине; на правых створках непосредственно под изгибом развита узкая неглубокая ромбовидная выемка, куда входит выступающая часть брюшного края левой створки при смыкании створок. Передний конец высокий, равномерно дугообразно закруглен; на правых створках незначительно скошен сверху; вдоль края узко уплощен. Задний конец низкий, равномерно дугообразно закруглен; на правых створках незначительно скошен; вдоль края узко уплошен. В заднебрюшной части створок имеется полая выпуклость, которая снаружи выглядит как короткое продолговатое нависание над брюшной стороной (табл. II, фиг. 1, 2, 4). Глазное пятно отсутствует. Скульптура створок представлена тонкой сетью полигональных ячеек с низкими гранями, внутренняя поверхность которых испещрена мелкими ямками. На брюшной стороне прослеживаются три-четыре очень тонких продольных ребрышка, сформированных слившимися гранями ячеек (табл. II, фиг. 3, 6, 7). При виде со спинной стороны в задней трети раковины различаются по одному тонкому ребрышку на створке, клиновидно сходящемуся к заднему краю (табл. II, фиг. 8).

Мускульные отпечатки, ситовидные поры и порово-канальная зона как у рода. Замок правой створки представлен двумя гладкими овальными краевыми зубами и гладким желобком; левой — округлыми принимающими ямками и гладким валиком (табл. II, фиг. 5).

Размеры в мм:

	Д	ВПК	взк	T	Д/В
Голотип Sokur-10	0.26	0.13	0.07	_	2.00
экз. Sokur-Ya-237	0.25	0.14	0.08	_	1.79
экз. Sokur-104	0.23	0.11	0.07	_	2.09
экз. Sokur-Ya-267	0.27?	_	-	0.12	_
экз. Sokur-102	0.25	0.12	0.06	_	2.08
экз. Sokur-11	0.27	_	_	0.11	_
экз. Sokur-104	0.22	_	_	0.10	_
экз. Sokur-100	0.22	_	_	0.11	_

И з м е н ч и в о с т ь. Незначительно варьирует длина раковины (в пределах 0.22—0.27 мм) и высота заднего конца, а также размер заднебрюшной выпуклости и выраженность ячеистой скульптуры. Лучше всего ячейки просматриваются на переднем и заднем концах, а центральная часть створки кажется гладкой (табл. II, фиг. 2, 4), хотя ими покрыта вся поверхность (табл. II, фиг. 1). Половой диморфизм не выявлен.

Сравнение. По характерной сетчатой скульптуре с мелкими ямками внутри ячеек новый вид наиболее похож на P. didictyon Whatley, Ballent et Armitage из верхнего келловея и оксфорда Англии (Whatley et al., 2001, с. 146, табл. 3, фиг. 3— 8, 10) и нижнего келловея Белоруссии (Махнач, Тесакова, 2015, табл. 1, фиг. 6–9, 13), от которого отличается меньшими размерами, субтреугольной раковиной против удлиненно-овальной у сравниваемого вида, отсутствием в переднеспинной части мелкой депрессии, а также наличием заднебрюшной выпуклости и гораздо более слабой скульптурой. От другого сетчатого таксона с заднебрюшной выпуклостью P. didictyon rossica Tesakova из нижнего келловея Саратовской обл. (Тесакова, Сельцер, 2013, с. 61, рис. 6, фиг. 7–11) отличается субтреугольной, а не продолговатой раковиной, наибольшей выпуклостью в средней, а не в заднебрюшной части створки, и гораздо более слабой скульптурой. От сходного по субтреугольной раковине с сетчатой скульптурой P. ovaliformis Brand из верхнего бата (зоны Hodsoni и Discus) Северо-Западной Германии (Brand, 1990, с. 164, табл. 4, фиг. 18-24) отличается более низким задним концом, наибольшей выпуклостью в середине створки (т.е. не параллельными боковыми сторонами), наличием заднебрюшного бугорка, отсутствием переднеспинной депрессии и слабо развитой скульптурой.

Замечания. Ячеистая скульптура различается только под сканирующим микроскопом (под световым раковины кажутся гладкими). Кроме того, она может быть скрыта (частично или полностью) наросшим микритом.

Распространение. Верхний байос—нижний бат (аммонитовые зоны Michalskii и Besnosovi) Саратовского Поволжья.

Материал. 156 целых раковин и отдельных створок хорошей и удовлетворительной сохранности из верхнего байоса, зона Michalskii, и две целых раковины из нижнего бата, зона Besnosovi разреза Сокурской скважины.

ПОДСЕМЕЙСТВО PARATAXODONTINAE MANDELSTAM, 1960

Род Pseudohutsonia Wienholz, 1967

Pseudohutsonia: Wienholz, 1967, с. 35; Тесакова и др., 2009, с. 266.

Тип рода — Pseudohutsonia tuberosa Wienholz, 1967 из среднего келловея Северо-Западной Германии (Wienholz, 1967).

Диагноз. Раковина маленькая, умеренно выпуклая, неравностворчатая (левая створка больше правой), с наибольшей толщиной в заднебрюшной части. Передний конец выше заднего и широко закруглен; задний конец низкий, заострен на середине высоты и образует каудальный отросток. Толстое, пологое и полое ребро располагается на створке паралелльно переднему и брюшному краям; оно наиболее выпуклое в средней части брюшного края и расширяется по направлению к заднему концу. На поверхности створок развиты бугры, полые внутри. Самый крупный бугор расположен выше серелины высоты, за серединой длины. Второй, меньший, находится в передней части створки (в различной позиции, что характерно для рода). Могут присутствовать дватри маленьких бугорка или короткие валикообразные структуры (вульсты), также полые, которые располагаются между или ниже двух обязательных крупных бугров. Вся поверхность покрыта сетью ячеек с тонкими гранями.

Глазной бугорок отсутствует. Отпечаток аддуктора в виде прямого вертикального ряда из четырех продолговатых рубцов. Замок антимеродонтный: на правой створке состоит из насеченных краевых зубов и кренулированного срединного желобка. Половой диморфизм хорошо развит и выражен в большей длине раковин самцов (на 1/6 длиннее, чем у самок).

Состав рода. Р. clivosa (Кhabarova, 1955) из верхнего байоса Волгоградской (Хабарова, 1955) и Саратовской (Шурупова и др., 2016; Shurupova, Tesakova, 2017) областей; Р. subtilis (Oertli, 1959) из верхнего байоса Саратовской обл. (Шурупова и др., 2016) и бата Франции и Англии (Oertli, 1959; Ваte, 1969; Dépêche, 1984); Р. wienholzae Tesakova, 2009 из нижнего келловея Курской обл. (Тесакова и др., 2009); Р. tuberosa Wienholz, 1967 из среднего келловея Северной Германии (Wienholz, 1967) и Нидерландов (Herngreen et al., 1983); Р. prosopon Whatley, Ballent et Armitage, 2001 из нижнего келловея Южной Германии (зона Коепіді) (рабочие

коллекции Е.М. Тесаковой и М. Франца (Dr. M. Franz, RPF), верхнего келловея Англии (Whatley et al., 2001) и Нидерландов (Herngreen et al., 1983; Witte, Lissenberg, 1994), а также нижнего оксфорда Шотландии (Whatley, 1970) и Франции (Віzon, 1958); Р. minuta из среднего—верхнего келловея южного Туниса (Mette, 1995).

Non Pseudohutsonia hebridica Whatley, 1970 из нижнего оксфорда Шотландии (Whatley, 1970, с. 349, табл. 15, фиг. 5—10, 12—14, 16, 18), который является младшим синонимом Balowella attendens (Lyubimova, 1955) из среднего келловея—нижнего оксфорда Поволжья и Центральной России (Любимова, 1955; Tesakova, 2003, 2008; Tesakova, Schurupova, 2018).

Сравнение. От наиболее сходного по размеру, форме раковины, строению замка и скулытуре с полыми буграми Balowella Wienholz, 1967 из келловея—нижнего оксфорда Европы (Wienholz, 1967, с. 37; Николаева, Андреев, 1999, с. 56; Tesakova, 2003, с. 167) отличается не рассеченными надвое мелкими зубцами краевых зубов замка, наличием двух крупных полых бугров, отсутствием мускульного бугорка и отсутствием субвертикальных валиковидных ребер. Эти отличия не позволяют считать оба рода синонимами, как предполагалось ранее (Николаева, Андреев, 1999, с. 56).

От солоноватоводных родов Loonevella Peck, 1951 из нижнего мела Северной Америки (Howe et al., 1961, c. 329) и Hutsonia Swain, 1946 из юры Северной Америки (Howe et al., 1961, с. 328), сходных по размерам, форме и бугристой скульптуре раковин, отличается кренулированным желобком замка, против гладкого у сравниваемых родов, существенно более высоким задним концом и палеоэкологией. От Otocythere Triebel et Klingler, 1959 из нижней-средней юры Европы (Triebel, Klingler, 1959, c. 349; Reyment et al., 1961, с. 297), похожего по форме раковины и немного по скульптуре, отличается короткими терминальными зубами и длинным средним отделом замка. От наиболее похожего по форме раковины и замку Pseudobythocythere Mertens, 1956 из мела Германии (Sylvester-Bradley, Kesling, 1961, с. 268; Николаева, Андреев, 1999, с. 57) отличается отсутствием хорошо развитой вертикальной депрессии и соответствующей ей на внутренней поверхности створки выпуклости.

Замечания. 1. К виду Р. subtilis можно отнести один ювенильный экземпляр удовлетворительной сохранности из верхнего байоса Сокурской скв., ранее определенный как Pseudohutsonia sp. 1 (Шурупова и др., 2016, рис. 6/12).

Наличие у P. subtilis трех крупных бугров, где самый большой расположен в заднеспинной части створки, а другие (более мелкие) в передней половине створки несколько выше середины вы-

соты и в задней половине между заднеспинным бугром и брюшным ребром, угловатое сопряжение переднего и брюшного краевых ребер, вплоть до их разобщения (а не плавное, как у всех других видов этого рода), неравномерная толщина этих ребер и слабо развитая сетчатая микроскульптура — так сильно отличает этот вид от всех других, что позволяет предположить вторую филолинию внутри рода, эволюционировавшую параллельно. Другие члены этой филолинии пока неизвестны.

2. Суммируя сведения из литературных источников, собственные наблюдения автора и устное сообщение М. Франца, можно утверждать, что находки псевдохатсоний встречаются в Западной Европе только начиная с келловея. Если принять такое распределение рода во времени и пространстве действительным, то можно предположить их первое появление в летописи в позднем байосе Поволжья. Однако, исходя из палеогеографических соображений, более вероятно их возникновение в Крымско-Кавказской области или Средней Азии, где они и разошлись на две ветви (P. subtilis и всех остальных). В конце байоса или начале бата псевдохатсонии мигрировали через Среднерусское море в Западную Европу, где линия P. subtilis затухла, а другие развивались на протяжении келловея и в начале оксфорда. Незначительные морфологические различия между видами Р. wienholzae, Р. prosopon и Р. tuberosa, выраженные в большей или меньшей степени развития мелких бугорков и сетчатой микроскульптуры, приводят к предположению об эволюции этой ветви путем анагенеза. С большой долей осторожности можно рассматривать вид P. clivosa в качестве анцестора для филолинии P. wienholzae \rightarrow P. prosopon \rightarrow P. tuberosa, pykoводствуясь, в основном, его стратиграфическим положением. К сожалению, по единичным створкам не удалось изучить его онтогенез, равно как в публикациях не освещен онтогенез западноевропейских представителей.

Pseudohutsonia clivosa (Khabarova, 1955)

Табл. II, фиг. 9

Protocythere clivosa: Хабарова, 1955, с. 193, табл. 1, фиг. 4. Pseudohutsonia sp.: Shurupova, Tesakova, 2017, рис. 3.

Голотип — ЦНИЛ объединения "Саратовнефть" №77, правая створка самки; Волгоградская обл., с. Жирное; байос (Хабарова, 1955, с. 193, табл. 1, фиг. 4).

Неотип — МГУ Sokur-Ya-175, левая створка самки; Саратовская обл., скв. Сокурская, гл. 24.4 м; верхний байос, зона Michalskii (табл. II, фиг. 9).

Описание. Раковина маленькая, округло квадратная, умеренно выпуклая. Наибольшая длина на середине высоты, наибольшая высота в начале переднего конца, наибольшая толщина в

задней трети раковины. Спинной край левых створок прямой, плавно сопрягается с передним и задним концами; на правых створках посередине выпуклый и переходит в концы через небольшие уступы. Брюшной край прямой, вогнут примерно посередине, на обеих створках в передний и задний концы переходит плавно, слабо конвергирует к заднему концу. В месте вогнутости брюшного края на левых створках наблюдается мелкий, узкий щелевидный карман, куда входит выступ правой створки при их смыкании. Передний конец высокий, широко и плавно закруглен; на правых створках скошен сверху сильнее, чем на левых; вдоль края уплощен. Задний конец ниже переднего, округло треугольной формы, на середине высоты образует каудальный отросток; на правых створках сверху скошен больше, чем на левых, поэтому сильнее заострен; уплощенный. Скульптура представлена крупными полыми буграми, один из которых расположен в середине створки, другой в заднеспинной части. Толстое выпуклое ребро плавно огибает створку параллельно переднему и брюшному краям, а его задняя оконечность расширена в виде еще одного бугра. Срединный бугор отделяется от ребра и задних бугров почти кольцевой депрессией. Вся поверхность створок, включая бугры и ребро, покрыта крупными неправильными четырехгранными ячейками с тонкими отчетливыми гранями. На брюшной стороне слившиеся стенки ячеек образуют продольную ребристость. На уплощенной части переднего и заднего концов и у спинного края грани ячеек очень тонкие и едва заметные. Замок, мускульные отпечатки и половой диморфизм как у рода. Порово-канальная зона широкая.

Размеры в мм:

Д ВПК ВЗК Т Д/В
Неотип Sokur-Ya-175 0.36? 0.2 0.15 — 1.80?

Изменчивость. Незначительно варьируют размеры раковин в пределах одной возрастной стадии, и может меняться высота стенок ячеек: мезоскульптура от отчетливо ячеистой до слабой, сглаженной.

С р а в н е н и е. Наиболее яркая особенность P. clivosa — положение переднего бугра на середине высоты — кардинально отличает его от всех других представителей рода. Другая его отличительная особенность — хорошо развитая крупноячеистая сеть с относительно высокими гранями, приподнятыми над поверхностью створки. Кроме того, у описываемого вида отсутствуют дватри мелких (иногда удлиненных) бугорка, выстроенных в горизонтальный ряд между брюшным ребром и крупными буграми, расположенными у спинного края. Все перечисленное отличает

его от группы видов, по-видимому, являющихся членами одной филолинии: P. wienholzae Tesakova. 2009 из нижнего келловея, аммонитовых зон Subpatruus и Koenigi Курской обл. (Тесакова и др., 2009, с. 268, табл. 2, фиг. 15–18), P. prosopon Whatley, Ballent et Armitage, 2001 из нижнего келловея, зона Koenigi Южной Германии (устное coобщение М. Франца), верхнего келловея Англии (Whatley et al., 2001, с. 156, табл. 6, фиг. 1–9) и Нидерландов (Herngreen et al., 1983, табл. 5, фиг. 1–3; Witte, Lissenberg, 1994, с. 27, табл. 1, фиг. 10) и нижнего оксфорда Шотландии (Whatley, 1970, с. 351, табл. 15, фиг. 15, 20, 21) и Франции (Відоп, 1958, с. 29, табл. 3, фиг. 12–14, табл. 4, фиг. 16, 17) и P. tuberosa Wienholz, 1967 из среднего келловея Северо-Восточной Германии (Wienholz, 1967, с. 36, табл. 4, фиг. 45—48а, табл. 5, фиг. 48b, 51, 52) и Нидерландов (Herngreen et al., 1983, табл. 4, фиг. 10-12). От P. subtilis (Oertli, 1959) из верхнего байоса Поволжья (Шурупова и др., 2016, рис. 6/12) и бата Франции и Англии (Oertli, 1959, с. 119, табл. 3, фиг. 31-35; Вате, 1969, с. 431, табл. 14, фиг. 7, 8; Sheppard, 1981, с. 126, табл. 21, фиг. 1-4; Dépêche, 1984, табл. 29, фиг. 6) отличается не только уже упомянутыми особенностями, но также отсутствием третьего небольшого бугра, расположенного в задней половине створки между заднеспинным бугром и брюшным ребром.

Распространение. Верхний байос Саратовской и Волгоградской обл.

Материал. Четыре створки хорошей сохранности из верхнего байоса (зона Michalskii) Сокурской скв. Саратовской обл.

НАДСЕМЕЙСТВО PROGONOCYTHEROIDEA SYLVESTER-BRADLEY, 1948

СЕМЕЙСТВО PLEUROCYTHERIDAE MANDELSTAM, 1960

Род Acrocythere Neale, 1960

Acrocythere sokurensis Tesakova, sp. nov.

Табл. II, фиг. 10

Cytherura sp. 1: Шурупова и др., 2016, рис. 6/10. Acrocythere sp. 1: Shurupova, Tesakova, 2017, рис. 3.

H а з в а н и е в и д а — по первому нахождению в Сокурской скважине (Саратовская обл.).

Голотип — МГУ Sokur-47, левая створка самки; Саратовская обл., Сокурская скв., гл. 37.2 м; верхний байос, зона Michalskii.

Описание. Раковина маленькая, умеренно выпуклая, округло-прямоугольная, с почти параллельными спинным и брюшным краями. Левая створка незначительно больше правой и перекрывает ее на переднеспинном и заднеспинном углах. Наибольшая длина находится на середине высоты, наибольшая высота в передней трети, наибольшая толщина — в заднебрюшной части раковины. Спинной край прямой на правых створках и слабо вогнут на левых; в передний и

задний концы переходит через небольшие уступы, лучше выраженные на левых створках (на правых створках – более плавно). Брюшной край прямой, вогнут в передней трети, слабо конвергирует к заднему концу; в передний и задний концы переходит плавно дугообразно, но в передний более круто, чем в задний. Передний конец высокий, плавно дугообразно закруглен, слабо скошен сверху, широко уплощен. Задний конец ниже переднего, треугольной формы, почти симметричный (верхняя выемка над каудальным отростком немного глубже, чем нижняя), широко уплощен. Скульптура представлена низкими, валиковидными продольными и поперечными ребрами. Длинное брюшное ребро плавно дугообразно оконтуривает самую выпуклую часть створки, маркируя ее перегиб, и протягивается от переднего края (на переднем конце оно выражено маленьким отростком) до заднего конца (не пересекая его). Срединное зигзагообразное ребро начинается на переднем конце, восходит к отпечатку аддуктора, в районе которого образует перегиб, потом, резко отклоняется к спинному краю, затем так же резко книзу и, не достигая заднего конца, заканчивается на середине высоты. В задней половине створки в местах перегиба срединного ребра наблюдаются два коротких ребра-перемычки, соединяющих его с брюшным ребром и спинным краем. От передней оконечности срединного ребра наискось отходят два отростка, один из которых достигает переднеспинного угла, другой соединяется с брюшным ребром. Межреберная поверхность в средней части створки дополнительно осложнена плохо заметными короткими поперечными ребрышками, два из которых расположены выше срединного ребра и два таких же ниже него. И еще одно короткое ребрышко отходит от задней части брюшного ребра по направлению к срединному, но не достигает его. На брюшной стороне развито несколько очень тонких продольных ребрышек.

Порово-канальная зона, замок и мускульные отпечатки как у рода.

Размеры в мм:

С р а в н е н и е. От наиболее похожего по форме раковины и расположению ребер А. pumila Plumhoff из нижнего и среднего аалена Германии (Plumhoff, 1963, с. 20, табл. 1, фиг. 13—16; Franz et al., 2018, с. 77, табл. 5, фиг. 14, 15; Wannenmacher, 2021, с. 19, рис. 7/9) и Швейцарии (Тезакоvа, 2017, с. 46, табл. 2, фиг. 14) и из нижнего байоса Англии (Morris, 1983, табл. 8, фиг. 4—6) отличается более угловатой формой заднего конца, из-за чего каудальный отросток выражен более отчет-

ливо, чем у А. pumila; округло дугообразно выпуклым брюшным ребром, плавно нисходящим на задний конец, а не образующим над ним почти вертикальный остроконечный уступ, как у А. pumila; более коротким срединным ребром, не достигающим заднего края; отсутствием большого числа перемычек, соединяющих срединное ребро с брюшным и спинным краем.

От сходного по расположению продольных ребер A. tricostata Michelsen из верхнего синемюра верхнего плинсбаха Дании (Michelsen, 1975, с. 158, табл. 9, фиг. 131-142; табл. 11, фиг. 157, 158), нижнего плинсбаха Южной Швеции (Sivhed, 1980, с. 45, табл. 4, фиг. 42), нижнего плинсбаха — верхнего тоара Германии (Herrig, 1981, с. 1021, табл. 1, фиг. 13, 14) и нижнего тоара Англии (Bate, Coleman, 1975, с. 41, табл. 6, фиг. 10-12; non c. 12, табл. 6, фиг. 6-9) отличается ярко выраженным каудальным отростком; отсутствием сетчатой межреберной скульптуры; отсутствием арковидного субвертикального ребра на заднем конце; угловато изломанным (а не плавно отгибающимся книзу) срединным ребром, не достигающим брюшного ребра на заднем конце; плавно выпуклым (а не угловато изломанным) брюшным ребром; и наличием вертикального ребра-перемычки между брюшным и срединным ребрами в задней трети створки.

Материал. Одна створка хорошей сохранности из верхнего байоса (зона Michalskii) разреза Сокурской скважины.

СЕМЕЙСТВО PROGONOCYTHERIDAE SYLVESTER-BRADLEY, 1948

ПОДСЕМЕЙСТВО KIRTONELLINAE BATE, 1963

Род Nanacythere Herrig, 1969

Nanacythere octum Tesakova, sp. nov.

Табл. II, фиг. 11, 12; табл. III, фиг. 1, 2

Cytherura? sp. 2: Шурупова и др., 2016, рис. 6/11. Acrocythere sp. 2: Shurupova, Tesakova, 2017, фиг. 3.

Название вида— по характерной фигуре в середине створки в виде восьмерки, осто лат.— восемь, восьмерка.

Голотип — МГУ Sokur-108, целая раковина самки; Саратовская обл., скв. Сокурская, гл. 22.7 м; верхний байос, зона Michalskii (табл. II, фиг. 12).

Описание. Раковина маленькая, умеренновыпуклая, нерассеченная, удлиненно-овальная. Створки почти одинакового размера, левая незначительно перекрывает правую по передне- и заднеспинному углам. Наибольшая длина на середине высоты, наибольшая высота в начале переднего конца, максимальная толщина в середине брюшной стороны. Спинной край слабовыпуклый, конвергирует к заднему концу; на левой створке переходит в передний и задний концы через низкие ушки, на правой — через небольшие

уступы. Брюшной край прямой, вогнут почти посередине, но ближе к переднему концу; в передний и задний концы переходит плавно; вдоль края уплощен. На правых створках на нем наблюдается широкая ромбовидная ямка (карман), принимающая выступающую часть брюшного края левых створок при их смыкании. Передний конец высокий, плавно дугообразно закруглен; на левых створках сверху скошен слабо, на правых – сильнее; вдоль края уплощен. Задний конец низкий, также плавно дугообразно закруглен; на левых створках симметричен, на правых – незначительно скошен сверху; вдоль края уплощен весьма узко. Скошенности передне- и заднеспинного углов правой створки выглядят, как пологие выемки. Глазной бугорок отсутствует. Скульптура представлена низкими валиковидными продольными и поперечными ребрами, образующими крупноячеистый рельеф. Самое длинное, зигзагообразное ребро протягивается посередине створки от переднего до заднего конца, но не заходит на них. Второе продольное ребро расположено на брюшной стороне, также ундулирует и достигает переднего и заднего концов, также не заходя на них. Между этими ребрами развито два субвертикальных ребра-перемычки, соединяющих их с образованием замкнутой фигуры в виде восьмерки в середине створки. В передней половине восьмерки наблюдается короткое вертикальное ребрышко, отходящее от брюшного ребра; в задней половине – короткое косое ребрышко, которое пересекает верхний угол (табл. II, фиг. 11, 12) и может, изогнувшись, образовать петельку (табл. III, фиг. 1, 2a). Вдоль спинного края развито слабо различимое продольное ребро (лучше выраженное на левых створках; табл. III, фиг. 1). Пять субвертикальных ребер-перемычек соединяют срединное ребро со спинным краем, а между ними могут быть тонкие субгоризонтальные перемычки, в результате пересечения которых образуются крупные ячейки (табл. II, фиг. 12). Третье из верхних ребер-перемычек может раздваиваться в виде буквы Y (табл. II, фиг. 12; табл. III, фиг. 2a). Между третьим и четвертым ребрами-перемычками наблюдается очень маленькое короткое вертикальное ребрышко, похожее на бугорок (табл. II, фиг. 12; табл. III, фиг. 1, 2a). Ниже брюшного ребра расположено еще четыре-пять продольных ребер, утончающихся по направлению к брюшному краю, а перемычки между ними формируют крупноячеистую скульптуру брюшной стороны (табл. II, фиг. 11, 12). Аналогичный ретикулюм покрывает передний и задний концы (лишенные ребер), но различается очень слабо, поэтому концы кажутся почти гладкими. Вся межреберная поверхность, включая гладкие части переднего и заднего концов, густо покрыта мелкими простыми порами (табл. III, фиг. 26).

Отпечатки аддуктора в виде вертикального ряда из четырех овальных рубцов хорошо различимы снаружи (табл. II, фиг. 12).

Размеры в мм:

	Д	ВПК	взк	T	Д/В
Голотип Sokur-108	0.24	0.12	0.08	_	2.00
Экз. Sokur-107	0.24	0.12	0.08	_	2.00

И з м е н ч и в о с т ь. Незначительно может меняться степень выраженности ретикулюма на концах створки. Также слабо варьирует длина продольных и поперечных ребер, от чего зависит отчетливость их соприкосновения.

Сравнение. От наиболее сходного по форме раковины и скульптуре N. zigzag Luppold из верхнего геттанга Северной Германии (Beutler et al., 1996, c. 132, табл. 7, фиг. 15, 18, 19) отличается практически гладкими передним и задним концами (а не ячеистыми, как v N. zigzag), отсутствием в задней трети раковины хорошо развитых субвертикальных ребер, пересекающих створку от спинного до брюшного края, и валиковидными ребрами (в отличие от гребневидных у N. zigzag), расположенными несколько иначе. От другого немецкого вида из верхнего геттанга N. elegans (Drexler) (Beutler et al., 1996, табл. 7, фиг. 17), сходного по форме и размеру раковины, гладким переднему и заднему концам и валиковидным ребрам, отличается наличием длинных продольных ребер, вместо коротких арковидных и диагональных, как у N. elegans.

Замечания. Поскольку не удалось изучить строение замка, мускульных отпечатков и порово-канальной зоны, по особенностям которых Е. Херриг выделил два подрода — номинативный и N. (Domeria) Herrig, 1969 (Herrig, 1969, с. 1080, 1085) — описываемый вид отнесен пока к роду в целом, хотя наличие у него трех продольных ребер характерно для скульптуры представителей N. (Domeria).

Материал. Шесть целых раковин хорошей и удовлетворительной сохранности из верхнего байоса (зона Michalskii) Сокурской скважины.

ИНФРАОТРЯД INCERTAE SEDIS НАДСЕМЕЙСТВО INCERTAE SEDIS СЕМЕЙСТВО TRACHYCYTHERIDAE KOZUR, 1972 Род Trachycythere Triebel et Klingler, 1959

Trachycythere peculiaris Tesakova, sp. nov.

Табл. III, фиг. 7

Gen. sp. В: Шурупова и др., 2016, рис. 2.

Название вида — от peculiaris nam. — особенный.

Голотип — МГУ Sokur-Ya-062, правая створка самки; Саратовская обл., скв. Сокурская, гл. 37.0 м; верхний байос, зона Michalskii.

Описание. Раковина маленькая, удлиненно четырехугольная, слабо выпуклая, почти равностворчатая, левая створка незначительно перекрывает правую по передне- и заднеспинному углам. Короткая косая депрессия, выполаживающаяся у мускульных отпечатков, рассекает створку в передней трети. Наибольшая длина на середине высоты, наибольшая высота в начале переднего конца, наибольшая толщина в заднебрюшной части створки. Спинной край длинный, прямой, в передний конец переходит через небольшое ушко, в задний — через пологий уступ. Брюшной край слабо выпуклый, вогнут в передней трети, почти параллелен спинному (весьма слабо конвергирует к заднему концу), в передний и задний концы переходит плавно (в задний – более полого, чем в передний). Передний конец высокий, закругленный, коробчатой формы, вдоль края широко уплощен, по всему краю орнаментирован мелкими короткими шипами. Задний конец ниже переднего, удлиненный, треугольно заострен, почти симметричный, на правых створках скошен сверху несколько сильнее, чем снизу, вдоль края уплощен. Глазной бугорок присутствует. Скульптура представлена полыми конусами, венчающимися бугорками, и расположенными субгоризонтальными рядами. В нижней, самой выпуклой, трети створки (на перегибе ее поверхности) наблюдаются семь-восемь конусов, выстроенных в самый длинный ряд, параллельный брюшному краю. Выше него, но также в нижней половине створки, различается еще один ряд из четырех-пяти конусов. В верхней трети створки, в задней половине, имеется короткий ряд из трех конусов, на продолжении которого, непосредственно под глазным бугорком, развит еще один конус. Последний, в сочетании с конусом, расположенным в верхней передней половине створки, и первым конусом из нижнего ряда, могут рассматриваться как субвертикальный ряд, подчеркивающий уступ на поверхности раковины при переходе в передний конец. Кроме упомянутых конусов, в центральной части створки и в месте перехода в задний конец наблюдаются еще три-четыре аналогичных. Поверхность створки между конусами гладкая, не осложненная дополнительной микроскульптурой.

Размеры в мм:

Д ВПК ВЗК Т Д/В Голотип Sokur-Ya-062 0.34 0.16 0.11 – 2.13

Сравнение. От всех видов рода отличается отсутствием сетчатой микроскульптуры на поверхности между бугорками. Кроме того, от T. tubulosa tubulosa Triebel et Klingler (Triebel, Klingler, 1959, с. 344, табл. 7, фиг. 22–26, табл. 8, фиг. 27– 29, табл. 12, фиг. 62; Knitter, 1983, с. 229, табл. 35, фиг. 8; Riegraf, 1985, с. 78, табл. 2, фиг. 19, 20; Harloff, 1993, с. 106, табл. 4, фиг. 1, 2) и Т. tubulosa seratina Triebel et Klingler (Triebel, Klingler, 1959, с. 346, табл. 9, фиг. 30-33; Riegraf, 1985, с. 78, табл. 2, фиг. 21, 22) из плинсбаха и тоара Западной Европы, похожих по треугольно-заостренной форме заднего конца, новый вид отличается более короткой раковиной и более высоким задним концом. От T. verrucosa Triebel et Klingler из тоара Гемании (Triebel, Klingler, 1959, с. 348, табл. 10, фиг. 35, 36; Riegraf, 1985, с. 79, табл. 2, фиг. 23–26) и тоара и нижнего байоса Англии (Bate, Coleman, 1975, с. 12, табл. 3, фиг. 1–8; Morris, 1983, табл. 11, фиг. 17-19), похожего по высоте заднего конца, отличается заостренно-треугольной (против плавно-закругленной у Т. verrucosa). От T. horrida Triebel et Klingler из нижнего плинсбаха Южной Германии (Triebel, Klingler, 1959, с. 348, табл. 10, фиг. 35, 36; Harloff, 1993, с. 106, табл. 14, фиг. 1, 2) отличается заостренной формой заднего конца, а также иным количеством и расположением бугорков. От Т. munita Sylvester-Bradley из верхнего бата Англии (Ваte, 1969, с. 428, табл. 16, фиг. 3; Sylvester-Bradley, 1973, c. 257-264; Sheppard, 1981, с. 133, табл. 23, фиг. 8) и бата Франции (Sheppard, 1981, с. 133, табл. 23, фиг. 8; Dépêche, 1984, табл. 29, фиг. 5), похожего по числу и расположению бугорков, наличию крупного глазного бугорка и продольного ряда на брюшной стороне, отличается более длинным и треугольно-заостренным задним концом, и более широкой уплощенной частью переднего конца. От Т. sp. (Bate, 1969) из келловея ДДВ (Пяткова, Пермякова, 1978, с. 157, табл. 71, фиг. 6) — единственного вида, похожего по гладкой межбугорковой поверхности отличается меньшей высотой раковины, низким и треугольным задним концом (а не высоким и плавно закругленным), существенно меньшим числом бугристых конусов и их более крупными размерами.

Замечания. 1. Вид описан по единственному экземпляру, заполненному изнутри породой, что не позволило наблюдать строение замка и мускульных отпечатков. Но размеры в сочетании со скульптурой из полых конусов, характерных для Trachycythere, позволили определить родовую принадлежность однозначно. Видовая самостоятельность данного экземпляра вытекает из сравнения (см. выше) со всеми видами этого рода.

2. Род Trachycythere возник в Западной Европе в ранней юре и продолжал там развиваться в средней юре. Его появление на Русской плите связано с инвазией в Среднерусское море в позднем байо-

се и, если дальнейшие исследования позволят по его находкам выделить новый биостратон (например, в ранге слоев с фауной), то он может рассматриваться как миграционный стратон.

3. Хотя онтогенез нового вида не изучен, по наибольшему морфологическому сходству и стратиграфическому положению, Т. peculiaris или имел одного предка с Т. munita (тогда был бы для последнего сестринской формой), или мог быть для него анцестором. Для решения этого вопроса недостаточно изучить онтогенезы этих видов, но также нужны данные о миграциях трахицитер на протяжении всего времени существования рода.

Материал. Голотип.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполнены уточненные и расширенные описания двух родов остракод семейства Cytheruridae: Pseudohutsonia Wienholz, 1967 и Procytherura Whatley, 1970 по материалу из верхнего байоса (зона Michalskii) и нижнего бата (зона Besnosovi) Сокурского сводного разреза (Саратовская обл.) и скважины Обвал (Пензенская обл.). Небольшое число вилов в составе рола Pseudohutsonia, три из которых встречаются в байосе-келловее Русской плиты, позволило провести ревизию этого рода и предположить развитие двух параллельных филолиний, на базе которых можно выделять филозоны по псевдохатсониям. Переописание рода Ргоcvtherura (расширенное и обновленное), напротив, показало необоснованность отнесения к нему ряда таксонов и необходимость его ревизии с выделением подродов, отвечающих разным филолиниям.

Монографически описано пять видов. Для Pseudohutsonia clivosa (Khabarova, 1955) выделен неотип; четыре других: Procytherura iyae, Acrocythere sokurensis, Nanacythere octum и Trachycythere peculiaris описаны как новые. Для четырех таксонов, оставленных в открытой номенклатуре (Nanacythere sp. 1, N. sp. 2, Ljubimovella sp. 1, Gen. et sp. 8), приведены сведения о материале и распространение по изученным разрезам.

* * *

Автор весьма признательна Н.А. Колпенской (Геологоразведка, СПб) и Я.А. Шуруповой (МГУ) за отмывку образцов из Сокурской скважины, отбор из них остракод и первичное определение. Также Л.А. Глинских (ИНГГ СО РАН) за предоставление остракод из 13 обр. Сокурского разреза, А.С. Алексееву (МГУ) за предоставление отмытых образов из скв. Обвал и Я.А. Шуруповой за фотографирование на СЭМ ряда остракод из Сокурской скважины. Искренне благодарю А.В. Черешинского (ВГУ) за отбор образцов из керна скв. Обвал, Р.А. Воинову (МГУ) за отмывку

этих образцов, В.Б. Сельцера (СНИГУ) за помощь в отборе образцов из керна скв. Сокурской и А.В. Иванова (ИГ РАН) за инициативу, финансирование и большие усилия по бурению этой скважины. Отдельная благодарность М. Францу (Dr. Matthias Franz, RPF) за обсуждение рода Pseudohutsonia и Л.М. Мельниковой (ПИН РАН) за ценные советы по улучшению статьи.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Махнач В.В., Тесакова Е.М. Палеогеографические реконструкции природной среды юго-восточной Белоруссии в батском—оксфордском веках // Вестник Московского университета. Серия 4: Геология. 2015. № 2. С. 84—93.

Николаева И.А., Андреев Ю.Н. Надсемейство Cytheracea Baird, 1850 // Практическое руководство по микрофауне. Т. 7. Остракоды мезозоя. СПб.: ВСЕГЕИ, 1999. С. 53–61.

Практическое руководство по микрофауне. Т. 7. Остракоды мезозоя / Ред. Соколов Б.С. СПб.: ВСЕГЕИ, 1999. 244 с.

Тесакова Е.М. Верхнебайосские и нижнебатские остракоды Русской плиты. Часть І. Роды Plumhoffia Brand и Aaleniella Plumhoff // Палеонтол. журн. 2022. № 2. С. 57-68.

Тесакова Е.М., Сельцер В.Б. Остракоды и аммониты нижнего келловея разреза Бартоломеевка (Саратовская обл.) // Бюлл. МОИП. 2013. Т. 88. Вып. 2. С. 50—68. Тесакова Е.М., Стреж А.С., Гуляев Д.Б. Новые остракоды из нижнего келловея Курской обл. // Палеонтол. журн. 2009. № 3. С. 25—36.

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

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

Ballent S., Whatley R.C. The distribution of the Mesozoic ostracod genus Procytherura Whatley: palaeogeographical distribution with special reference to Argentina // Alcheringa: An Australasian J. Palaeontology. 2000. V. 24. P. 229–242.

Ballent S., Whatley R.C. Taxonomy and zoogeography of the Mesozoic Cytherurid ostracoda from West-Central Argentina // Palaeontology. 2009. V. 52. Pt 1. P. 193–218.

Bate R.H. Middle Jurassic ostracoda from South Yorkshire // Bull. Brit. Mus. Natur. Hist. Geol. 1963. V. 9. № 2. P. 21–46

Bate R.H. Middle Jurassic ostracoda from the Grey Limestone Series, Yorkshire // Bull. Brit. Mus. Natur. Hist. Geol. 1965. V. 11. № 3. P. 75–133.

Bate R.H. Some Bathonian ostracoda of England with a revision of the Jones, 1884 and Jones et Sherborn, 1888 collections // Bull. Brit. Mus. Natur. Hist. Geol. 1969. V. 17. № 8. P. 379–437.

Bate R.H., Coleman B.E. Upper Lias ostracoda from Rutland and Huntingdonshire // Bull. Geol. Surv. G.B. 1975. № 55. P. 1–42.

Beutler G., Heunisch C., Luppold F.W. et al. Muschelkalk, Keuper und Lias am Mittellandkanal bei Sehnde (Niedersachsen) und die regionale Stellung des Keupers // Geol. Jb. 1996. A 145. S. 67–197.

Bizon J.J. Foraminiferes et Ostracodes de l'Oxfordien de Viller-sur-Mer (Calvados) // Rev. Inst. Franç. Petrole. 1958. V. 13. № 1. P. 3–47.

Brand E. Biostratigraphische Untergliederung des Ober-Bathonium im Raum Hildesheim, Nordwestdeutschland mittels Ostracoden und Korrelation ihrer Vertikalreichweiten mit Ammoniten-Zonen // Geol. Jb. 1990. A 121. S. 119—273.

Brand E., Fahrion H. Dogger NW-Deutschlands // Arbeitskreis Deutscher Mikropaläontologen: Leitfossilien der Mikropaläontologie. 1962. S. 123–158.

Brand E., Malz H. Drei neue Procytheridea – Arten und Ljubimovella n. g. aus dem NW – deutschen Bajocien // Senckenb. Leth. 1961. V. 42. № 1/2. P. 157–173.

Dépêche F. Les ostracodes d'une plate-forme continentale au Jurassique: recherches sur le bathonien du Bassin Parisien // Mém. Sci. Terre. Univ. Pierre et Marie Curie, Paris. № 84 38. Paris, 1984. P. 1–419. [unpublished thesis].

Harloff J. Ostracoden des Unter-Pliensbachiums in Baden-Württemberg // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B. 1993. № 191. 214 s.

Herngreen G.F.W., Lissenberg Th., de Boer K.F. et al. Middle callovian beds in the Achterhoek, Eastern Netherlands // Meded. Riks Geol. Dienst. 1983. V. 37. № 3. 29 p.

Herrig E. Ostracoden aus dem Ober-Domerien von Grimmen westlich Greifswald (Teil II) // Geologie. 1969. V. 18. № 9. P. 1072–1102.

Herrig E. Ostracoden aus dem Lias von Thüringen. Die Familien Cytheruridae (II) und Gattungen Acrocythere, Dominocythere und Aphelocythere // Z. geol. Wiss. 1981. V. 9. № 9. P. 1017–1029.

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

Franz M., Ebert M., Stulpinaite R. Aalenian — Lower Bajocian (Middle Jurassic) ostracods from the Geisingen clay pit (SW Germany) // Palaeodiversity. 2018. V. 11. P. 59—105.

Knitter H. Biostratigraphische Untersuchungen mit Ostracoden im Toarcien Süddeutschlands // Facies. 1983. V. 8. P. 213–262.

Mette W. Ostracods from the Middle Jurassic of southern Tunisis // Beringeria. 1995. V. 16. P. 259–348.

Michelsen O. Lower Jurassic biostratigraphy and ostracods of the Danish Embayment // Geol. Surv. Denm. II. Series. 1975. № 4. 287 p.

Morris P.H. Palaeoecology and stratigraphic distribution of Middle Jurassic ostracods from the Lower Inferior Oolite of the Cotswolds, England // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1983. V. 41. P. 289–324.

Oertli H. Malm-Ostracoden aus dem Schweizerischen Juragebierge // Denkschr. schweiz. naturforsch. Ges. 1959. Bd 83. S. 1–44.

Plumhoff F. Ostracoden des Oberaalenium und tiefen Unterbajocium (Jura) des Gifhorner Troges, Nordwestdeutschland // Abh. Senckenb. Naturf. Ges. 1963. Bd 503. S. 1–100.

Reyment R.A., Howe H.V., Hanai T. Family Cytheruridae G.W. Müller, 1894 // Treatise on Invertebrate Paleontology. Arthropoda 3. Crustacea, Ostracoda. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1961. P. 291–300.

Riegraf W. Mikrofauna, Biostratigraphie und Fazies im Unteren Toarcium Südwestdeutschlands und Vergleiche mit benachbarten Gebieten // Tübinger Micropaläontol. Mitt. 1985. № 3, 232 s.

Sheppard L.M. Middle Jurassic Ostracoda from Southern England and Northern France. Thesis Ph.D. Univ. of London. 1981. 214 p. [unpublished thesis].

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

Sivhed U. Lower Jurassic ostracodes and stratigraphy of western Skane, southern Sweden // Sveriges geol. Unders. Ser. Ca. Avhandlingar och uppsatser 14: o. 1980. № 50. P. 3–84.

Sylvester-Bradley P.C. On Trachycythere munita Sylvester-Bradley sp. nov. // Stereo-Atlas of Ostracod Shells. 1973. V. 1. P. 257–267.

Sylvester-Bradley P.C., Kesling R.V. Family Bythocytheridae Sars, 1926 // Treatise on Invertebrate Paleontology. Arthropoda 3. Crustacea, Ostracoda. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1961. P. 267–268.

Tesakova E.M. Callovian and Oxfordian Ostracodes from the Central Region of the Russian Plate // Paleontol. J. 2003. V. 37. Suppl. 2. P. 107–227.

Tesakova E. Late Callovian and Early Oxfordian ostracods from the Dubki section (Saratov area, Russia): implications for stratigraphy, paleoecology, eustatic cycles and palaeobiogeography // N. Jb. Geol. Pälaeontol. Abh. 2008. V. 249. № 1. P. 25–45.

Tesakova E.M. Biostratigraphie du Jurassique moyen des sondages Benken et Schlattingen-1 (Nord de la Suisse) ètablie sur la base de la répartition des ostracodes // NAGRA Arbeitsbericht NAB. 2017. V. 17–41. 77 p.

Tesakova E.M., Shurupova Y.A. Ostracod analysis of Callovian and Lower Oxfordian deposits of the Mikhailovtsement Section (Ryazan Region): Methods and results // Paleontol. J. 2018. V. 52. № 13. P. 1547–1568.

Triebel E., Klingler W. Neue Ostracoden-Gattungen aus dem deutschen Lias // Geol. Jb. 1959. Bd 76. S. 335–372.

Wakefield M.I. Middle Jurassic (Bathonian) ostracoda from the Inner Hebrides, Scotland. L.: Monograph of the Palaeontographical Society, 1994. (Publ. № 596, part of vol. 148). P. 1–89.

Wannenmacher N., Dietze V., Franz M., Schweigert G. New records of ostracods and ammonites from the Aalenian (mainly Concavum Zone) of the Zollernalb (Swabian Alb, SW Germany) // Zitteliana. 2021. V. 95. P. 1–55.

Whatley R.C. Scottish Callovian and Oxfordian Ostracoda // Bull. Brit. Mus. Natur. Hist. Geol. 1970. V. 19. № 6. P. 299–358

30

Whatley R.C., Ballent S., Armitage J. Callovian ostracoda from the Oxford Clay of southern England // Rev. Esp. Micropaleontol. 2001. V. 33. P. 135–162.

Wienholz E. Neue Ostracoden aus dem norddeutschen Callov// Freiberger Forsch. Paläontol. Reihe C. 1967. Bd 213. S. 23–51.

Witte L.J., Lissenberg T. Ostracods from Callovian to Ryazanian strata ("Upper Jurassic") in the Central North Sea Graben (Netherlands offshore) // Meded. Rijks Geol. Dienst. 1994. V. 51. P. 1–69.

Объяснение к таблице II

Принятые сокращения для табл. II и III: цр — целая раковина, пс — правая створка, лс — левая створка, juv. — ювенильная особь.

Все экземпляры происходят из Саратовской обл, скв. Сокурская; верхний байос, зона Michalskii. Длина шкалы на фиг. 1-8, 11 и 12-30 мкм; на фиг. 9 и 10-100 мкм.

Фиг. 1—8. Procytherura iyae sp. nov.: 1-9кз. Sokur-Ya-237 лс; гл. 23.6 м; 2-9кз. Sokur-104 цр справа; гл. 22.7 м; 3-9кз. Sokur-Ya-267 цр с брюшной стороны; гл. 33.0 м; 4- голотип Sokur-10 цр справа; гл. 47.6 м; 5-9кз. Sokur-102 лс изнут-ри; гл. 22.7 м; 6-9кз. Sokur-11 цр с брюшной стороны; гл. 47.6 м; 7-9кз. Sokur-bis-104 цр с брюшной стороны; гл. 22.7 м; 8-9кз. Sokur-bis-100 цр со спинной стороны; гл. 22.7 м.

Фиг. 9. Pseudohutsonia clivosa (Khabarova, 1955), неотип Sokur-Ya-175 лс самки; гл. 24.4 м.

Фиг. 10. Acrocythere sokurensis sp. nov., голотип Sokur-47 лс самки; гл. 37.0 м.

Фиг. 11, 12. Nanacythere octum sp. nov.: 11 - экз. Sokur-107 цр самки справа; гл. 22.7 м; 12 - голотип Sokur-108 цр самки слева; гл. 22.7 м.

Объяснение к таблице III

Все изображенные остракоды, кроме экземпляров на фиг. 3 и 4, происходят из Саратовской обл., скв. Сокурская; верхний байос, зона Michalskii; экземпляры на фиг. 3 и 4 из Пензенской обл., скв. Обвал; нижний бат. Длина шкалы на фиг. 1-4 и 6-9-30 мкм; на фиг. 5-100 мкм.

Фиг. 1, 2. Nanacythere octum sp. nov.: 1 — экз. Sokur-107 цр самки слева; гл. 22.7 м; 2 — голотип Sokur-108 цр самки; гл. 22.7 м: 2а — вид справа, 2б — фрагмент поверхности створки с простыми порами.

Фиг. 3, 4. Nanacythere sp. 1; гл. 353.0—353.2 м: 3—экз. Pnz-12-51 лс (Д—0.29, ВПК—0.13, ВЗК—0.09, Д/В—2.23); 4—экз. Pnz-12-50 лс изнутри (Д—0.28, ВПК—0.13, ВЗК—0.10, Д/В—2.15).

Фиг. 5. Nanacythere sp. 2, экз. Sokur-LG-30 цр самки (Д-0.33, ВПК-0.16, ВЗК-0.14, Т-0.17, Д/В-2.06); гл. 47.0 м: 5a- вид слева, 56- вид со спинной стороны.

Фиг. 6. Ljubimovella? sp. 1, экз. Sokur-Ya-186 лс самки (Д-0.25, ВПК-0.13, ВЗК-0.08, Д/В-1.92); гл. 24.0 м.

Фиг. 7. Trachycythere peculiaris sp. nov., голотип Sokur-Ya-062 пс самки; гл. 37.0 м.

Фиг. 8, 9. Gen. et sp. 8: 8 — экз. Sokur-Ya-167 цр слева (Д-0.22, ВПК-0.11, ВЗК-0.06, Д/В-0.06); гл. 22.2 м; 9 — экз. Sokur-111-2 цр слева (Д-0.26, ВПК-0.12, ВЗК-0.06, Д/В-2.17); гл. 22.7 м.

Late Bajocian and Early Bathonian Ostracods of the Russian Plate. Part II. The genus: *Procytherura* Whatley, *Pseudohutsonia* Wienholz, *Acrocythere* Neale, Nanacythere Herrig and *Trachycythere* Triebel et Klingler

E. M. Tesakova^{1, 2}

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia ²Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119017 Russia

Updated and expanded descriptions of two ostracods genera of the family Cytheruridae are made: *Pseudo-hutsonia* Wienholz, 1967 and *Procytherura* Whatley, 1970. The revision for the genus *Pseudohutsonia* and the assumption about the evolution of two parallel lineages in the Middle Jurassic are made. Five ostracods species are described from the Upper Bajocian (Michalskii Ammonite Zone) and the Lower Bathonian (Besnosovi Ammonite Zone) of the Sokur reference section (Saratov Region) and Obval well (Penza Region). The neotype is allocated for *Pseudohutsonia clivosa* (Khabarova, 1955); four other species: *Procytherura iyae*, *Acrocythere sokurensis*, *Nanacythere octum* and *Trachycythere peculiaris*, are described as new. For the four taxa that are left in the open nomenclature (*Nanacythere* sp. 1, *N.* sp. 2, *Ljubimovella*? sp. 1 et Gen. et sp. 8) the information on the material and distribution over the studied sections is given, which in future will allow to use them for detailing stratigraphy and correlation.

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

УДК 595.73:551.736+761.2(470)

HOBЫE GEINITZIIDAE (INSECTA, RECULIDA) ИЗ ВЕРХНЕЙ ПЕРМИ И ТРИАСА ЕВРАЗИИ

© 2022 г. Д. С. Аристов*

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

Поступила в редакцию 16.08.2021 г. После доработки 26.08.2021 г. Принята к публикации 26.08.2021 г.

Из отложений перми и триаса описаны новые представители семейства Geinitziidae (Insecta; Reculida): Permoshurabia sukhonica sp. nov. из местонахождения Исады (верхняя пермь России, северодвинский ярус), Shurabia minutissima sp. nov., Geinitziella rasnitsyni gen. et sp. nov. из местонахождения Мадыген (Джайлоучо) (средний—верхний триас Кыргызстана, ладинский—карнийский ярус) и Shurabia izyumica sp. nov. из местонахождения Гаражовка (верхний триас Украины, норийский ярус). Рассмотрены изменения состава Geinitziidae на границе перми и триаса.

Ключевые слова: Insecta, Reculida, Geinitziidae, верхняя пермь, средний и верхний триас, новые так-

соны

DOI: 10.31857/S0031031X22030035

Семейство Geinitziidae, относящееся к отряду Reculida (Aristov, 2015a), известно с ранней перми (Aristov, Rasnitsyn, 2015) по ранний мел (Aristov, 2020). В перми семейство представлено шестью родами — Geinitzia Handlirsch, 1906, Shurabia Martynov, 1937, Stegopterum Sharov, 1961, Permoshurabia Aristov, 2009, Permovalia Aristov, 2015 и Permuliercula Aristov, 2020. Род Geinitzia известен со средней перми (Aristov, 2015b) по среднюю юру (Cui et al., 2012), Shurabia – со средней перми (Aristov, 2015b) по ранний мел (Aristov, 2020), Stegopterum — со средней перми (Аристов, 2004, 2013) по позднюю пермь (Аристов, 2020), Регmoshurabia — с ранней перми (Aristov, Rasnitsvn, 2015) по поздний триас (Lara, Aristov, 2017). Эндемиками являются среднепермский род Permovalia (Aristov, 2015b) и позднепермский Permuliercula (Аристов, 2020). Таким образом, из шести пермских родов Geinitziidae в триас переходят три.

Наиболее распространенные роды гейнициид, Geinitzia и Shurabia, известные из палеозоя, широко распространены и в мезозое (Стороженко, 1998; Аристов и др., 2009; Cui et al., 2012). Пермский род Permoshurabia в мезозое известен по одному триасовому экземпляру (Lara, Aristov, 2017). К этим трем родам в мезозое добавляются три эндемичных рода — триасовый Fletchizia Riek, 1976 (Аристов и др., 2009) и юрские Prosepididontus Handlirsch, 1920 и Sinosepididontus Huang et Nel, 2008 (Cui et al., 2012).

Таким образом, семейство Geinitziidae состоит из трех палеозойских родов (Stegopterum, Permovalia и Permuliercula), трех родов, известных только из мезозоя (Fletchizia, Sinosepididontus, Prosepididontus), и трех, известных как из палеозоя, так и из мезозоя (Geinitzia, Shurabia и Permoshurabia). Учитывая, что наиболее разнообразными из перечисленных родов являются Geinitzia и Shurabia, изменения в составе семейства Geinitziidae на границе палеозоя и мезозоя не носят катастрофического характера.

Автор признателен А.П. Расницыну и А.Г. Пономаренко за замечания по рукописи. Работа поддержана грантом РНФ № 21-14-00284.

ОТРЯЛ RECULIDA

СЕМЕЙСТВО GEINITZIIDAE HANDLIRSCH, 1906

Род Permoshurabia Aristov, 2009

Permoshurabia sukhonica Aristov, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1 (см. вклейку)

Shurabia permiana: Aristov, 2013, c. 758.

Название видаотр. Сухоны.

Голотип — ПИН, № 3840/3102, прямой и обратный отпечатки неполного переднего крыла; Россия, Вологодская обл., Великоустюгский р-н, левый берег р. Сухоны в 1 км выше д. Исады, местонахождение Исады; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус,

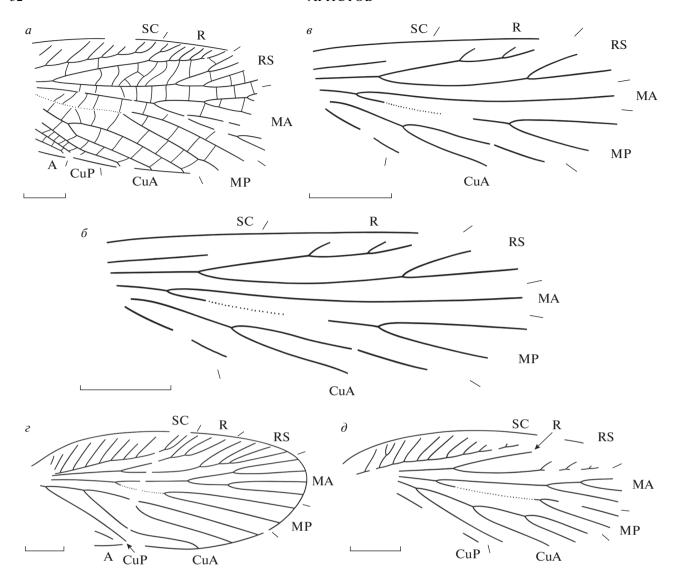


Рис. 1. Новые представители семейства Geinitziidae, передние крылья: a — Permoshurabia sukhonica sp. nov., голотип ПИН, № 3840/3102; местонахождение Исады; верхняя пермь, северодвинский ярус; δ , δ — Shurabia minutissima sp. nov., голотип ПИН, № 2069/1495: δ — сохранившееся крыло, δ — реконструкция; местонахождение Мадыген (Джайлоучо); средний—верхний триас, ладинский—карнийский ярус; ϵ — Sh. izyumica sp. nov., голотип ПИН, № 2069/3320/287; местонахождение Гаражовка; верхний триас, норийский ярус; δ — Geinitziella rasnitsyni gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 2240/1902, местонахождение Мадыген (Джайлоучо); средний—верхний триас, ладинский—карнийский ярус. Длина масштабной линейки на a, ϵ , δ соответствует 2 мм, на δ , δ — 1 мм.

полдарсская свита, нижняя часть каликинской пачки.

О п и с а н и е (рис. 1, а). Средних размеров насекомые. Передний край переднего крыла слабовыпуклый. Костальное поле у основания RS в два раза шире субкостального. SC с простыми передними ветвями, заканчивается у середины крыла. R с простыми и Y-образными передними ветвями. RS начинается в базальной трети крыла, начинает ветвиться перед его дистальной третью, дихотомический, с четырьмя или более ветвями. MA начинает ветвиться сразу за серединой крыла, с шестью или более ветвями. MP начинает

ветвиться непосредственно перед серединой крыла, двуветвистая. CuA_1 с двумя окончаниями, дистальная ветвь закачивается перед дистальной третью крыла. CuA_2 слабо S-образно изогнута у вершины. Поперечные жилки простые и образующие ячейки в интеррадиальном поле.

Размеры в мм. Длина крыла — около 14.

С р а в н е н и е. Новый вид наиболее сходен с P. mesenensis Aristov, 2009 из среднепермского местонахождения Сояна (казанский ярус Архангельской обл. России), от которого отличается МА с шестью или более ветвями. У P. mesenensis МА двуветвистая (Аристов, 2009).

Замечание. Голотип нового вида ранее был указан как паратип Shurabia permiama Aristov, 2013 из местонахождения Исады. От этого вида P. sukhonica sp. nov. отличается дихотомическим (как и у всех Permoshurabia) RS. У Sh. permiama RS гребенчатый назад (Aristov, 2013).

Материал. Голотип.

Род Shurabia Martynov, 1937

Shurabia minutissima Aristov, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 2

Название вида minutissima *лат.* — мельчайшая.

Голотип — ПИН, № 2069/1495, обратный отпечаток деформированного неполного переднего крыла; Кыргызстан, Ошская обл., Баткенский р-н, местонахождение Мадыген, обнажение Джайлоучо; средний—верхний триас, ладинский—карнийский ярус (Voigt et al., 2017), мадыгенская свита.

О п и с а н и е (рис. $1, \delta, s$). Мелкие насекомые. Передний край переднего крыла слабовыпуклый. Костальное поле у основания RS немного шире субкостального. SC заканчивается перед серединой крыла. R с редкими простыми передними ветвями. RS начинается на границе базальной трети крыла, начинает ветвиться у его дистальной трети, с двумя или более ветвями. MA простая, MP начинает ветвиться перед дистальной третью крыла, двуветвистая. CuA_1 с двумя окончаниями, дистальная ветвь закачивается в дистальной трети крыла, сохранившаяся часть CuA_2 без изгиба.

Размеры в мм. Длина сохранившегося деформированного фрагмента переднего крыла 5.5, предполагаемая (см. ниже) полная длина недеформированного крыла около 5.

Сравнение. Новый вид наиболее сходен с Sh. sogutensis Rasnitsyn, 1982 из нижнеюрского местонахождения Согюты (джильская свита Тонского р-на Кыргызстана), от которого отличается короткой SC и узким костальным полем. У Sh. sogutensis SC заканчивается за серединой крыла, костальное поле у основания RS в три раза шире субкостального (Расницын, 1982).

Замечания. Пропорции крыла на отпечатке искажены (крыло растянуто вдоль) в результате постседиментационной деформации породы. Такая деформация является обычной для местонахождения Мадыген (Джайлоучо) (Zherikhin, 2002). Реконструкция крыла (рис. 1, в) сделана на основе среднего соотношения длины и ширины крыла у Geinitziidae — три к одному.

Материал. Голотип.

Shurabia izyumica Aristov, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 3

Название вида — от Изюмского р-на.

Голотип — ПИН, № 3320/287, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Украина, Харьковская обл., Изюмский р-н, правый берегр. Береки в 3 км к северу от с. Большая Камышеваха, местонахождение Гаражовка; верхний триас, норийский ярус, протопивская свита.

O п и с а н и е (рис. 1, ϵ). Средних размеров насекомые. Передний край переднего крыла выпуклый. Костальное поле у основания RS в два раза шире субкостального. SC изогнута S-образно, с частыми простыми передними ветвями, заканчивается сразу за серединой крыла. R с тремя простыми передними ветвями. RS начинается на границе базальной трети крыла, начинает ветвиться перед его дистальной третью, гребенчатый вперед, с четырьмя ветвями. МА начинает ветвиться за серединой крыла, дихотомическая, с четырьмя ветвями. МР начинает ветвиться у середины крыла, двуветвистая. СиА₁ с двумя окончаниями, дистальная ветвь закачивается в дистальной четверти крыла, сохранившаяся часть СиА2 изогнута S-образно. CuP прямая. Окраска в виде полос вдоль поперечных жилок в базальной трети крыла.

Размеры в мм. Длина переднего крыла – 16.

С р а в н е н и е. Новый вид наиболее сходен с Sh. australis Rasnitsyn, 1982 из верхнетриасового местонахождения Маунт Кросби (низы ипсвичской серии Квинсленда, Австралия), от которого отличается S-образно изогнутыми SC и CuA_2 . У Sh. australis SC и CuA_2 не изогнуты S-образно (Расницын, 1982).

Материал. Голотип.

Род Geinitziella Aristov, gen. nov.

Название рода — от рода Geinitzia.

Типовой вид — G. rasnitsyni sp. nov.

Д и а г н о з. SC слабо S-образно изогнута. RS гребенчатый вперед. CuA_1 с тремя ветвями, гребенчатая назад, CuA_2 прямая. Интеррадиальное поле в своем основании сужено.

Видовой состав. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Новый род наиболее сходен с родом Geinitzia Handlirsch, 1906, от которого отличается гребенчатой назад CuA_1 . У Geinitzia CuA_1 гребенчатая вперед, двуветвистая (Стороженко, 1998) или дихотомическая (Cui et al., 2012).

Geinitziella rasnitsyni Aristov, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 4

Название вида—вчесть А.П. Расницына. Голотип — ПИН, № 2240/1902, прямой отпечаток неполного переднего крыла; Кыргыз-

стан, Ошская обл., Баткенский р-н, местонахождение Мадыген, обнажение Джайлоучо; средний—верхний триас, ладинский—карнийский ярус, мадыгенская свита.

Описание (рис. 1, д). Средних размеров насекомые. Передний край переднего крыла выпуклый. Костальное поле у основания RS в два раза шире субкостального. SC с простыми и Y-образными передними ветвями, заканчивается сразу за серединой крыла. RS начинается сразу за базальной третью крыла, с четырьмя или более ветвями. МА и MP начинают ветвиться перед дистальной третью крыла. MA с тремя или более ветвями, MP с двумя или более ветвями. CuA₁ заканчивается в дистальной четверти крыла. CuP прямая.

P а з м е р ы в м м. Длина переднего крыла — около 14.

Материал. Голотип.

34

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аристов Д.С. Фауна гриллоблаттидовых насекомых (Grylloblattida) конца поздней перми и начала триаса // Палеонтол. журн. 2004. № 5. С. 45—52.

Аристов Д. С. Обзор стратиграфического распространения пермских Grylloblattida (Insecta) с описанием новых таксонов // Палеонтол. журн. 2009. № 6. С. 37—45.

Аристов Д.С. Новые Grylloblattida (Insecta) из верхней перми и нижнего триаса Европейской России и верхней перми Казахстана // Палеонтол. журн. 2013. № 1. С. 48–56.

Аристов Д.С. Новые гриллоновые насекомые (Insecta: Gryllones) из местонахождения Бабий Камень (верхняя пермь России). Часть 2. Отряд Reculida и Gryllones ordinis incertis // Палеонтол. журн. 2020. № 2. С. 40—49. Аристов Д. С., Вапплер Т., Расницын А.П. Новые и малоизвестные Geinitziidae (Insecta; Grylloblattida) из триаса и

юры Европы, Средней Азии, Монголии и Южной Африки // Палеонтол. журн. 2009. № 4. С. 59–65.

Расницын А.П. Триасовые и юрские насекомые рода Shurabia (Grylloblattida, Geinitziidae) // Палеонтол. журн. 1982. № 3. С. 78–87.

Стороженко С.Ю. Систематика, филогения и эволюция гриллоблаттидовых насекомых (Insecta: Grylloblattida). Владивосток: Дальнаука, 1998. 207 с.

Aristov D.S. Classification of order Eoblattida (Insecta; Blattidea) with description of new taxa // Far East. Entomol. 2015a. № 301. P. 1–56.

Aristov D.S. New Gryllones (Insecta) from the Permian of Russia // Paleontol. J. 2015b. V. 49. № 12. P. 1310—1333. https://doi.org/10.1134/S0031030115120023

Aristov D.S. Reculida. Reculids // The Khasurty fossil insect Lagerstätte / Eds Kopylov D.S., Rasnitsyn A.P. N.Y., 2020. P. 1246–1247 (Paleontol. J. V. 54. № 11).

https://doi.org/10.1134/S0031030120110027

Aristov D.S., *Rasnitsyn A.P.* New insects from the Kungurian of Tshekarda fossil site in Permian Territory of Russia // Russ. Entomol. J. 2015. V. 24. № 1. P. 17–35.

Cui Y., Storozhenko S. Yu., Ren D. New and little-known species of Geinitziidae (Insecta: Grylloblattida) from the Middle Jurassic of China, with notes on taxonomy, habitus and habitat of these insects // Alcheringa. 2012. V. 36. № 2. P. 251–261.

https://doi.org/10.1080/03115518.2012.628806

Lara M.B., *Aristov D*. First records of Geinitziidae (Insecta: Grylloblattida) from Upper Triassic of Argentina (Mendoza) // Alcheringa. 2017. V. 41. № 2. P. 207—214. https://doi.org/10.1080/03115518.2016.1206323

Voigt S., Buchwitz M., Fischer J. et al. Triassic life in an inland lake basin of the warm-temperate biome — the Madygen Lagerstätte (Southwest Kyrgyzstan, Central Asia) // Terrestrial Conservation Lagerstätten: Windows into the Evolution of Life on Land / Eds Fraser N.C., Sues H.-D. Edinburgh: Dunedin Acad. Press, 2017. P. 65—104.

Zherikhin V.V. 1.4.2.1.4. Postburial factors // History of Insects / Eds Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.Q. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 36–39.

Объяснение к таблице IV

- Фиг. 1. Permoshurabia sukhonica sp. nov., голотип ПИН, № 3840/3102, переднее крыло.
- Фиг. 2. Shurabia minutissima sp. nov., голотип ПИН, № 2069/1495, переднее крыло.
- Фиг. 3. Shurabia izyumica sp. nov., голотип ПИН, № 3320/287, переднее крыло.
- Фиг. 4. Geinitziella rasnitsyni gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 2240/1902, переднее крыло.

New Geinitziidae (Insecta: Reculida) from Permian and Triassic of Eurasia

D. S. Aristov

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

New members of the family Geinitziidae (Insecta; Reculida) are described from Permian and Triassic of Eurasia: *Permoshurabia sukhonica* sp. nov. from the Isady locality (Upper Permian of Rissia, Severodvinian Stage), *Shurabia minutissima* sp. nov., *Geinitziella rasnitsyni* gen. et sp. nov. from the Madygen (Dzhailocho) locality (Middle–Upper Triassic of Kyrgyzstan, Ladinian–Carnian Stage), and *Shurabia izyumica* sp. nov. from the Garazhovka locality (Upper Triassic of Ukraine, Norian Stage) are described. Changes in the composition of Geinitziidae at the Permian-Triassic boundary are discussed.

Keywords: Insecta, Reculida, Geinitziidae, Upper Permian, Middle and Upper Triassic, new taxa

УДК 598.76.3.(470.31)

ЭВОЛЮЦИЯ ЖУКОВ ПОДОТРЯДА POLYPHAGA (INSECTA: COLEOPTERA) В ПОЗДНЕЙ ПЕРМИ И РАННЕМ—СРЕДНЕМ ТРИАСЕ

© 2022 г. Е. В. Ян^{а, *}, О. Д. Стрельникова^{а, **}

^aПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия
*e-mail: yan-e@mail.ru

**e-mail: ol.strelnikova@mail.ru
Поступила в редакцию 07.05.2021 г.

После доработки 27.08.2021 г. Принята к публикации 25.10.2021 г.

Даны краткая история изучения ранних этапов эволюции Polyphaga, а также на основе опубликованных данных разобраны причины их эволюционного успеха, позволившие Polyphaga занять доминирующее положение среди подотрядов Coleoptera с раннего мела и по настоящее время. Проанализирована морфология предков высших подотрядов жуков (семейства Ademosynidae и родов Archosyne и Ponomarenkium) из средней и поздней перми и триасовых предков (семейства Peltosynidae), с выделением ключевых особенностей их строения. Приведена оценка молекулярно-генетических и палеонтологических прогностических идей, предсказывавших облик и предполагаемый образ жизни древнейших Coleoptera. Показано, что базальные Polyphaga дают широкий спектр видов наравне с другими группами ранга инфраотряда среди насекомых с полным превращением.

Ключевые слова: Ademosynidae, Ponomarenkiidae, Ponomarenkium, Peltosyne, Peltosynidae, массовое вымирание

DOI: 10.31857/S0031031X22030175

ВВЕДЕНИЕ

Жуки подотряда Polyphaga являются одним из наиболее ярких примеров огромного биоразнообразия среди живых организмов. Представители Polyphaga начали доминировать в сообществах Coleoptera с мела (Пономаренко, 1983; Ponomarenko, 2003), и по числу видов и численности остаются абсолютно доминирующей группой среди современных жуков. Почти все современные жуки, с которыми человек сталкивается в природе, принадлежат к этому подотряду (за исключением жужелиц Carabidae, водных жуков плавунцов и вертячек Dytiscidae, Gyrinidae). Роlyphaga объединяет более 380 тыс. видов (это число предполагается гораздо выше за счет неописанных пока видов; см., напр., Stork et al., 2015), что составляет 90% всех жуков, почти 40% насекомых и около 25% видов живых организмов на Земле (Oberprieler et al., 2007; Ślipiński et al., 2011; Costello et al., 2012).

Подобный эволюционный успех Polyphaga объясняют несколькими причинами. Первой из них называют тесную связь представителей подотряда с широко распространенными и разнообразными кормовыми субстратами и местообита-

ниями, в первую очередь — с покрытосеменными растениями (Angiospermae), древесиной (McKenna et al., 2015, 2019), растительной подстилкой (McKenna, 2016), а также с различными грибами (Robertson et al., 2015). Ключом к усвоению такой малопитательной и сложной для переваривания пищи [примерно половина всех растительноядных насекомых — жуки (Farrell, 1998)], как растительные ткани, стали геномные инновации, передавшиеся путем горизонтального переноса генов (horizontal gene transfer, HGT) от бактерий и грибов и позволившие жукам (в первую очередь это касается Buprestoidea и Phytophaga) вырабатывать энзимы для самостоятельного переваривания растительных клеточных стенок (т.н. plant cell wall-degrading enzymes, PCWDEs), без участия симбиотических бактерий (Calderón-Cortés et al., 2010; Kirsch et al., 2014).

Среди других причин необычного многообразия называют относительно раннее время появления жуков в геологической летописи (ассельский век, около 298 млн л.н.), давшее им достаточно времени на диверсификацию, а также высокую скорость видообразования при общих низких темпах вымирания (имеются в виду таксо-

ны уровня семейства и выше), связываемых с механизмами экологического оппортунизма (Crowson, 1981; Farrell, 1998; Grimaldi, Engel, 2005; Hunt et al., 2007; McKenna, Farrell, 2009; McKenna et al., 2015). Экологический оппортунизм в этом ключе понимается как способность входить в новые адаптивные зоны (приближаясь по этому признаку к Hymenoptera и Diptera) путем развития ключевых эволюционных инноваций (Crowson, 1981; Lawrence, Newton, 1982; Beutel, 1997; Grimaldi, Engel, 2005). Таким образом, считается, что жуки используют уже существующие преадаптации, такие как, например, стратегии питания для освоения новых ниш (Leschen, 1993; McKenna, Farrell, 2006; Leschen, Buckley, 2007), примером может служить диверсификация и активное расселение покрытосеменных растений, образовавших растительные сообщества нового типа в мелу, и последовавшая за этим вспышка разнообразия у связанных с ними групп жуков, в первую очередь из инфраотряда Cucujiformia (см. Farrell, 1998; Bernhardt, 2000; McKenna, Farrell, 2009).

Граница перми и триаса 251 млн л.н. стала одним из таких ключевых этапов в эволюции жуков. поскольку данные палеонтологии, а также молекулярной генетики указывают на то, что именно в это время впервые появляются предки Polyphaga (Ponomarenko, 2003; Пономаренко, 2004; McKenna et al., 2015, 2019; Yan et al., 2017, 2018). В настоящее время до конца не ясно, как выглядели древнейшие представители Polyphaga, в чем заключались ранние этапы их эволюции и филогенетические отношения этой группы с оставшимися тремя рецентными подотрядами: Archostemata, Myxophaga и Adephaga (тем не менее, продемонстрирована монофилетичность всех четырех групп, см.: McKenna et al., 2015). К настоящему моменту уже накоплен большой объем информации по признакам как взрослых жуков, так и их личинок (особо стоит отметить стафилиноидную личинку Angarolarva Ponomarenko, 1985 из нижней-средней юры Сибири, местонахождения Усть-Балей, и триасовую Trialarva Prokin et Bashkuev, 2020 из верхнего триаса Германии, как примеры базально организованной личинки Роlyphaga), а также молекулярные данные по большинству современных семейств (см. Lawrence et al., 2011; Bocak et al., 2014; McKenna et al., 2015). Таксономическое положение Polyphaga среди остальных трех подотрядов остается неоднозначным, и уже опубликованы работы со всеми возможными вариантами расхождения ветвей (Киkalová-Peck, Lawrence, 1993, 2004; Hunt et al., 2007; Beutel et al., 2008; Misof et al., 2014; McKenna et al., 2015). Подобные полномасштабные исследования, призванные разрешить крупный таксономический вопрос, демонстрируют высокую эффективность при выяснении филогенетических отношений на уровне видов и родов, но теряют разрешающую способность прямо пропорционально повышению ранга изучаемых таксонов (McKenna et al., 2015; McKenna, 2016), что, вероятно, связано с пока еще недостаточной выборкой задействованных таксонов, и будет решено в будущем. Получается, что первый из двух масштабных биологических вопросов Polyphaga, заключающийся в выяснении их филогенетических связей с другими подотрядами, решается в основном при помощи кладистического анализа больших объемов закодированной информации о морфологических признаках, а также методами молекулярной генетики. Тогда как решение второй задачи – кем были ранние Polyphaga, от кого они произошли, через какие эволюционные этапы они прошли на пути к становлению современных таксонов - почти целиком опирается на результаты палеонтологических исследований.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сухие и смоченные 95% этанолом образцы просматривались под бинокуляром Leica M165C. Фотографии выполнены при помощи камеры Leica DFC 420, смонтированной на упомянутый бинокуляр, в приложении Leica Application Suite Version 3.4.1. Результирующие изображения получены с помощью Helicon Focus 5.1.28. Векторные рисунки по фотографиям и реконструкции выполнены в Corel Draw X8. Трехмерные модели .fbx выполнены в ZBrush 2020 по изображениям из соответствующих работ, результирующий рендер получен в Substance Painter версии 2020.2.2.

Условные обозначения: сплошные линии — границы склеритов и частей тела, борозды на склеритах; пунктирные линии — неотчетливые границы склеритов, частей тела и борозд, места повреждения отпечатка, места наложения одних частей тела на другие; точка-тире — бугры и рельеф поверхности склеритов. Длина всех масштабных линеек 1 мм. Классификация Coleoptera принимается по Дж. Лоуренсу (Lawrence et al., 2011). Обсуждаемая информация взята из опубликованных работ, поэтому данные об ископаемом материале специально не обсуждаются.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ДРЕВНЕЙШИХ POLYPHAGA И POLYPHAGA-ПОДОБНЫХ ФОРМ

Ранние гипотезы о строении, образе жизни и путях эволюции предковых Polyphaga выдвигались задолго до обнаружения реальных палеонтологических свидетельств (Crowson, 1960) и базировались на анализе морфологии современных групп

жуков (т.е., такие базальные полифаги оказывались комбинацией из плезиоморфных состояний всех возможных морфологических признаков).

Среди предполагаемых предковых признаков указывались такие, чья проверка на палеонтологическом материале оказывается практически невозможной:

- потеря питающих клеток в фолликулах яичников;
 - криптонефрические мальпигиевы сосуды;
- особенности строения метэндостернита (которые теоретически возможно наблюдать на отпечатках в качестве структур, проступающих через наружные покровы, если кутикула достаточно тонкая и позволяет видеть элементы эндоскелета, но это очень редкое явление).

Среди признаков редких, но подлежащих проверке на материале исключительно хорошей сохранности, указывались:

- потеря поперечных жилок на заднем крыле;
- нефункциональные дыхальца на восьмом сегменте брюшка;
- эдеагус с тегменом, схожим с таковым у Сисиjoidea (или его производными).

Одним из немногих признаков, который надежно работал на ископаемом материале, был тип строения задних тазиков, которые не должны были иметь вырезки на заднем крае бедренной покрышки. Предполагалось (Crowson, 1960), что ранние Polyphaga были мелкими или очень мелкими жуками, подобными современным Мухорнада или Clambidae (Polyphaga: Scirtiformia).

На первый взгляд, подобные рассуждения хорошо соотносятся с находками вероятных предков Polyphaga на пермо-триасовой границе в местонахождении Бабий Камень (Волков, 2012) или рассматриваемыми ниже пермскими миниатюрными жуками, однако сходство это лишь поверхностное, связанное с мелкими размерами отпечатков (табл. V, фиг. 3-7; см. вклейку). В настоящее время большинство признаков, указанных в качестве "плезиоморфий базальных Polyphaga", рассматриваются как продвинутые, специализированные признаки, например, криптонефрия является апоморфией Cucujiformia (см. Lawrence, Newton, 1982). Согласно схеме эволюции Polyphaga от очень мелких Myxophaga, предложенной Р. Кроусоном (Crowson, 1960), от них произошли некие "протополифаги", которые, в свою очередь, дали сразу три эволюционных ветви: стафилиноидную (соответствовавшую современному инфраотряду Staphylinoidea), эуцинетоидную (Scirtoidea) и дерместоидную (Bostrichoidea). Предполагалось, что все три группы появляются в конце триаса или начале юры, а в позднем мелу

вместе с покрытосеменными растениями возникают и наиболее продвинутые надсемейства. Сам процесс эволюции подотряда описывался как длительный и постепенный, с последовательным появлением все более продвинутых групп (Crowson, 1960, 1975, 1981).

По мере накопления фактического палеонтологического материала стало понятно, что личинки Polyphaga, эволюция которых считалась еще одним ключевым фактором эволюционного успеха подотряда, крайне редки в ископаемом состоянии в связи со своим скрытым образом жизни, часто непосредственно внутри питательного субстрата, и не смогут стать надежным свидетельством эволюционных преобразований Polyphaga на преимагинальных этапах. Еще одним препятствием в изучении стала общая тенденция Роlyphaga к редукции тех или иных морфологических структур: исчезновению швов, уменьшению числа мышц и жилок заднего крыла, а, значит, связанная с этим высокая вероятность независимого приобретения одного и того же состояния признака (Kasap, Crowson, 1975; Пономаренко, 1983; Lawrence et al., 2011). Последующие работы только усилили недоверие к признакам строения тела, поскольку раннее отделение Polyphaga от всех остальных подотрядов указывало на то, что, например, упрощение торакальной скелето-мускульной системы имело место независимо у неархостематных подотрядов, особенно у Мухорһаga (Beutel, Haas, 2000; Friedrich et al., 2009). Следствием таких особенностей строения стали повышенные требования к степени сохранности изучаемого материала. Даже для проверки такого "несложного для наружного наблюдения" признака, как криптоплеврия, т.е. превращения проплевры переднегруди во внутреннюю структуру, обеспечивающую площадь для прикрепления мышц (одного из основных признаков, отличающих Polyphaga от прочих жуков), необходим материал весьма хорошей сохранности, встречающийся крайне редко. Наиболее распространенные остатки жуков — изолированные надкрылья — оказались практически невостребованными для палеонтологических исследований, т. к. их строение является неспецифичным и могло быть очень сходным у представителей разных семейств, тогда как у отдельных видов внутри одного рода разительно отличаться (Пономаренко, 1983).

Упомянутые теоретические рассуждения о ранних Polyphaga, которые выглядели как некие Мухорhaga-подобные жуки (Crowson, 1960), подверглись критике, ведь оказывалось, что если представить себе гипотетического предка Polyphaga как собрание плезиоморфных состояний всех имеющихся у взрослого жука признаков, то он будет очень похож на представителя вымершего

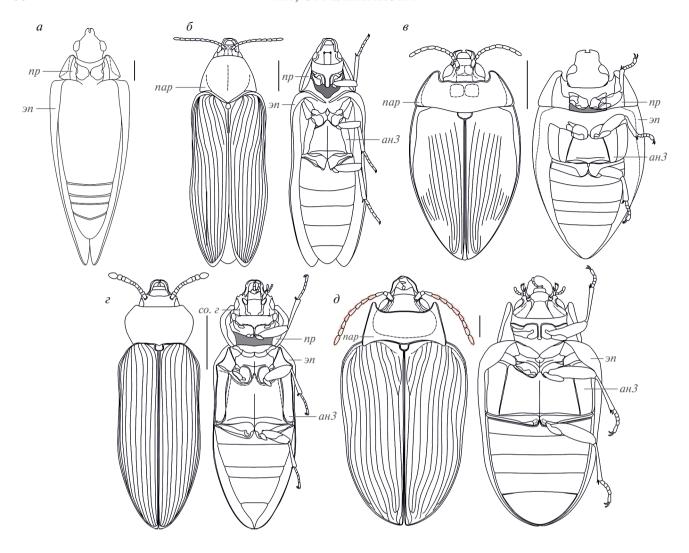


Рис. 1. Реконструкции облика пермских и триасовых жуков по опубликованным данным: a — Sylvacoleodes admirandus Ponomarenko, 1969; δ — Dolichosyne sulcata Ponomarenko, 1969, из: Yan et al. (2017), с изменениями; s — Archosyne permiana Ponomarenko, Yan et Huang, 2014, из: Yan et al. (2017), с изменениями; s — Ponomarenkium belmonthense (Yan et al., 2017), из: Yan et al. (2017), с изменениями; s — Peltosyne triassica Ponomarenko, 1977, из: Yan et al. (2018), с изменениями. Обозначения: s — метанэпистерн; s — параноталии; s — проплевра (также залита светло-серым; темно-серым отмечены открытые сзади впадины передних тазиков); s — субокулярный гребень; s — эпиплевра. Темно-серым цветом отмечены открытые сзади впадины передних тазиков.

семейства Ademosynidae (Coleoptera: Archostemata), и лишь его проплевры (рис. $1, \, 6, \, np$) будут полностью втянуты внутрь тела (Пономаренко, 1983).

За последующие 30 лет с момента публикации исследования Кроусона (1960) удалось накопить достаточно ископаемого материала для построения предварительного облика древнейших Роlyphaga (Lawrence, Newton, 1982; Пономаренко, 1983). Общими признаками предковой формы в обеих работах стали:

– наличие почти гомономных антенномеров;

- полностью или частично втянутые внутрь переднегруди проплевры;
- поперечные передние тазики, вырезанные сзади;
- поперечный метавентрит с отчетливым продольным и поперечным (паракоксальным) швами.

В основном полагающаяся на палеонтологические свидетельства концепция А.Г. Пономаренко (1983) изображала предковые формы Роlyphaga схожими со Scirtiformia или отчасти со Staphyliniformia. Выбор этих двух групп можно объяснить устойчивыми представлениями о сциртоидах как о наиболее базальных Polyphaga,

ввиду наличия у них наружных проплевр (как, напр., у Decliniidae), мембранозного сочленения мезо- и метавентрита и т.д.). В то же время, у стафилинид сохраняются такие нечастые для жуков признаки, как парные простые глазки (есть свидетельства даже о тройных глазках у единичной находки с Японских островов, однако это может быть морфологической абберацией, см.: Naomi, 1987), что "вписывалось" в гипотетический план строения древнейших Polyphaga. Из признаков указывались:

- Y-образный шов на голове (являющийся не настоящим швом, т.е. местом втягивания кутикулы внутрь тела, а линочной линией);
- мандибулы с отчетливой молярной частью и отчлененной простекой;
 - наружные про- и мезотрохантины;
- надкрылья с десятью точечными бороздами и пришовной бороздкой;
 - короткий мезовентрит без швов;
- мезококсальные впадины, не закрытые с боков метанэпистернами;
- метакоксы, идущие вдоль всего заднего края метавентрита и продолжающиеся вбок, отделяя брюшко от метанэпистернов;
- мембранозный второй брюшной стернит, закрытый метакоксами.

При этом отмечалась невозможность происхождения всего таксономического многообразия Polyphaga от миниатюризованных жуков, поскольку в таком случае необходимо допустить вторичное развитие сложных морфологических структур (таких как, например, жилкование крыльев Hydrophilidae, практически не несущее следов редукции), в обход закона Долло. Таким образом, по представлениям Пономаренко (1983), взрослый представитель древнейших Polyphaga оказывался короткоживущим насекомым, скорее всего, не питающимся, с чем и связывались многочисленные редукции в его строении. Все задачи по питанию возлагались на скрыто живущую личинку, обитавшую среди или внутри гниющей растительности, во влажных местообитаниях и являющуюся детрито- или мицетофагом.

Анализ находок из верхней перми и триаса позволил выявить группы-кандидаты на роль базальных Polyphaga. Одной из таких групп стало семейство Ademosynidae (рис. $1, \delta$), описанное в подотряде Archostemata (Пономаренко, 1968). Представители адемосинид обладали нетипичными для Archostemata надкрыльями с точечными бороздами; некоторые исследователи предлагали считать их наиболее базальными (stemgroup) Polyphaga (Crowson, 1981; Lawrence, 1999; Grimaldi, Engel, 2005), отмечая, тем не менее, их

необычные, уплощенные тела с ярко выраженными параноталиями, наличие наружных проплевр и габитуальное сходство с уже упомянутыми Scirtidae. Наличие отчетливых паранотальных выростов (рис. 1, пар) и общая уплощенная форма пронотума рассматривались как серьезный аргумент в пользу примитивности Ademosynidae. Современные базальные полифаги, действительно, обычно имеют уплощенную переднегрудь с боковыми выростами, тогда как у большинства таксонов выросты сокращаются до ребра на боковой стороне переднегруди или исчезают полностью. Жуки без параноталий или продольного ребра на переднегруди практически не встречаются среди мезозойских форм, даже в таких группах, как Curculionidae, где округлая в сечении переднегрудь встречается почти у всех современных форм (Пономаренко, 1983).

Пономаренко (1977) не считал Ademosynidae непосредственным предком Polyphaga, указывая на их явственные проплевры и триасовый возраст; он предлагал обратить внимание на еще один монотипический род - Peltosyne Ponomarenko, 1977 (рис. 1, ∂) из того же триасового местонахождения, где были найдены адемосиниды Dolichosyne (Ponomarenko, 1969). Peltosyne, на первый взгляд, походил на некий "генерализованный" образ жука, сочетая в своем строении плезиоморфные состояния большинства диагностических признаков, однако, уже обладал внутренними проплеврами. Тем не менее, на момент описания дальнейшее изучение Peltosyne не было продолжено ввиду очень ограниченной типовой серии (три образца), и род получил статус "Роlyphaga incertae sedis".

В дальнейшем указанные группы были переизучены и переописаны. Причем для Ademosynidae подтвердилось первоначальное их определение как Archostemata, которые независимо развили множество признаков, сходных с Polyphaga; таким образом, адемосиниды стали ярким примером параллельной эволюции, приведшей к образованию тупиковой ветви (все они вымерли в начале мела). Peltosyne, наоборот, были выделены в отдельное семейство базальных Polyphaga. Также впервые был реконструирован облик предковых форм подотряда с основой на версии разных исследователей (Yan et al., 2017, рис. 8; Ян и др., 2018).

Проходящие параллельно исследования нуклеотидных генов по большей части согласуются с упомянутыми палеонтологическими находками, утверждая, что "высшие жуки" (т.е. представители подотрядов Adephaga и Polyphaga) появляются в поздней перми (253 млн л.н.), и только две филогенетические линии переживают позднеперм-

ское массовое вымирание. Представители всех четырех подотрядов жуков фиксируются в палеонтологической летописи к концу триаса (Пономаренко, 1983; Ponomarenko, 2002; Papier et al., 2005; McKenna et al., 2015). Временем разделения Polyphaga на современные инфраотряды (т.е., на Scirtiformia, Staphyliniformia, Scarabaeformia, Elateriformia, Derodontiformia, Bostrichiformia и Cucujiformia) также указан конец триаса или, самое позднее, начало юры. Следует отметить, что это пока лишь теоретические предсказания, и палеонтологические свидетельства для всех указанных таксонов известны из намного более молодых отложений. Самые продвинутые семейства возникают в мелу (Grimaldi, Engel, 2005; Hunt et al., 2007; McKenna, Farrell, 2009; McKenna et al., 2015, 2019).

ПЕРМСКИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ SENSU STRICTO

Поздняя пермь была временем расцвета Archostemata, а также близких к ним базальных групп жуков (т.н. stem-group Coleoptera). Совокупность таксономических групп, за исключением Tshekardocoleidae (рис. 1, a), Permocupedidae и Rhombocoleidae, понимается в настоящей работе как "Coleoptera sensu stricto" за вычетом базальных групп. Возникновение первых Polyphaga на границе перми и триаса предсказывалось задолго до получения данных по молекулярной филогении (Hunt et al., 2007; McKenna et al., 2019), на основе изучения изолированных надкрылий с рядами точечных борозд и их процентного соотношения с надкрыльями иного строения в различных местонахождениях (Пономаренко, 1983, 2016; Ponomarenko, 2003). Надкрылья с продольными рядами точечных бороздок, лишенные бугорчатой скульптуры, ячей и видимых жилок (т.н. "основных", т.е. гомологичных крыловым жилкам), относят к семейству Permosynidae. Сходство в названии с Ademosynidae не случайно. Как уже было сказано, вымершие аберрантные Archostemata, такие как Ademosynidae, обладали надкрыльями именно такого типа (в современной фауне среди Archostemata надкрылья с точками известны только у Jurodidae). Тем не менее, массовость надкрылий с подобной организацией, особенно в местонахождениях Восточной Европы (напр., Аристово, конец верхней перми, чансингский век, самые низы вятки, около 252 млн л.н.), указывает на возможность того, что в действительности, по крайней мере часть из них, могла принадлежать и представителям Adephaga и Polyphaga. Как уже было сказано, неспецифичность строения надкрылий большинства жуков (не считая Archostemata) оставляет большой простор для

спекуляций на тему об их таксономической принадлежности (поскольку для введения в практику анализа изолированных надкрылий требуется накопление больших объемов знаний по находкам из множества местонахождений. Тем не менее, это не является невозможным, стоит лишь взглянуть на методы изучения плейстоценовых Coleoptera), поэтому не подвергался сомнению лишь факт смены таксономического состава Coleoptera близ пермо-триасовой границы.

Если исключить Ademosynidae из кандидатов в предковые Polyphaga, наиболее древним местонахождением, из которого известны Polyphaga-подобные жуки, является местонахождение Иньпин на юге Китая (провинция Анхой) с остатками насекомых, найденными в одноименной свите. Возраст свиты Иньпин неоднократно пересматривался и изменялся от терминальной средней до начала поздней перми (см. Пономаренко и др., 2014). В настоящее время принято считать свиту Иньпин терминальной средней пермью (кэпитенский век, около 261 млн л.н., см.: Huang et al., 2007; Lin et al., 2010). Из темно-серых алевролитов Иньпин известно сразу несколько жуков, которые могут иметь отношение к высшим подотрядам Coleoptera. Первый из них – монотипический род Archosyne Ponomarenko, Yan et Huang, 2014.

Описанная по единственному отпечатку (полному, но достаточно плохо сохранившемуся экземпляру, что является обычным для палеозойских остатков) A. permiana Ponomarenko, Yan et Huang, 2014 (рис. 1, θ) изначально была отнесена к Ademosynidae на основании наличия наружных проплевр и способа закрывания средних тазиковых впадин с участием передних краев метанэпистернов (рис. 1, θ , aH3), что сделало ее древнейшим представителем семейства. Archosyne очень маленький жук (длина тела около 4.3 мм), по-видимому, с сильно уплощенным телом и прочными покровами, несущими парные бугры на голове в местах прикрепления усиков и у переднего края пронотума. Еще одной особенностью Archosvne является сильно поперечный пронотум, почти втрое превышающий ширину головы. При этом уплощенные параноталии оказываются относительно узкими. Особенностью надкрылий было то, что они, скорее всего, лежали "плашмя" сверху на теле таким образом, что эпиплевра (рис. 1, эп) не прикрывала тело с боков (иначе пришлось бы предположить, что она была необычайно широкой). Единственный похожий пример такой организации сцепления между эпиплеврой и телом встречается у Tshekardocoleidae (см. Пономаренко, 1969, рис. 29, 30), относящихся к древнейшим (т.н. stem-group) предкам Coleoptera (рис. 1, a). Анализ вышеупомянутых признаков вынудил в более поздних работах исключить Archosyne из состава Ademosynidae (Yan et al., 2017). Среди других признаков, указывающих на необходимость ее отделения от Ademosynidae:

- наличие выступающих вперед передних углов пронотума;
 - прямой передний край пронотума;
- интеркоксальный отросток пронотума более короткий, чем прококсы;
 - наличие смежных мезококс;
 - уплощенные основания надкрылий.

Archosvne получила статус "Coleoptera incertae sedis" до момента появления новых находок, потенциально способных уточнить ее связь с Роlyphaga или с какой-то иной группой жуков. Archosyne являлась единственной находкой Coleoptera s. s. из Иньпин, получившей формальное описание. Однако, из того же местонахождения известны отпечатки двух других необычных жуков. У одного из них сходный с Archosyne размер (до 5 мм), но гораздо более удлиненное тело с прогнатной головой, почти не скрытой основанием пронотума, выступающими вперед мандибулами и крупными глазами. Габитуально такой жук очень близок к тому, что впоследствии был описан из Австралийского позднепермского (татарский век) местонахождения Бельмонт (Yan et al., 2017; Ян и др., 2018). Второй неописанный жук с вальковатым телом, гладкими покровами, надкрыльями без борозд и бугорков и поперечной прогнатной головой не имел отношения к Polyphада, однако предварительно был определен как принадлежащий семейству Triaplidae (А.Г. Пономаренко, личн. сообщ.), считающемуся представителями базальных Adephaga. Жуки такого типа неизвестны из одновозрастных местонахождений европейской части России и Сибири, и появляются лишь в терминальной перми (чансингский век), делая, таким образом, Иньпин уникальным по фаунистическому комплексу жуков.

Следующей ключевой для понимания позднепермского этапа эволюции жуков современного типа является находка Ponomarenkium Yan et al., 2018 (рис. 1, г; табл. V, фиг. 1, 2), известного из немного более молодых отложений местонахождения Бельмонт, расположенного к северу от Сиднея (Новый Южный Уэльс, поздняя пермь, татарский век). В палеоэкологических реконструкциях территория, занятая местонахождением, интерпретируется как система болот и соединяющих их водных потоков. Находки насекомых Бельмонта происходят из тонких кремнистых сланцев свиты Коудас Бэй со средней толщиной в 30 см, выходящих на поверхность на площади около 20 км. Местонахождение образовалось в результате захоронения одновременно большого количества насекомых под оседающим после извержения вулкана пеплом (т.н. snapshot kill), что позволяет моделировать условия среды на основе процентного соотношения разных групп (Beattie, 2007). Ископаемый энтомокомплекс Бельмонт известен достаточно давно, с XIX в. (Knight, 1950), отсюда собраны несколько тыс. отпечатков насекомых из 11 отрядов, среди которых по количеству обнаруженных остатков преобладают Protelytroptera, Hemiptera, Mecoptera и Coleoptera (Riek, 1968). Последние составляют почти 20% от всех находок (Beattie, 2007). Однако, как и в случае с Иньпин, очень немногие отпечатки получили в итоге формальное описание, в основном это — изолированные надкрылья (Tillyard, 1924). Наиболее многочисленная группа среди жуков — Permosynidae. Также обнаружены Permocupedidae, Rhombocoleidae, Taldycupedidae, Asiocoleidae и Schizocoleidae (Yan et al., 2013).

Обладая сравнимыми с Archosyne размерами тела (4.5 мм), похожей прогнатной головой и надкрыльями с продольными бороздами (в качестве одного из важнейших элитральных признаков указывалась организация борозд на вершинах надкрылий; А.Г. Пономаренко, перс. сообщ.), Ponomarenkium, тем не менее, мало чем отличался от современных жуков (например, уже упомянутых в качестве примера возможных древнейших Polyphaga Scirtoidea, а точнее, Decliniidae). Он уже лишен сильно поперечного, имеющего форму плоского щита пронотума (а также и параноталий). Надкрылья, судя по всему, плотно соприкасаются с телом, подразумевая наличие запирающего механизма между эпиплеврой и тораксом (скорее всего, брюшко Ponomarenkium все еще не участвовало в фиксации надкрылий и формировании полноценной субэлитральной полости), тогда как надкрылья Archosyne фиксировались на теле лишь в районе плеч (самое основание надкрылья). Тем не менее, среди плезиоморфных признаков указываются: наличие субокулярных гребней на голове (рис. 1, г, со.г), сохранение обоих, продольного и поперечного (паракоксального) швов на мезо- и метавентрите, а также очень необычная, коническая форма пятичленикового брюшка с сильно заостренным, суженным последним стернитом. Несмотря на наличие проплевры (хотя она была заметно уже, чем у Archosyne), у жука из Бельмонта уже отсутствовали метатрохантины, а метанэпистерны не принимали участия в закрывании с боков мезококсальных впадин. Покровы тела лишены примитивной бугристой скульптуры (табл. V, фиг. 1, 2) и были гладкими, либо слабопунктированными. Также отсутствуют бугры на голове и пронотуме (Yan et al., 2017). Без отнесения Ponomarenkium к одному из четырех подотрядов, авторы указывали, что этот таксон мог бы принадлежать как базальным представителям Polyphaga, так и Мухорhaga. Однако, у него нет характерной черты последних — широкого, часто мембранозного щелевидного контакта между мезо- и метавентритом (см. Beutel, Haas, 2000). Еще одним важным событием для систематики древнейших жуков современного облика, связанным с обнаружением Ponomarenkium, стало выделение отдельного семейства для подобных жуков (Yan et al., 2017).

Ранние прогнозы о происхождении Polyphaga от форм, близких к Scirtoidea или Derodontidae, не подтверждаются реальными палеонтологическими находками пермских жуков, рассмотренными выше. По молекулярным данным, базальное разделение между Scirtoidea + Derodontidae и всеми остальными надсемействами Polyphaga произошло предположительно в триасе, примерно 229 млн л.н. (МсКеппа et al., 2015, 2019). По морфологическим признакам эти группы также противопоставляются всем остальным Polyphaga (см., напр., Lawrence et al., 2011), однако это, скорее всего, связано с наличием в матрице признаков наружных проплевр. К апоморфиям семейства можно отнести:

- очень узкий межтазиковый отросток простернума, фактически оставляющий передние тазики соприкасающимися;
- мезовентрит без ямки для вкладывания межтазикового отростка простернума;
 - внутренние задние трохантины;
- апикальный брюшной стернит с заостренной, шиповидной вершиной.

При этом находки ископаемых Scirtoidea появляются не ранее юры и мела (Hong, 1995; Kaddumi, 2007; Kirejtshuk, Ponomarenko, 2010), так же как и юрских Derodontidae (Cai et al., 2014).

Среди возможных кормовых субстратов и мест обитания как для древнейших жуков, таких как Tshekardocoleidae, так и для пермо-триасовых предков высших подотрядов, указана древесина. Обычно подразумевают влажную, обильно пронизанную грибными гифами древесину, возможно, уже мертвых деревьев (Пономаренко, 1969; Ponomarenko, 2003; Grimaldi, Engel, 2005; Hayгольных, Пономаренко, 2010). Однако существующие уже довольно давно представления о подобном образе жизни жуков во многом являются следствиями применения принципа актуализма, когда на базальных Coleoptera проецируют образ жизни современных Cupedidae и Ommatidae (Coleoptera: Archostemata), у которых древогрызущими являются только личинки (Hörnschemeyer, Yavorskaya, 2016; Hörnschemeyer, Beutel, 2016), Toгда как для взрослых Cupedidae указывается пита-

ние пыльцой (Crowson, 1962). О находке ископаемых следов питания жуков древесиной сообщается из поздней перми Китая (чансингский век, около 254—252 млн л.н.). Из отложений, близких по возрасту тем, откуда был описан Ponomarenkium, происходят следы питания камбием и древесиной хвойных. Повреждение представляет собой уже очень сложную структуру с материнским ходом, прогрызенным через кору в камбий, где была организована яйцевая камера, от которой в одном направлении отходит гребенчатая последовательность личиночных ходов, заканчивающихся выходным отверстием. В современной фауне похожие повреждения оставляют специализированные ксилофаги и ксилобионты из инфраотрядов Bostrichiformia и Cucujiformia. Подобный пример заботы о потомстве оказывается одним из самых древних у жуков (Feng et al., 2017; см. также Feng et al., 2019, с примерами еще более древних повреждений древесины, не связанных, впрочем, с деятельностью Polyphaga). Подобные находки могут косвенно указывать на правильность предположений, упомянутых выше, о питании древесиной как о ключевом факторе, ставшем залогом невероятного разнообразия Polyphaga. Если принять это предположение, тогда питание древесиной также привело в будущем к развитию таких специализированных форм растительноядности, как минирование листьев и заражение растений грибами, специально принесенными насекомым в только что прогрызенный ход, что характерно для некоторых современных Platypodinae и Scolytinae (Johnson et al., 2018; McKenna et al., 2019).

ТРИАСОВЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ POLYPHAGA

Хотя считается, что кризисные события на границе перми и триаса не только не сказались отрицательно на эволюционном успехе жуков, но и послужили триггером к возникновению и расцвету современных подотрядов, находок, приходящихся на ранний триас, крайне мало. Это объясняется общим падением численности многих таксонов и их временному исчезновению из тафономического окна, а также распространением грубозернистых осадков, усложнявших сохранение отпечатков (Пономаренко, 2016).

Одно из немногих известных местонахождений данного возраста — Бабий Камень, расположенное в Кемеровской области, где в кедровских слоях мальцевской свиты было найдено необычайно большое количество остатков жуков (около 80 экз. к 2001 г. и несколько сотен на настоящий момент) и, что особенно важно, многие из которых представлены отпечатками целых тел (Ponomarenko, 2003; Yan et al., 2018). Несмотря на то, что возраст свиты до сих пор обсуждается и

разными авторами интерпретируется как поздняя пермь (Садовников, Орлова, 1994; Lozovsky, Korchagin, 2013; Садовников, 2016) или ранний триас (Kozur, Weems, 2011), находки оттуда, несомненно, имеют ключевое значение для понимания ранней эволюции высших подотрядов жуков. Среди пока неописанных образцов (табл. V. фиг. 3—7) имеются мелкие (до 5 мм длиной) жесткокрылые удлиненно-овальной формы (немногим более чем вдвое длиннее своей ширины), обладающие крупными (слегка короче пронотума) головами, узким простернумом и близко расположенными средними тазиками. Их параноталии довольно узкие, что требует дополнительной проверки, однако на данный момент не удается обнаружить у них следы внешних проплевр. Перечисленные особенности (а также относительно хорошая для нижнего триаса степень сохранности) делают находки из местонахождения Бабий Камень очень перспективными для понимания становления Polyphaga в период активной перестройки экосистем, тем более что из этого же местонахождения описан самый ранний представитель второго по величине подотряда жуков, Adephaga (Yan et al., 2018).

Только к началу позднего триаса (карний, около 225 млн л. н.) появляются несомненные представители базальных Polyphaga – вымершее семейство Peltosynidae (рис. 1, ∂). Эти жуки разительно отличаются от всех более ранних претендентов на роль древнейших Polyphaga своими довольно крупными размерами, до 15 мм. Т.е., пока не объясненная тенденция на миниатюризацию, свойственная пермским и раннетриасовым жукам, проходит. Будучи непохожими ни на Scirtoidea, ни на Derodontoidea, и являясь скорее неким генерализованным представителем Coleoptera, Peltosynidae демонстрируют уже полностью внутреннюю проплевру, массивный грызущий ротовой аппарат, укороченный, полностью разделяющий передние тазики простернум, также продольный и поперечный швы на метавентрите и, что не встречается у современных Роlyphaga, на мезовентрите. Для них также характерен слабо модифицированный и считающийся исходным для Polyphaga трехлопастной эдеагус. Оригинальное помещение Peltosyne в Polyphaga (Пономаренко, 1977) подтверждается отсутствием у них наружной плевры, открытыми сзади впадинами передних тазиков и метанэпистернами, не участвующими в образовании впадин средних тазиков. Последний признак также отличает Peltosynidae от Ademosynidae. Признак, объединяющий их со всеми "неархостематными" подотрядами - отсутствие наружного метатрохантина. Присутствие молы на мандибулах отдаляет Peltosyne от Archostemata и Adephaga и сближает с Роlyphaga и Myxophaga. Относительно уплощенное тело, грубая скульптура покровов (лишенная при

этом бугорков), крупные выступающие мандибулы с тупыми вершинами и мощным мезальным зубцом, и борозды для вкладывания антенн указывают на вероятную связь Peltosynidae с древесиной и подтверждают предположения о ксилобионтности и ксиломицетофагии, как об исходном для Роlyphaga образе жизни. Многочисленные хвойные, птеридоспермы, цикадофиты и кордаиты, произраставшие по берегам речного оазиса Джайляучо (Buchwitz, 2011; Franeck et al., 2012), окруженного ксероморфными долинами с теплым континентальным климатом и сезонными изменениями температуры (Сикстель, 1962, 1965; Пономаренко, 1969), предоставляли бы в таком случае микроареалы для жизни и питания Peltosynidae. Можно предположить, что похожие жуки были среди первых насекомых-опылителей покрытосеменных и голосеменных, а полинофагия могла стать промежуточной диетой между генерализованными детритофагией, микофагией и сапрофагией (древнейшие способы питания, согласно Ponomarenko, 2003, для stem-group Coleoptera, появившиеся задолго до возникновения тесной связи между жуками и покрытосеменными растениями) и специализированной растительноядностью, как у современных Phytophaga (Rainford et al., 2015; Peris et al., 2017; Cai et al., 2018; Liu et al., 2018; McKenna et al., 2019).

Хотя пермский этап становления Polyphaga до сих пор остается наиболее загадочным, а таксоны, приведенные в качестве примеров, имеют статус incertae sedis или Coleoptera s. s., их связь с высшими подотрядами жуков сложно отрицать. Даже несмотря на то, что в оригинальном исследовании (Yan et al., 2017) Ponomarenkium указан как возможный предок и для Polyphaga, и для Мухорhaga, в действительности реальные свидетельства ранних этапов эволюции миксофаг появляются лишь в триасе (Fikáček et al., 2019), причем уже демонстрируют сильное сходство с одним из современных семейств.

Можно предположить, что накопление палеонтологических данных приведет к переносу Ponomarenkiidae в один из существующих подотрядов, как это уже произошло с Peltosyne. Переходные формы между базальными жуками stemgroup и Polyphaga следует искать в пограничных пермо-триасовых местонахождениях, таких как Бабий Камень, а также Бор-Тологой, Караунгир, Недуброво и Тихвинское.

* * *

Настоящее исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта 20-14-50499.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волков А.Н. Ископаемые жуки местонахождения Бабий Камень (пермь-триас Кузбасса) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы — 2012. М.: ПИН РАН, 2012. С. 49—53.

Пономаренко А.Г. Жуки-архостематы юры Каратау // Юрские насекомые Каратау / Ред. Родендорф Б.Б. М.: Наука, 1968. С. 118—138.

Пономаренко $A.\Gamma$. Историческое развитие жесткокрылых — архостемат. М.: Наука, 1969. 240 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 125).

Пономаренко А.Г. Состав и экологическая характеристика мезозойских жесткокрылых. Подотряд Adephaga. Инфраотряд Staphyliformia // Мезозойские жесткокрылые / Ред. Родендорф Б.Б. М.: Наука, 1977. С. 8—119 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 161).

Пономаренко А.Г. Историческое развитие жесткокрылых насекомых. Дисс. ... докт. биол. наук. М., 1983. 413 с.

Пономаренко А.Г. Жуки (Insecta, Coleoptera) поздней перми—раннего триаса // Палеонтол. журн. 2004. № 2. С. 185—196.

Пономаренко А.Г. Насекомые во временных окрестностях пермо-триасового кризиса // Палеонтол. журн. 2016. № 2. С. 68-81.

Наугольных С.В., *Пономаренко А.Г.* Предполагаемые следы питания жуков в древесине кониферофита из казанского яруса Прикамья // Палеонтол. журн. 2010. № 4. С. 105-110.

Пономаренко А.Г., Ян Е.В., Хуан Д. Новые жуки (Coleoptera) из терминальной средней перми Китая // Палеонтол. журн. 2014. № 2. С. 90—98.

Садовников Г.Н. Эволюция биома траппового плато средней Сибири // Палеонтол. журн. 2016. № 5. С. 87—99.

Садовников Г.Н., Орлова Э.Ф. Таймырский ярус — терминальный ярус континентальной перми // Докл. Акад. наук. 1994. Т. 338. № 5. С. 658—661.

Сикстель Т.А. Флора поздней перми и раннего триаса южной Ферганы // Стратиграфия и палеонтология Узбекистана и сопределенных районов. Т. 1. Ташкент: Изд-во Акад. наук УзССР, 1962. С. 284—414.

Сикстель Т.А. Триасовые высшие растения Советской Азии // Тез. докл. к Межвед. совещ. по континентальным отложениям мезозоя и кайнозоя Советской Азии и их биостратиграфии (3—5 февраля 1965 г.). Л., 1965. С. 19—20

Ян Е.В., Бейтель Р.Г., Битти Р., Лоуренс Джс.Ф. Ponomarenkium gen. nov., новое название для позднепермского рода Ponomarenkia Yan et al., 2017 (Insecta: Coleoptera) // Палеонтол. журн. 2018. № 2. С. 110.

Beattie R.G. The geological setting and palaeoenvironmental and palaeoecological reconstructions of the Upper Permian insect beds at Belmont, New South Wales, Australia // Afr. Invertebr. 2007. V. 48. P. 41–57.

Bernhardt P. Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated angiosperms // Plant Syst. Evol. 2000. V. 222. P. 293–320.

Beutel R.G. Über Phylogenese und Evolution der Coleoptera (Insecta), insbesondere der Adephaga // Verhandl. Naturwiss. Ver. Hamburg (NF). 1997. V. 31. S. 1–164.

Beutel R.G., Ge S.Q., Hörnschemeyer T. On the head morphology of Tetraphalerus, the phylogeny of Archostemata and the basal branching events in Coleoptera // Cladistics.

2008. V. 24. P. 270-298.

https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2007.00186.x

Beutel R.G., Haas F. Phylogenetic relationships of the suborders of Coleoptera (Insecta) // Cladistics. 2000. V. 16. P. 103–141.

https://doi.org/10.1006/clad.1999.0124

Bocak L., Barton C., Crampton-Platt A. et al. Building the Coleoptera tree-of-life for >8000 species: composition of public DNA data and fit with Linnaean classification // Syst. Entomol. 2014. V. 39. P. 97–110.

https://doi.org/10.1111/syen.12037

Booth R.G., Cox M.L., Madge R.B. Guides to Insects of Importance to Man. 3. Coleoptera. L.: Intern. Inst. of Entomology (C.A.B. International), 1990. 384 p.

Buchwitz M. Taxonomy, phylogeny, and palaeobiology of the Madygen Tetrapod Fauna // Unpubl. thesis. Freiberg, TU Bergakademie, 2011.

Cai C., Escalona H.E., Li L. et al. Beetle pollination of cycads in the Mesozoic // Current Biol. 2018. V. 28. P. 1–7. https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.06.036

Cai C.Y., Lawrence J.F., Ślipiński A., Huang D.Y. First fossil tooth-necked fungus beetle (Coleoptera: Derodontidae): Juropeltastica sinica gen. n. sp. n. from the Middle Jurassic of China // Eur. J. Entomol. 2014. V. 111. P. 299–302.

Calderón-Cortés N., Watanabe H., Cano-Camacho H. et al. cDNA cloning, homology modelling and evolutionary insights into novel endogenous cellulases of the borer beetle Oncideres albomarginata chamela (Cerambycidae) // Insect Mol. Biol. 2010. V. 19. P. 323–336.

https://doi.org/10.1111/j.1365-2583.2010.00991.x

Costello M.J., Wilson S., Houlding B. Predicting total global species richness using rates of species description and estimates of taxonomic effort // Syst. Biol. 2012. V. 61. P. 871–883.

https://doi.org/10.1093/sysbio/syr080

Crowson R.A. The phylogeny of Coleoptera // Ann. Rev. Entomol. 1960. V. 5. P. 111–134.

Crowson R.A. Observations on the beetle family Cupedidae, with description of two new fossil forms and a key to the recent genera // Ann. Mag. Natur. Hist. 13 ser. 1962. V. 51. P. 147–157.

https://doi.org/10.1080/00222936208651227

Crowson R.A. The evolutionary history of Coleoptera as documented by fossil and comparative evidence // Atti del Congr. Nazionale Italiano di Entomologia, Sassari – 20–25 Maggio 1974. Firenze, 1975. P. 47–90.

Crowson R.A. The Biology of the Coleoptera. L., N.Y., Toronto et al.: Acad. Press, 1981. 802 p.

Farrell B.D. "Inordinate fondness" explained: Why are there so many beetles? // Science. 1998. V. 281. P. 555—559. https://doi.org/10.1126/science.281.5376.555

Feng Z., Bertling M., Noll R. et al. Beetle borings in wood with host response in early Permian conifers from Germany // Paläontol. Z. 2019. Bd 93. № 3. P. 409–421.

https://doi.org/10.1007/s12542-019-00476-9

Feng Z., Wang J., Röβler R. et al. Late Permian wood-borings reveal an intricate network of ecological relationships // Nature Commun. 2017. V. 8. № 556. P. 1–6.

https://doi.org/10.1038/s41467-017-00696-0

Fikáček M., Beutel R.G., Cai C. et al. Reliable placement of beetle fossils via phylogenetic analyses — Triassic Leehermania as a case study (Staphylinidae or Myxophaga?) // Syst. Entomol. 2019. V. 45. P. 175–187.

https://doi.org/10.1111/syen.12386

Franeck F., Schneider J. W., Fischer J. et al. Mircovertebrate remains from the non-marine Triassic Madygen Formation of Kyrgyzstan // Thesis of Centenary Meeting of the Paläontologische Gesellschaft: Programme, abstracts, and field guides (24–29.09.2012). Berlin: Alfred-Wegener Stiftung, 2012. V. 3. P. 57–58.

Friedrich F., Farrell B.D., Beutel R.G. The thoracic morphology of Archostemata and the relationships of the extant suborders of Coleoptera (Hexapoda) // Cladistics. 2009. V. 25. P. 1–37.

Grimaldi D., Engel M.S. Evolution of the Insects. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2005. 755 p.

Hong Y.C. Fossil insects of the southern Ordos Basin // Acta Geol. Gansu. 1995. V. 4. № 1. P. 1–13.

Hörnschemeyer T., Beutel R.G. Ommatidae Sharp & Miur, 1912 // Handbook of Zoology, Vol. IV: Arthropoda: Insecta. Pt 38 Coleoptera, Beetles, Vol. 3: Morphology and Systematics (Phytophaga) / Eds. Leschen R.A.B., Beutel R.G. Berlin: Walter de Gruyter, 2016. P. 52–57.

Hörnschemeyer T., Yavorskaya M. Cupeididae Laporte, 1836 // Handbook of Zoology, Vol. IV: Arthropoda: Insecta. Pt 38 Coleoptera, Beetles, Vol. 3: Morphology and Systematics (Phytophaga) / Eds. Leschen R.A.B., Beutel R.G. Berlin: Walter de Gruyter, 2016. P. 44–48.

Huang D.Y., *Nel A.*, *Lin Q.B.*, *Dong F.B.* The first Glosselytrodea (Insecta) from the latest Middle Permian of Anhui Province, China // Bull. Soc. Entomol. France. 2007. V. 112. № 2. P. 179–182.

Hunt T., Bergsten J., Levkanicova Z. et al. A comprehensive phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a superradiation // Science. 2007. V. 318. P. 1913–1916. https://doi.org/10.1126/science.1146954

Johnson A.J., McKenna D.D., Jordal B.H. et al. Phylogenomics clarifies repeated evolutionary origins of inbreeding and fungus farming in bark beetles (Curculionidae, Scolytinae) // Mol. Phylog. Evol. 2018. V. 127. P. 229—238. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.05.028

Kaddumi H.F. Amber of Jordan. The Oldest Prehistoric Insects in Fossilized Resin. Amman: Eternal River Mus. of Natur. History, 2007. 298 p.

Kasap H., Crowson R.A. A comparative anatomical study of Elateriformia and Dascilloidea // Trans. R. Entomol. Soc. London, 1975, V. 126, P. 441–495.

https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1975.tb00858.x

Kirejtshuk A.G., Ponomarenko A.G. A new coleopterous family Mesocinetidae fam. nov. (Coleoptera: Scirtoidea) from Late Mesozoic and notes on fossil remains from Shar-Teg (Upper Jurassic, South-Western Mongolia) // Zoosyst. Ross. 2010. V. 19. № 2. P. 301–325.

Kirsch R., Gramzow L., Theißen G. et al. Horizontal gene transfer and functional diversification of plant cell wall degrading polygalacturonases: Key events in the evolution of herbivory in beetles // Insect Biochem. and Mol. Biol. 2014. V. 52. P. 33–50.

https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2014.06.008

Knight O. Le M. Fossil insect beds of Belmont, NSW// Rec. Austral. Museum. 1950. V. 22. P. 251–254.

Kozur H.W., Weems R.E. Detailed correlation and age of continental late Changhsingian and earliest Triassic beds: implications for the role of the Siberian Trap in the Permian-Triassic biotic crisis // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2011. V. 308. P. 22–40.

https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.02.020

Kukalová-Peck J., Lawrence J.F. Evolution of the hind wing in Coleoptera // Canad. Entomol. 1993. V. 125. P. 181–258. https://doi.org/10.4039/Ent125181-2

Kukalová-Peck J., Lawrence J.F. Relationships among coleopteran suborders and major endoneopteran lineages: evidence from hind wing characters // Eur. J. Entomol. 2004. V. 101. P. 95–144.

Lawrence J.F. The Australian Ommatidae (Coleoptera: Archostemata): New species, larva and discussion of relationships // Invertebr. Taxonomy. 1999. V. 13. P. 369—390.

Lawrence J.F., Newton A.F. Evolution and classification of beetles // Ann. Rev. Ecol. and Syst. 1982. V. 13. P. 261–290. https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001401

Lawrence J.F., Ślipiński A., Seago A.E. et al. Phylogeny of the Coleoptera based on morphological characters of adults and larvae // Ann. Zoologici (Warszawa). 2011. V. 61. № 1. P. 1–217.

https://doi.org/10.3161/000345411X576725

Leschen R.A.B. Evolutionary patterns of feeding in selected Staphylinoidea (Coleoptera): shifts among food textures // Functional Morphology of Insect Feeding / Eds. Schaefer C.W., Leschen R.A.B. Lanham, MD: Th. Say Publ. in Entomol.; Entomol. Soc. America, 1993. P. 59–104.

Leschen R.A.B., Buckley T.R. Multistate characters and diet shifts: evolution of Erotylidae (Coleoptera) // Syst. Biol. 2007. V. 56. P. 97–112.

https://doi.org/10.1080/10635150701211844

Lin Q.B., *Nel A.*, *Huang D.Y*. The first agetopanorpine mecopteroid insect from Middle Permian of China (Insecta: Mecoptera: Permochoristidae) // Ann. Soc. Entomol. France (N.S.). 2010. V. 46. \mathbb{N}_{2} 1–2. P. 62–66.

https://doi.org/10.1080/00379271.2010.10697639

Liu Z., Ślipiński A., Lawrence J.F. et al. Palaeoboganium gen. nov. from the Middle Jurassic of China (Coleoptera: Cucujoidea: Boganiidae): The first cycad pollinators? // J. Syst. Palaeontol. 2018. V. 16. P. 351–360. https://doi.org/10.1080/14772019.2017.1304459

Lozovsky V., Korchagin O. The Permian period ended with the impact of a "Siberia" comet on earth // Bull. New Mexico Mus. Natur. Hist. and Sci. 2013. V. 60. P. 224–229.

McKenna D.D. Molecular phylogenetics and evolution of Coleoptera // Handbook of Zoology, Vol. IV: Arthropoda: Insecta. Pt 38 Coleoptera, Beetles, Vol. 3: Morphology and Systematics (Phytophaga) / Eds. Leschen R.A.B, Beutel R.G. Berlin: Walter de Gruyter, 2016. P. 1–11.

McKenna D.D., Farrell B.D. Tropical forests are both evolutionary cradles and museums of leaf beetle diversity // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2006. V. 103. P. 1047–1051. https://doi.org/10.1073/pnas.0602712103

McKenna D.D., Farrell B.D. Beetles (Coleoptera) // The Timetree of Life / Eds. Hedges S.B., Kumar S. Oxford: Oxford Univ. Press, 2009. P. 278–289.

McKenna D.D., Shin S., Ahrens D. et al. The evolution and genomic basis of beetle diversity // Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 2019. V. 116. № 49. P. 24729—24737.

https://doi.org/10.1073/pnas.1909655116

McKenna D.D., Wild A.L., Kanda K. et al. The beetle tree of life reveals Coleoptera survived end Permian mass extinction to diversify during the Cretaceous terrestrial revolution // Syst. Entomol. 2015. V. 40. P. 835–880.

https://doi.org/10.1111/syen.12132

Misof M., Liu S., Meusemann K. et al. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution // Science. 2014. V. 346. P. 763–767.

Naomi S.I. Comparative morphology of the Staphylinidae and the allied groups (Coleoptera, Staphylinoidea) // Jap. J. Entomol. 1987. V. 55. P. 450–458.

Oberprieler R.G., Marvaldi A.E., Anderson R.S. Weevils, weevils, weevils everywhere // Zootaxa. 2007. V. 1668. № 1. P. 491–520.

https://doi.org/10.11646/zootaxa.1668.1.24

Papier F., Nel A., Grauvogel-Stamm L., Gall J.C. La diversité des Coleoptera (Insecta) du Trias dans le nordest de la France // Geodiversitas, 2005. V. 27. № 2. P. 181–199.

Peris D., Pérez-de la Fuente R., Peñalver E. et al. False blister beetles and the expansion of Gymnosperm-insect pollination modes before Angiosperm dominance // Curr. Biol. 2017. V. 27. P. 897–904.

https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.02.009

Ponomarenko A.G. Superorder Scarabaeida Laicharting, 1781. Order Coleoptera Linne, 1758. The beetles // History of Insects / Eds. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. Dordrecht: Kluwer Academic, 2002. P. 167–176.

Ponomarenko A.G. Ecological evolution of beetles (Insecta: Coleoptera) // Acta Zool. Cracov. 2003. V. 46 (suppl. – Fossil Insects). P. 319–328.

Rainford J.L., Mayhew P.J. Diet evolution and clade richness in Hexapoda: A phylogenetic study of higher taxa // Amer. Natur. 2015. V. 186. P. 777–791.

https://doi.org/10.1086/683461

Riek E.F. Undescribed fossil insects from the Upper Permian of Belmont, New South Wales (with an appendix listing the described species) // Rec. Austral. Museum. 1968. V. 27. P. 303–310.

Robertson J.A., Ślipiński A., Moulton M. et al. Phylogeny and classification of Cucujoidea and the recognition of a new superfamily Coccinelloidea (Coleoptera: Cucujiformia) //

Syst. Entomol. 2015. V. 40. P. 745–778. https://doi.org/10.1111/syen.12138

Ślipiński S.A., Leschen R.A.B., Lawrence J.F. Order Coleoptera Linnaeus, 1758 // Animal Biodiversity: an Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness / Ed. Zhang Z.-Q. Auckland: Magnolia Press, 2011. P. 203–208 (Zootaxa. V. 3148).

Stork N.E., McBroom J., Gely C., Hamilton A.J. New approaches narrow global species estimates for beetles, insects, and terrestrial arthropods // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2015. V. 112. P. 7519—7523.

https://doi.org/10.1073/pnas.1502408112

Tillyard R.J. Upper Permian Coleoptera and a new order from the Belmont beds, New South Wales // Proc. Linn. Soc. New South Wales. 1924. V. 49. P. 429–435.

Wiegmann B.M., Trautwein M.D., Winkler I.S. et al. Episodic radiations in the fly tree of life // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2011. V. 108. P. 5690–5695.

https://doi.org/10.1073/pnas.1012675108

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

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

Yan E.V., Lawrence J.F., Beattie R., Beutel R.G. At the dawn of the great rise: Ponomarenkia belmonthensis (Insecta: Coleoptera), a remarkable new Later Permian beetle from the Southern Hemisphere // J. Syst. Palaeontol. 2017. V. 16. № 7. P. 611–619.

https://doi.org/10.1080/14772019.2017.1343259

Yan E.V., Ponomarenko A.G., Beattie R., Wang B. Beetle body fossils and new elytra from the Upper Permian of New South Wales // 6th Intern. Congr. on Fossil Insects, Arthropods and Amber. Lebanon, Byblos, 2013. P. 31.

Объяснение к таблице V

Фиг. 1, 2. Ponomarenkium belmonthense (Yan et al., 2017), трехмерная реконструкция: 1 — на растительном субстрате, 2 — с вентральной стороны (демонстрируется неплотное прилегание дистальных частей надкрылий к телу). Фиг. 3—7. Остатки целых жуков из местонахождения Бабий Камень, которые могут принадлежать предкам Polyphaga: 3 — экз. ПИН, № 4887/705; 4 — экз. ПИН, № 4887/644; 5, 6 — экз. ПИН, № 4887/677: 5 — смоченный этанолом, 6 — сухой; 7 — экз. ПИН, № 4887/672.

Early Evolution of Beetles from Polyphaga Suborder (Insecta: Coleoptera) at the Permian—Triassic Border

E. V. Yan¹, O. D. Strelnikova¹

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

Brief overview of Polyphaga early stages evolution research history is given. Reasons for polyphagan unparalleled evolutionary success, which allowed them to become a dominant suborder since Early Cretaceous up to present time, is analyzed based on published data. Morphology of early finding of crown group beetles (family Ademosynidae, genera *Archosyne* Ponomarenko et al., 2014 and *Ponomarenkium* Yan et al., 2018) from the Middle and Late Permian and Triassic (family Peltosynidae) are evaluated morphologically, their key apomorphies are highlighted. Estimation of predicting theories based on molecular analysis, which aimed to reconstruct appearance and modus vivendi of earliest Polyphaga is given. Basal branching in Polyphaga, which gave a wide spectrum of forms, not less than in other infraorder-level taxa of Holometabola, helping them to survive through three out of five mass extinctions of Phanerozoic, is shown.

Keywords: Ademosynidae, Ponomarenkiidae, Ponomarenkium, Peltosyne, Peltosynidae, mass extinction

УЛК 565.768.1

ПЕРВАЯ НАХОДКА ЖУКА-ДОЛГОНОСИКА РОДА PSEUDANTHONOMUS DIETZ (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE) В МЕКСИКАНСКОМ ЯНТАРЕ

© 2022 г. А. А. Легалов^{а, b, c, *}

^аИнститут систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, 630091 Россия
^bАлтайский государственный университет, Барнаул, 656049 Россия
^cТомский государственный университет, Томск, 634050 Россия
*e-mail: fossilweevils@gmail.com

Поступила в редакцию 05.04.2021 г. После доработки 26.08.2021 г. Принята к публикации 14.09.2021 г.

В работе описан новый вид жука-долгоносика Pseudanthonomus antonkozlovi sp. nov. из нижнемиоценового мексиканского янтаря. Новый вид отличается от P. rufulus Dietz, 1891 из Канады и США более крупными размерами тела, длинной головотрубкой и сильнее утолщенными бедрами. Это первая ископаемая находка рода Pseudanthonomus и второй описанный представитель трибы Anthonomini в мексиканском янтаре.

Ключевые слова: Coleoptera, Curculioninae, ранний миоцен, мексиканский янтарь, новый вид

DOI: 10.31857/S0031031X22030072

Род Pseudanthonomus Dietz, 1891 включает в себя 35 современных видов, распространенных в Канаде и США, в Центральной и на севере Южной Америки, а также в Вест-Индии (Clark, 1987, 1990; Soto-Hernández et al., 2013). Девять видов отмечено в фауне Мексики (Clark, 1990). Представители четырех родов трибы Anthonomini известны в ископаемом состоянии (Legalov, 2015). Два вымерших рода, Cremastorhynchus Scudder, 1893 и Smicrorhynchus Scudder, 1893, описаны из терминального эоцена Флориссанта (Scudder, 1893). Виды современного североамериканского рода Coccotorus LeConte, 1876 выявлены также в этих отложениях (Scudder, 1893). Наиболее разнообразен в палеонтологической летописи род Anthonomus Germar, 1817, к которому отнесено 18 вымерших видов из палеоцена Аргентины (Cockerell, 1925), среднего-нижнего эоцена Грин Ривер (Scudder, 1890, 1893), Флориссанта (Scudder, 1893; Wickham, 1912), нижнемиоценовых мексиканского (Poinar, Legalov, 2015) и доминиканского янтарей (Legalov, Poinar, 2016; Легалов, 2019; Легалов, Пойнар, 2020), а также из плейстоцена Канады (Scudder, 1900).

В представленной работе описывается новый вид рода Pseudanthonomus из миоценового мексиканского янтаря. Это первая ископаемая находка этого рода и второй описанный представитель трибы Anthonomini в мексиканском янтаре.

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

Автор благодарит А.О. Козлова (Москва) за передачу янтаря с инклюзом и Б.А. Коротяева (С.-Петербург) за предоставление сравнительного материала из коллекций Зоологического ин-та РАН.

СЕМЕЙСТВО CURCULIONIDAE LATREILLE, 1802ПОДСЕМЕЙСТВО CURCULIONINAE LATREILLE, 1802

Триба Anthonomini C.G. Thomson, 1859 Род Pseudanthonomus Dietz, 1891

Pseudanthonomus antonkozlovi Legalov, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида в честь Антона Козлова (Москва), передавшего образец для изучения.

Голотип — ИСЭЖ, № MexA-2021/1; мекси-канский янтарь; ранний миоцен.

Описание (рис. 1). Тело красно-коричневое, покрытое редкими волосковидными чешуйками. Головотрубка длинная, явственно изогнутая, густо пунктированная. Ее длина в 1.8 раза больше длины переднеспинки, примерно в 5.7 раза больше ширины на вершине, примерно в 6 раз больше ширины на середине и на основании. Лоб пунктированный, уплощенный. Глаза

48

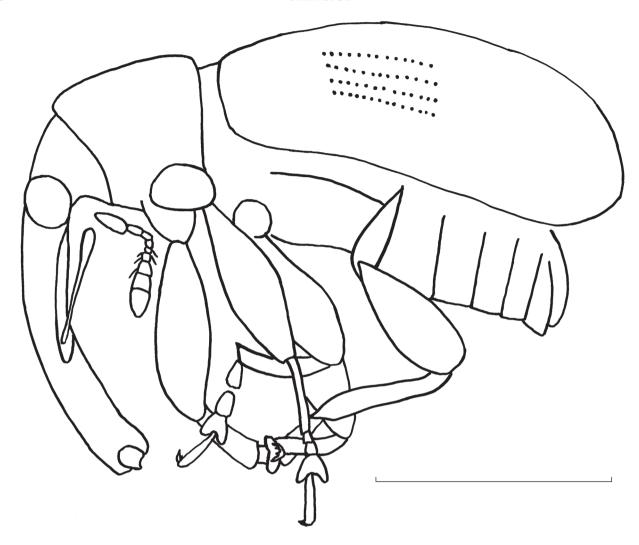


Рис. 1. Pseudanthonomus antonkozlovi sp. nov., голотип ИСЭЖ, № MexA-2021/1, общий вид, латерально, слева; мекси-канский янтарь. Длина масштабного отрезка соответствует 1 мм.

сильновыпуклые, округлые, немного длиннее своей ширины. Длина виска составляет 0.8 длины глаза. Усиковые бороздки длинные, направлены под глаз. Усики прикреплены возле середины головотрубки. Стволик длинный, почти прямой, немного не достигает глаза. Длина стволика в 8.4 раза больше ширины на вершине. Жгутик 6-чениковый. Первый-третий членики жгутика удлиненно-конические. Длина второго членика усиков в 2.6 раза больше ширины и составляет 0.3 длины стволика. Ширина второго членика усиков равна ширине стволика. Длина третьего членика усиков в 2.3 раза больше ширины и составляет 0.5 длины второго членика. Ширина третьего членика составляет 0.6 ширины второго членика. Четвертый-шестой членики жгутика широко-конические. Длина четвертого членика усиков в 2.5 раза больше ширины и составляет 0.6 длины третьего членика. Ширина четвертого членика составляет 0.7 ширины третьего членика.

Длина пятого членика усиков равна его ширине и составляет 0.6 длины четвертого членика. Ширина пятого членика в 1.5 раза больше ширины четвертого членика. Длина шестого членика усиков составляет 0.7 его ширины и длины пятого членика. Ширина шестого членика равна ширине пятого членика. Длина седьмого членика усиков в 2.0 раза короче его ширины и в 1.5 раза больше длины шестого членика. Ширина седьмого членика в 2.0 раза больше ширины шестого членика. Булава компактная, заостренная на вершине. Длина булавы в 2.6 раза больше ширины и составляет 0.5 длины жгутика. Длина первого членика булавы составляет 0.7 его ширины и в 1.7 раза больше длины седьмого членика усиков. Ширина первого членика булавы немного больше ширины седьмого членика усиков. Второй членик булавы примерно равен первому членику. Длина третьего членика булавы в 1.1 раза больше его ширины и в 1.6 раза больше длины второго членика булавы. Ширина третьего членика булавы немного больше ширины второго членика булавы. Переднеспинка колоколовидная, слабовыпуклая, редко пунктированная, без бокового киля. Надкрылья равномерно слабовыпуклые, без пучков чешуек или волосков. Длина надкрылий в 2.7 раза больше длины переднеспинки. Плечи слабовыпуклые. Бороздки с мелкими и частыми точками. Промежутки надкрылий слабовыпуклые, мелко пунктированные. Ширина промежутков в 5–6 раз больше ширины бороздок. Переднегрудь пунктированная, без заглазничных лопастей. Переднетазиковые впадины соединенные. Заднегрудь слабовыпуклая, ее длина примерно в 2.3 раза больше длины заднего тазика. Длина эпистерна заднегруди примерно в 5.6 раза больше ширины на середине. Брюшко слабовыпуклое. Вентриты почти гомономные. Края второго-четвертого вентритов прямые. Длина первого вентрита в 1.4 раза больше длины заднего тазика. Длина второго вентрита немного меньше длины первого вентрита. Длина третьего вентрита составляет 0.8 длины второго вентрита. Длина четвертого вентрита составляет 0.7 длины третьего вентрита. Длина пятого вентрита составляет 0.8 длины четвертого вентрита. Пигидий слабовыпуклый. Бедра булавовидные, редко и мелко пунктированные, без зубцов. Длина задних бедер в 2.4 раза больше ширины на середине. Голени слабо изогнутые, с небольшим ункусом. Лапки длинные. Первый членик удлиненно-трапециевидный. Второй членик трапециевидный. Третий членик двухлопастный, со щеточными подушечками. Пятый членик удлиненный. Коготки свободные, с небольшими зубцами у основания. Длина первого членика средних лапок в 1.6 раза больше его ширины на вершине. Длина второго членика средних лапок в 1.2 раза больше его ширины на вершине, немного короче первого членика. Ширина второго членика немного больше ширины первого членика. Длина третьего членика средних лапок немного меньше его ширины на вершине и в 1.1 раза больше длины второго членика. Ширина третьего членика в 1.4 раза больше ширины второго членика. Длина пятого членика средних лапок в 4.0 раза больше его ширины на вершине и в 1.6 раза больше длины третьего членика. Ширина пятого членика составляет почти 0.4 ширины третьего членика.

Размеры в мм: длина тела без головотрубки — 2.5; длина головотрубки — 1.1.

Сравнение. Три современных североамериканских вида рода Pseudanthonomus характеризуются довольно удлиненной формой тела, как и новый вид. Новый вид сходен с P. rufulus Dietz, 1891 покровом из узких редких волосковидных чешуек, отличаясь более крупными размерами тела, длинной головотрубкой и сильнее утолщенными бедрами. От P. crataegi (Walsh, 1867) он от-

личается равномерным чешуйчатым покровом, не образующим пятен, длинной головотрубкой с усиками, прикрепленными возле ее середины, и более толстыми бедрами. От Р. helvolus (Boheman, 1843) новый вид отличается довольно редкими покровами тела, длинной головотрубкой с усиками, прикрепленными возле середины, а также более толстыми бедрами. От остальных видов рода новый вид отличается удлиненной формой тела.

Замечания. Новый вид помещен в трибу Anthonomini подсемейства Curculioninae из-за не сросшихся на основании коготков пятого членика лапок, колоколовидной переднеспинки без бокового киля, прямых краев второго—четвертого вентритов брюшка, гомономных вентритов, явственно выпуклых глаз, переднегруди без заглазничных лопастей и надкрылий с явственными бороздками. Принадлежность к роду Pseudanthonomus подтверждают усиковые бороздки, направленные под глаз, шестичлениковый жгутик усиков, коготки с зубцами, соединенные передние тазиковые впадины и тело, покрытое волосковидными чешуйками.

Материал. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Легалов А.А., Пойнар Г. Новый вид жуков-долгоносиков рода Anthonomus Germar (Coleoptera: Curculionidae) из доминиканского янтаря // Палеонтол. журн. 2020. № 4. С. 64–66.

Clark W.E. Revision of the Nearctic species of Pseudanthonomus Dietz (Coleoptera: Curculionidae) // Col. Bull. 1987. V. 41. № 3. P. 263–285.

Clark W.E. The Neotropical species of Pseudanthonomus Dietz (Coleoptera: Curculionidae) // Trans. Amer. Entomol. Soc. 1990. V. 116. № 3. P. 655–695.

Cockerell T.D.A. Tertiary insects from Kudia River, Maritime province, Siberia // Proc. U.S. Nat. Mus. 1925. V. 68. № 5. P. 1-16.

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

Legalov A.A., Poinar G., Jr. A new species of the genus Anthonomus Germar, 1817 (Coleoptera: Curculionidae) in Mexican amber // Paleontol. J. 2016. V. 50. № 9. P. 986–990.

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

Scudder S.H. The Tertiary insects of North America // U.S. Geol. Surv. Terr. 1890. V. 13. P. 1–734.

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

50 ЛЕГАЛОВ

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

Soto-Hernández M., Jones R.W., Reyes-Castillo P. A key to the Mexican and Central America genera of Anthonomini

(Curculionidae, Curculioninae) // ZooKeys. 2013. V. 260. P. 31–47.

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

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1. Pseudanthonomus antonkozlovi sp. nov., голотип ИСЭЖ, № MexA-2021/1, общий вид, латерально, слева; мекси-канский янтарь. Длина масштабного отрезка соответствует 1 мм.

First Record of the Weevil Genus *Pseudanthonomus* Dietz (Coleoptera: Curculionidae) from Mexican Amber

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

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

²Altai State University, Barnaul, 656049 Russia

³Tomsk State University, Tomsk, 634050 Russia

A new species, weevil *Pseudanthonomus antonkozlovi* sp. nov. from Early Miocene Mexican amber is described and illustrated. The new species differs from *P. rufulus* Dietz, 1891 from Canada and USA in the larger body size, long rostrum and more widened femora. It is the first fossil record of the genus *Pseudanthonomus* and the second representative of the tribe Anthonomini described in Mexican amber.

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

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, № 3, c. 51–60

УЛК 56.016.3:551.734.3

ICRIODUS OLGABORISOVNAE SP. NOV. – НОВЫЙ ВИД КОНОДОНТОВ ИЗ МОСОЛОВСКОГО ГОРИЗОНТА (ЭЙФЕЛЬСКИЙ ЯРУС, СРЕДНИЙ ДЕВОН) ВОРОНЕЖСКОЙ АНТЕКЛИЗЫ

© 2022 г. В. М. Назарова^{а, *}, Л. И. Кононова^а

^а Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия *e-mail: VM516@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.02.2021 г. После доработки 26.10.2021 г. Принята к публикации 15.11.2021 г.

Описан новый вид конодонтов Icriodus olgaborisovnae sp. nov. из мосоловского горизонта (верхний эйфель) Воронежской антеклизы по материалам 4-х скважин. Ранее подобные формы определялись как I. arkonensis Stauffer, 1938. Однако исследования показали, что истинный I. arkonensis встречается в более поздних отложениях, в воробьевском горизонте живетского яруса среднего девона.

Ключевые слова: конодонты, Icriodus, новый вид, средний девон, мосоловский горизонт, Воронежская антеклиза

DOI: 10.31857/S0031031X22030096

ВВЕДЕНИЕ

Впервые икриодусы, описываемые в настоящей статье, были встречены В.А. Аристовым и Н.С. Овнатановой в мосоловском горизонте Воронежской антеклизы (Аристов, Овнатанова, 1985, 1990; Аристов, 1988) и определены как Ісгіоdus arkonensis Stauffer, 1938. Изображение было приведено только в одной работе (Аристов, Овнатанова, 1990); этот экземпляр сходен с лектотипом I. arkonensis тем, что боковые и срединные зубчики образуют семь поперечных рядов. Морфология конодонтовых элементов представителей рода Icriodus показана на рис. 1. Следует отметить, что на момент этих исследований с данного стратиграфического уровня [мосоловский горизонт соответствует зоне kockelianus стандартной конодонтовой шкалы (Решение..., 1990)] был известен только один таксон с большим количеством зубчиков (более пяти в боковых рядах) -I. regularicrescens Bultvnck, 1970. Однако, для него не характерно расположение зубчиков поперечными рядами. Впоследствии икриодусы, аналогичные найденным Аристовым и Овнатановой, были описаны под названием I. arkonensis из мосоловского горизонта Воронежской антеклизы в диссертациях В.М. Назаровой (1998) и С.-Ё. Ким (2001), а позднее опубликованы в монографии Л.И. Кононовой и Ким (Kononova, Kim, 2005) и статье Назаровой и Кононовой (2016а). Присутствие этого вида также неоднократно отмечалось нами в списках среди эйфельских икриодид (Назарова, 1995,

2011, 2016; Назарова и др., 2010; Назарова, Кононова, 2011, 2012, 2015, 20166; Кононова, Назарова, 2014; Кулашова и др., 2015).

Позднее при изучении вышележащих отложений Воронежской антеклизы, относимых к живетскому ярусу, нами были встречены конодонты, которые первоначально были определены в открытой номенклатуре как Icriodus sp. D (Назарова, Кононова, 2020а). Однако, при сравнении с типовой серией вида I. arkonensis, а также с многочисленными изображениями экземпляров этого вида, обнаруженными за пределами Воронежской антеклизы (Stauffer, 1938; Klapper et al., 1975; Weddige, 1977; Klapper, Johnson, 1980; García-López, 1986; Sparling, 1988, 1995; Uyeno, 1998; Narkiewicz, Bultynck, 2007 и др.), был сделан вывод, что Icriodus sp. D является видом I. arkonensis. Для I. arkonensis характерны: расширяющаяся к дорсальному концу платформа, низкий средний ряд зубчиков, соединение боковых зубчиков с зубчиками среднего ряда в многочисленные поперечные ряды, хорошо выраженный главный зубец. Эти признаки в полной мере проявляются у Icriodus sp. D. Вид I. arkonensis встречается преимущественно в отложениях живетского возраста. Впервые он был описан из живетских отложений (сланцы Аркона) провинции Онтарио (Канада) (Stauffer, 1938). Кроме того, присутствие вида I. arkonensis отмечалось в интервале зон ensensis средняя varcus штата Огайо (США) (Klapper, Johnson, 1980; Sparling, 1988, 1995), в зоне средняя varcus Канады (Uyeno, 1998), в интервале зон en-



Puc. 1. Морфология I-элементов рода Icriodus.

sensis—varcus Германии (Weddige, 1977) и Польши (Narkiewicz, Bultynck, 2007; Narkiewicz, 2011; Woroncowa-Marcinowska, 2012), в интервале зон Испании varcus-hermanni-cristatus средняя (García-López, 1986; García-López, Sanz-López, 2002), в интервале зон ensensis-нижняя varcus Марокко (Kaufman, 1998: Bultvnck, 2003), в инensensis-hemiansatus 30H Турции (Boncheva et al., 2009) и Западного Урала (Халымбаджа и др., 1985, 1990; Халымбаджа, Чернышева, 1990), в зоне hermanni-cristatus Ирана (Bahrami et al., 2015, 2019), в интервале зон varcus-hermanni-cristatus Таджикистана (Bardashev, Ziegler, 1985), в зонах нижняя varcus Индии (Draganits et al., 2002) и hemiansatus Южного Китая (Ji et al., 1992), в интервале зон ensensis-varcus Австралии (Mawson, Talent, 1989; Talent, Mawson, 1994).

Икриодусы, ранее определенные из мосоловского горизонта разрезов Воронежской антеклизы под названием I. arkonensis, отличаются от собственно вида I. arkonensis следующими признаками: боковые ряды субпараллельны среднему ряду зубчиков, который выше или равен боковым, а вместо хорошо развитого главного зубца присутствует свободный ряд, в котором главный зубец не выражен на фоне остальных зубчиков. Мы предлагаем здесь относить данные формы к самостоятельному виду I. olgaborisovnae sp. nov.

МАТЕРИАЛ

Изученный материал происходит из четырех скважин, пробуренных в разных частях Воронеж-

ской антеклизы: скв. Нарышкино 4177 (Орловская обл.), скв. Щигры-16 (Нижнекрасное) и Щигры-19 (Осиновка) (Курская обл.), скв. Задонская ЗДОЛ-1 (Липецкая обл.) (рис. 2, 3). Коллекция насчитывает 52 экз. и хранится на кафедре палеонтологии МГУ (№ 272). Фотографирование экземпляров было выполнено на СЭМ CamScan и Теscan Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН. При описании конодонтовых элементов использована пространственная ориентировка, предложенная М.А. Пурнелем с соавт. (Purnell et al., 2000).

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ BUДA ICRIODUS OLGABORISOVNAE SP. NOV.

Вид Icriodus olgaborisovnae sp. nov. – характерный представитель II комплекса конодонтов мосоловского горизонта Воронежской антеклизы (Назарова, Кононова, 2016а). Совместно с I. olgaborisovnae sp. nov. в одних и тех же образцах во всех изученных скважинах встречены I. formosus Nazarova, Polygnathus parawebbi Chatterton морфотип а, Coelocerodonthus sp.; в большинстве скважин – Pseudobipennatus ziegleri Kononova et Kim, Ctenopolygnathus taljashenkoae Kononova et Kim, I. gagievi Kononova et Kim. В скв. Нарышкино 4177 и Задонская ЗДОЛ-1 совместно с I. olgaborisovnae sp. nov. обнаружены также I. gordeevi Kononova et Kim, I. khalymbadzhai Kononova et Kim, I. lindensis Weddige, I. orri Klapper et Barrick, Linguipolygnathus oviformis Kononova et Kim; в

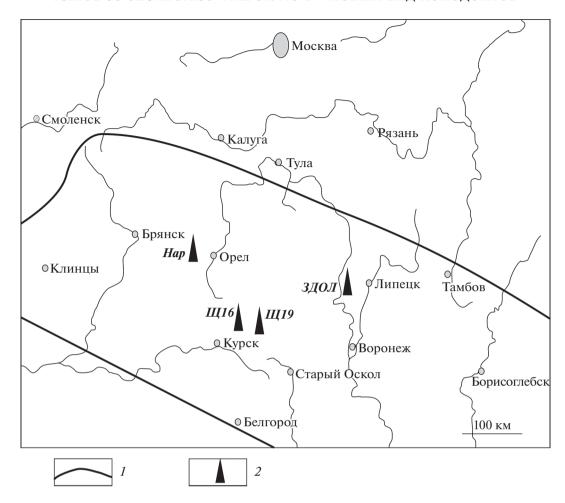


Рис. 2. Схема расположения изученных скважин: 1 — границы Воронежской антеклизы, 2 — скважины: Hap — Нарышкино 4177, III16 — Щигры-16 (Нижнекрасное), III19 — Щигры-19 (Осиновка), 3IOI — Задонская 1.

Нарышкино 4177 и Щигры-16 — Pol. рагаwebbi Chatterton морфотип β ; в Нарышкино 4177 и Щигры-19 — Pol. рагаwebbi Chatterton морфотип γ ; в Щигры-16 и Задонская ЗДОЛ-1 — Belodella sp. Кроме того, совместно с I. olgaborisovnae sp. nov. в скв. Задонская ЗДОЛ-1 встречены Pelekysgnathus iris Gagiev, I. norfordi Chatterton, I. struvei Weddige; в Щигры-19 — I. jejunus Nazarova, в Нарышкино 4177 — I. obliquus Klug.

Приведенные ассоциации конодонтов подтверждают возраст мосоловских отложений, который соответствует зоне kockelianus стандартной шкалы (Ziegler, Sandberg, 1990) на основании совместного присутствия Icriodus formosus, I. lindensis, I. struvei, Pseudobipennatus ziegleri и Polygnathus parawebbi (Назарова, Кононова, 2016а).

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ

При сравнении с другими видами можно отметить, что Icriodus olgaborisovnae sp. nov. близок к живетскому виду I. difficilis Ziegler, Klapper et

Johnson, 1976 и эйфельскому I. regularicrescens Bultynck, 1970 [сравнение этих трех видов приводилось нами ранее (Назарова, Кононова, 2020б), I. olgaborisovnae sp. nov. был упомянут в этой публикации, как Icriodus sp. VJ. У всех трех видов боковые ряды зубчиков субпараллельны среднему ряду, средний ряд не ниже боковых, имеется свободный ряд, в котором главный зубец (последний зубчик свободного ряда) может быть лишь незначительно выше остальных. Последний признак наиболее важен, поскольку характеристики свободного ряда и главного зубца являются наиболее значимыми признаками для определения видов рода Icriodus. Сходство этих видов позволяет внести уточнения в филогенетическую схему среднедевонских икриодид, предложенную К. Веддиге (Weddige, 1977). Исходным для всех вышеперечисленных видов является I. corniger Wittekindt. 1966. К настоящему моменту выделено несколько подвидов этого вида, некоторые из которых стали самостоятельными видами, поэтому правильнее говорить о группе видов I. corniger s.l. Морфология этих видов довольно разнообразна: боковые

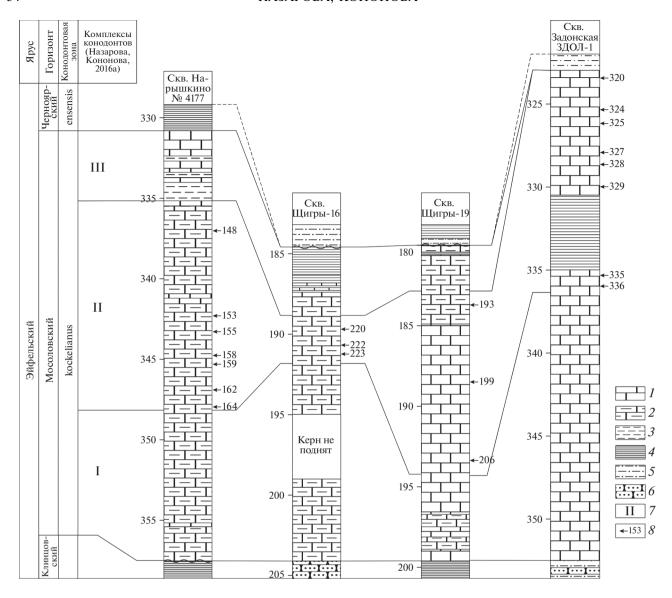


Рис. 3. Схема корреляции мосоловских отложений изученных скважин. Обозначения: 1 — известняки, 2 — глинистые известняки, 3 — аргиллиты, 4 — глины, 5 — алевролиты, 6 — песчаники, 7 — комплексы конодонтов (по: Назарова, Кононова, 2016а), 8 — образцы, в которых обнаружены Icriodus olgaborisovnae sp. nov.

ряды могут расходиться к дорсальному концу (платформа каплевидная, расширяющаяся), а могут быть субпараллельными (платформа округло-прямоугольная); число зубчиков в боковых рядах изменяется от шести до девяти; зубчики на платформе располагаются как поперечными рядами, так и альтернируют (т.е., располагаются в шахматном порядке); зубчики могут как соединяться друг с другом перемычками, так и быть обособленными. Общим признаком является наличие свободного ряда, состоящего из двух-трех зубчиков, самый последний из которых (главный зубец) значительно крупнее остальных. От I. corniger, согласно Веддиге, идут две ветви — I. struvei, у которого в свободном ряду остается преимущественно крупный главный зубец, и I. regularicгезсепя, у которого сохраняется вытянутый свободный ряд, но главный зубец уменьшается и не выделяется значительными размерами среди остальных зубчиков. Впоследствии от І. struvei происходит І. arkonensis со сходной морфологией дорсального конца, потомком которого, согласно Веддиге, является І. difficilis. Однако, свободный ряд І. difficilis представляет собой плавное продолжение среднего ряда, он сложен слегка сжатыми с боков зубчиками, высота которых постепенно возрастает к дорсальному концу, что характерно для ветви І. regularicrescens.

Мы предполагаем, что I. regularicrescens являлся предком I. olgaborisovnae sp. nov. (рис. 4). Зубчики на платформе I. regularicrescens располагаются в шахматном порядке (альтернируют), а у

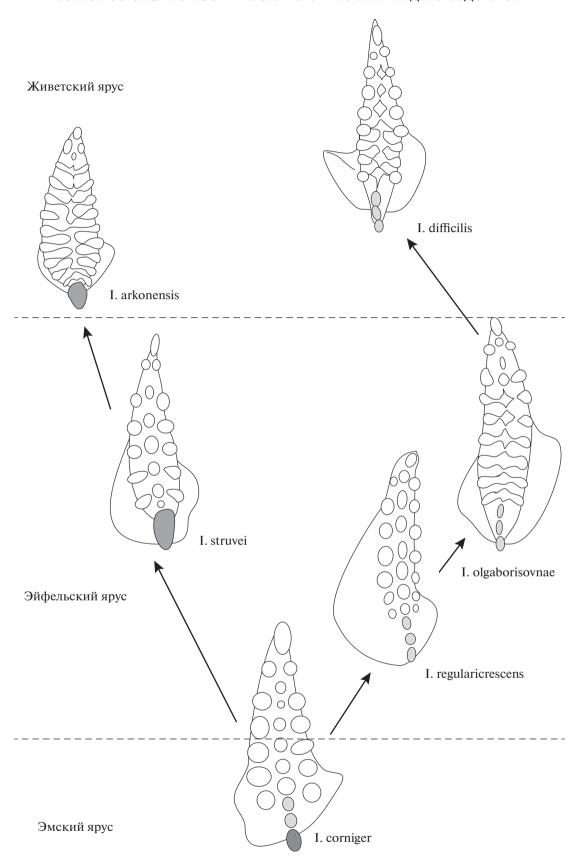


Рис. 4. Предполагаемые филогенетические связи вида Icriodus olgaborisovnae sp. nov. Темно-серым цветом показан главный зубец, светло-серым — остальные зубчики свободного ряда.

I. olgaborisovnae sp. nov. они выстраиваются в поперечные гребни и соединяются перемычками. Далее от I. olgaborisovnae sp. nov. происходит I. difficilis, за счет уменьшения числа боковых зубчиков и частичного исчезновения перемычек между боковыми зубчиками и зубчиками среднего ряда. В филогенетической линии I. regularic-rescens \rightarrow I. olgaborisovnae sp. nov. \rightarrow I. difficilis признаками, которые передаются по наследству, являются: наличие свободного ряда и небольшой главный зубец, размеры которого не превышают размеры остальных зубчиков свободного ряда.

CEMEЙCTBO ICRIODONTIDAE MÜLLER ET MÜLLER, 1957 Pog Icriodus Branson et Mehl, 1938

Icriodus olgaborisovnae Nazarova et Kononova, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 1-9; табл. VIII, фиг. 1-11 (см. вклейку)

Icriodus arkonensis: Аристов, Овнатанова, 1990, табл. І, фиг. 3; Копопоva, Кіт, 2005, табл. 2, фиг. 4—7; Назарова, Кононова, 2016а, табл. 2, фиг. 9.

Название вида— в память о выдающемся педагоге, талантливом исследователе палеозойских кораллов Ольге Борисовне Бондаренко.

Голотип — МГУ, № 272/956, левый І-элемент; Липецкая обл., г. Задонск, скв. Задонская ЗДОЛ-1, инт. 329.5—330.5 м, обр. ЗДОЛ-1/329; эйфельский ярус, мосоловский горизонт, зона kockelianus, слои с Icriodus formosus — Polygnathus parawebbi; рис. 5, 3, u.

Описание (рис. 5). І-элемент овально-прямоугольной формы, как правило, крупный. Платформа с оральной стороны округло-прямоугольная, иногда немного расширяющаяся к дорсальному концу. Продольная ось от прямой до дуговидно изогнутой. При виде сбоку оральная поверхность платформы прямая. Зубчики обычно неострые, равновысокие, либо срединные чуть выше боковых; боковые ряды зубчиков субпараллельны среднему. Зубчики среднего ряда в поперечном сечении округлые, овальные, при соединении перемычками с боковыми – ромбовидные. Зубчики боковых рядов в поперечном сечении каплевидные, вершина капли направлена к среднему ряду, даже если боковой зубчик не соединяется со срединным. Число зубчиков в боковых рядах изменяется от пяти до девяти, обычно шесть восемь. На каудальной стороне платформы наиболее дорсальный зубчик бокового ряда иногда недоразвит или отсутствует, т.е. на ростральной стороне в боковом ряду может быть на один зубчик больше (табл. VII, фиг. 1, 7, 8; табл. VIII, фиг. 3). На платформе зубчики располагаются поперечными рядами. Боковые зубчики, как правило, соединены с зубчиками среднего ряда перемычками. На вентральной части платформы могут присутствовать несоединенные, отдельно стоящие зубчики, особенно у более юных форм. Иногда зубчики поперечных рядов сливаются в поперечные гребни, в которых отдельные зубчики трудно различимы (табл. VII, фиг. 5; рис. 5, θ). Зубчики среднего ряда также соединены перемычками между собой, обычно все, но иногда только в дорсальной части платформы; иногда они могут сливаться в продольный гребень (табл. VIII, фиг. 3, 4).

На дорсальном конце I-элемента располагается свободный ряд — участок среднего ряда, которому не соответствуют боковые зубчики. Поверхность свободного ряда обычно находится на одном уровне с платформой, реже ряд может быть отогнут аборально. Свободный ряд состоит из двух—трех зубчиков, немного сжатых с боков. Они имеют примерно равную высоту. Главный зубец (последний зубчик) либо имеет такую же форму и размер, как остальные зубчики свободного ряда, либо немного крупнее их, но наклонен дорсально и поэтому не выделяется по высоте.

Базальная полость обширная, каплевидная, асимметричная. Фланги, как правило, плотные, крепкие, довольно крутые; выходят за пределы платформы. На каудальном фланге присутствует шпора, направленная вбок.

Аппарат неизвестен. Конические элементы, характерные для аппаратов икриодонтид, были обнаружены во многих (хотя и не во всех) образцах совместно с I. olgaborisovnae sp. nov., однако они могут относиться к другим видам рода Icriodus, встречающимся в этих же образцах.

Размеры в мкм. Длина платформы 650-950 мкм, ширина 150-250 мкм (за счет разрастания флангов базальной полости ширина элемента может достигать 500 мкм), высота элемента 150-200 мкм.

Изменчивость. Индивидуальная изменчивость проявляется, прежде всего, в форме свободного ряда. Он может быть неправильно изогнут (табл. VIII, фиг. 2, 5), отдельные зубчики могут несколько выступать над остальными (табл. VIII, фиг. 3, 4, 10), отдельные — могут быть уплощены поперечно, а не с боков (табл. VII, фиг. 6, 7; табл. VIII, фиг. 5). Помимо особенностей среднего ряда, у одного экземпляра оказалось больше боковых зубчиков не с ростральной стороны, а с каудальной (табл. VIII, фиг. 6), однако в сравнении с остальными он является более юным.

Возрастная изменчивость проявляется в увеличении числа зубчиков от пяти (табл. VIII, фиг. 6) до 9 (рис. 5, 3, u), в формировании перемычек между ними и в дальнейшем в образовании стертостей на оральной поверхности платформы (табл. VII, фиг. 1, 7; рис. 5, a, δ , ∂ — ω), что может рассматриваться как патология Abrasio (Nazarova, Kononova, 2020).

С р а в н е н и е. От большинства стратиграфически близких с ним икриодусов новый вид отличается большим числом зубчиков и наличием пе-



Рис. 5. Ісгіоdus olgaborisovnae sp. nov. из скв. ЗДОЛ-1 Задонская Липецкой обл.; эйфельский ярус, мосоловский горизонт; ×80: a, δ – экз. МГУ, № 272/967, инт. 329.5—330.5 м, обр. ЗДОЛ-1/329: a — орально, δ — сбоку; a, e — экз. МГУ, № 272/968, инт. 329.5—330.5 м, обр. ЗДОЛ-1/329: e — орально, e — сбоку; ∂ — экз. МГУ, № 272/961, орально, инт. 335.0—352.5 м, обр. ЗДОЛ-1/335; e — экз. МГУ, № 272/957, орально, инт. 329.5—330.5 м, обр. ЗДОЛ-1/329; \mathscr{M} — экз. МГУ, № 272/966, орально, инт. 323.0—329.5 м, обр. ЗДОЛ-1/328; g, g — голотип МГУ, № 272/956, инт. 329.5—330.5 м, обр. ЗДОЛ-1/329: g — орально, g — сбоку; g — экз. МГУ, № 272/964, инт. 323.0—329.5 м, обр. ЗДОЛ-1/329: g — орально, g

ремычек между ними. Этими признаками он сходен с I. arkonensis, I. formosus и I. tafilaltensis Narkiewicz et Bultynck, 2010. От вида I. arkonensis отличается округло-прямоугольной формой платформы и присутствием двух-трех равновысоких зубчиков в свободном ряду; от I. formosus — удлиненной округло-прямоугольной платформой и наличием свободного ряда; от I. tafilaltensis — более узкой, округло-прямоугольной платформой и четко выраженным свободным рядом. С I. regularicrescens новый вид сходен округло-прямоугольной формой платформы, большим числом зубчиков и выраженным свободным рядом, отличается расположением зубчиков на платформе поперечными рядами и наличием перемычек между ними. С I. difficilis новый вид сходен округло-прямоугольной формой платформы и выраженным свободным рядом, отличается несколько большим числом зубчиков в боковых рядах и постоянным присутствием перемычек.

Распространение. Эйфельский ярус, мосоловский горизонт (зона kockelianus) юго-западных районов европейской части России.

Материал. 52 экз. различной сохранности: Орловская обл., скв. Нарышкино 4177, гл. 348.1 м, обр. Нар-164 (1 экз.), гл. 346.9 м, обр. Нар-162 (4 экз.), гл. 345.3 м, обр. Нар-159 (3 экз.), гл. 344.8 м, обр. Нар-158 (2 экз.), гл. 343.3 м, обр. Нар-155 (3 экз.), гл. 342.3 м, обр. Нар-153 (1 экз.), гл. 337.0 м, обр. Нар-148 (1 экз.); Курская обл., скв. Щигры-16, инт. 189.25—194.15 м, обр. Щ-16/225 (1 экз.), Ш-16/223 (1 экз. cf.), Ш-16/222 (1 экз.), Ш-16/220 (2 экз.); скв. Щигры-19, инт. 189.8-194.7 м, обр. Щ-19/206 (1 экз. cf.), инт. 184.9-189.8 м, обр. Щ-19/199 (1 экз. cf.), инт. 180.0—184.9 м, обр. Щ-19/193 (1 экз); Липецкая обл., скв. Задонская ЗДОЛ-1, инт. 316.5-323.0 м, обр. ЗДОЛ-1/320 (1 экз.), инт. 323.0-329.5 м, ЗДОЛ-1/324 (3+1 экз. cf.), ЗДОЛ-1/325 (3+1 экз. cf.), ЗДОЛ-1/327 (2 экз.), ЗДОЛ-1/328 (2+1 экз. cf.), инт. 329.5—330.5 м, обр. ЗДОЛ-1/329 (7+1 экз. cf.), инт. 335.0-352.5 м, обр. ЗДОЛ-1/335 (4+1 экз. cf.), ЗДОЛ-1/336 (2 экз.).

* * *

Авторы выражают признательность Н.Г. Изох и Е.М. Кирилишиной за конструктивную критику и замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аристов В.А. Девонские конодонты Центрального девонского поля (Русская платформа). М.: Наука, 1988. 120 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 432).

Аристов В.А., Овнатанова Н.С. Конодонты мосоловских и черноярских отложений Русской платформы // Средний девон СССР, его границы и ярусное расчленение. М.: Наука, 1985. С. 165—172.

Аристов В.А., Овнатанова Н.С. Среднедевонские конодонты центральных районов Русской платформы // Конодонты эйфельского яруса СССР. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1990. С. 9—13.

Ким С.-Ё. Эйфельские конодонты Центральной части Русской платформы. Автореф. дисс. ... канд. геол.-мин. наук. М., 2001. 20 с.

Кононова Л.И., Назарова В.М. Ревизованное описание рода Pseudobipennatus Kononova et Kim (конодонты, средний девон) // Палеонтол. журн. 2014. № 3. С. 87—90. https://doi.org/10.7868/S0031031X1403012X

Кулашова Т.А., Назарова В.М., Кононова Л.И. Конодонты и сколекодонты мосоловского горизонта среднего девона в разрезе скважины Задонская 1 (Липецкая область) // Палеострат-2015. Годичн. собр. секции палеонтол. МОИП и Московского отд. Палеонтол. об-ва. Тез. докл. / Ред. Алексеев А.С. М.: ПИН РАН, 2015. С. 49.

Назарова В.М. Икриодусы (конодонты) эйфельских и франских отложений центральных районов Русской платформы // Биостратиграфия среднего—верхнего палеозоя Русской платформы и складчатых областей Урала и Тянь-Шаня. М.: ВНИГНИ, 1995. С. 136—144.

Назарова В.М. Конодонты среднего и позднего девона центральных районов Европейской части России (группа Icriodus). Автореф. дисс. ... канд. геол.-мин. наук. М., 1998. 19 с.

Назарова В.М. Icriodus jejunus — новый вид конодонтов из мосоловских отложений (средний девон, эйфель) Воронежской антеклизы // Палеонтол. журн. 2011. № 6. С. 38-41.

https://doi.org/10.1134/S0031030111060128

Назарова В.М. Pelekysgnathus jeppssoni — новый вид конодонтов из эйфельских отложений Брянской области // Палеонтол. журн. 2016. № 5. С. 49—52.

https://doi.org/10.7868/S0031031X1605010X

Назарова В.М., Кононова Л.И. Позднеэйфельские конодонты юго-западного крыла Воронежской антеклизы // Палеострат-2011. Годичн. собр. секции палеонтол. МОИП и Московского отд. Палеонтол. об-ва. Тез. докл. / Ред. Алексеев А.С. М.: ПИН РАН, 2011. С. 49—50.

Назарова В.М., Кононова Л.И. Конодонтовая характеристика мосоловского горизонта (средний девон) западной части Воронежской антеклизы // Палеострат-2012. Годичн. собр. секции палеонтол. МОИП и Московского отд. Палеонтол. об-ва. Тез. докл. / Ред. Алексеев А.С. М.: ПИН РАН, 2012. С. 47.

Назарова В.М., Кононова Л.И. Комплексы конодонтов мосоловского горизонта (эйфельский ярус, средний девон) западной части Воронежской антеклизы // Бюлл. РМСК по центру и югу Русской платформы. Вып. 6. М.: РМСК, 2015. С. 42—46.

Назарова В.М., Кононова Л.И. Стратиграфия мосоловского горизонта (эйфель, средний девон) Воронежской антеклизы по конодонтам // Стратигр. Геол. корреляция. 2016а. Т. 24. № 3. С. 12—37.

https://doi.org/10.7868/S0869592X16030054

Назарова В.М., Кононова Л.И. Руководящие виды конодонтов среднего девона Воронежской антеклизы // Состояние стратиграфической базы центра и юго-востока Восточно-Европейской платформы. Матер. совещ. М.: ВНИГНИ, 2016б. С. 51—55.

Назарова В.М., Кононова Л.И. Комплексы конодонтов из живетских отложений скв. Щигры-16 (Воронежская антеклиза) // Палеострат-2020. Годичн. собр. секции палеонтол. МОИП и Московского отд. Палеонтол. об-ва. Тез. докл. / Ред. Алексеев А.С., Назарова В.М. М.: ПИН РАН, 2020а. С. 41—42.

Назарова В.М., Кононова Л.И. К вопросу о стратиграфическом положении вида Icriodus arkonensis Stauffer, 1938 на Воронежской антеклизе // Ломоносовские чтения — 2020. Секция "Геология". Сборн. тезисов докладов. М., 2020б. https://conf.msu.ru/rus/event/6201/. Назарова В.М., Кононова Л.И., Харитонов С.Ю. Конодонты и аулопориды среднего девона разреза скважины 16 Щигры (Курская область) // Палеострат-2010. Годичн. собр. секции палеонтол. МОИП и Московского отд. Палеонтол. об-ва. Тез. докл. / Ред. Алексеев А.С. М.: ПИН РАН, 2010. С. 36—37.

Решение межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы. Девонская система. Л.: Изд-во ВСЕГЕИ, 1990. 60 с.

Халымбаджа В.Г., Чернышева Н.Г. Эйфельский ярус на западном склоне Урала // Конодонты эйфельского яруса СССР. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1990. С. 13–17.

Халымбаджа В.Г., Чернышева Н.Г., Барышев В.Н. Биостратиграфия среднего девона западного склона Урала по конодонтам // Средний девон СССР, его границы и ярусное расчленение. М.: Наука, 1985. С. 69—74.

Халымбаджа В.Г., Эйхгорн Т.Ф., Чернышева Н.Г. Корреляция среднедевонских отложений Урала, Средней Азии и Закавказья по конодонтам // Конодонты эйфельского яруса СССР. Казань: Изд-во Казанск. унта, 1990. С. 68—71.

Bahrami A., Königshof P., Boncheva I. et al. Middle Devonian (Givetian) conodonts from the northern margin of Gondwana (Soh and Natanz regions, north-west Isfahan, Central Iran): biostratigraphy and palaeoenvironmental implications // Palaeobiodiv. Palaeoenvir. 2015. V. 95. P. 555–577.

Bahrami A., Königshof P., Vaziri-Moghaddam H. et al. Conodont stratigraphy and conodont biofacies of the shallow-water Kuh-e-Bande-Abdol-Hossein section (SE Anarak, Central Iran) // Palaeobiodiv. Palaeoenvir. 2019. V. 99. P. 477–494.

Bardashev I.A., Ziegler W. Conodonts from a Middle Devonian section in Tadzhikistan (Kalagach Fm., Middle Asia, USSR) // Cour. Forsch.—Inst. Senckenb. 1985. Bd 75. P. 65–78.

Boncheva I., Göncüoğlu M.C., Lakova I. et al. New conodont and palynological data from the Lower Palaeozoic in Northern Çamdağ, NW Anatolia, Turkey // Acta Geol. Pol. 2009. V. 59. № 2. P. 157–171.

Bultynck P. Devonian Icriodontidae: biostratigraphy, classification and remarks on paleoecology and dispersal // Rev. Esp. Micropaleontol. 2003. V. 35. № 3. P. 295–314.

Draganits E., Mawson R., Talent J.A. et al. Lithostratigraphy, conodont biostratigraphy and depositional environment of the Middle Devonian (Givetian) to early Carboniferous (Tournaisian) Lipak Formation in the Pin Valley of Spiti (NW India) // Riv. Ital. Paleontol. Stratigr. 2002. V. 108. № 1. P. 7–35.

García-López S. Los conodontos y su aplicacion al estudio de las divisiones cronostratigraficas mayores del devonico Asturleones (Espana) // Bol. Geol. Miner. 1986. T. 97. Fasc. 3–5. P. 1–112.

García-López S., Sanz-López J. Devonian to Lower Carboniferous conodont biostratigraphy of the Bernesga Valley section (Cantabrian Zone, NW Spain) // Palaeozoic conodonts from northern Spain. Eight International Conodont Symposium held in Europe / Eds. García-López S., Bastida F. Madrid, 2002. P. 163–205 (Publ. Inst. Geol. Minero España. Ser. Cuadernos del Museo Geominero, 1).

Ji Q., Ziegler W., Dong X. Middle and Late Devonian conodonts from the Licum Section Yongfu, Guangxi, South China // Cour. Forsch.—Inst. Senckenb. 1992. Bd 154. P. 85–105.

Kaufman B. Facies, stratigraphy and diagenesis of Middle Devonian reef- and mud-mounds in the Mader (eastern Anti-Atlas, Morocco) // Acta Geol. Pol. 1998. V. 48. № 1. P. 43–106.

Klapper G., Johnson J.G. Endemism and dispersal of Devonian conodonts // J. Paleontol. 1980. V. 54. № 2. P. 400–455.

Klapper G., Lindstrom M., Sweet W.C. et al. Catalogue of Conodonts. V. II. Stuttgart: Schweizerbart'sche, 1975. 404 p.

Kononova L.I., Kim S.-Y. Eifelian conodonts from the central Russian platform // Paleontol. J. 2005. V. 39. Suppl. 2. P. 55–134.

Mawson R., Talent J.A. Late Emsian—Givetian stratigraphy and conodont biofacies—carbonate slope and off-shore Shoal to sheltered Lagoon and Nearshore Carbonate ramp-broken river, North Queensland, Australia // Cour. Forsch.—Inst. Senckenb. 1989. Bd 117. P. 205—259.

Narkiewicz K. Biostratygrafia konodontowa dewonu środkowego obszaru Radomsko-Lubelskiego // Prace Państw. Inst. Geol. 2011. V. 196. P. 147–192.

Narkiewicz K., Bultynck P. Conodont biostratigraphy of shallow marine Givetian deposits from the Radom–Lublin area, SE Poland // Geol. Quart. 2007. V. 51. № 4. P. 419–442.

Nazarova V.M., Kononova L.I. Paleopathology: ocurrence of anomalies in the elements of Devonian conodonts // Paleontol. J. 2020. V. 54. № 7. P. 743–756.

Purnell M.A., Donoghue P.C.J., Aldridge R.J. Orientation and anatomical notation in conodonts // J. Paleontol. 2000. V. 74. № 1. P. 113–122.

Sparling D.R. Middle Devonian stratigraphy and conodont biostratigraphy, North-Central Ohio // Ohio J. Sci. 1988. V. 88. № 1. P. 2–18.

Sparling D.R. Conodonts from the Middle Devonian Plum Brook Shale of Northcentral Ohio // J. Paleontol. 1995. V. 69. № 6. P. 1123–1139.

Stauffer C.R. Conodonts of the Olentangy Shale // J. Paleontol. 1938. V. 12. № 5. P. 411–443.

Talent J.A., *Mawson R*. Conodonts in relation to age and environmental framework of the Burderin Basin (Mid-Devonian), North-Eastern Australia // Cour. Forsch.—Inst. Senckenb. 1994. Bd 168. P. 61–81.

Uyeno T.T. Middle Devonian brachiopods, conodonts, stratigraphy, and transgressive-regressive cycles, Pine Point area, south of Great Slave lake, district of Mackenzie, Northwest Territories. Pt II. Conodont faunas // Geol. Surv. Canada. 1998. Bull. 552. P. 146–190.

Weddige K. Die Conodonten der Eifel-Stufe im Typusgebieten und in benachbarten Faziesgebieten // Senckenb. Lethaea. 1977. Bd 58. № 4/5. S. 271–419.

Woroncowa-Marcinowska T. Middle Devonian conodonts and structural implications for Świętomarz-Śniadka sec-

tion (Holy Cross Mountains) // Ann. Soc. Geol. Pol. 2012. V. 82. P. 349–360.

Ziegler W., Sandberg C.A. The Late Devonian standard conodont zonation // Cour. Forsch.—Inst. Senckenb. 1990. Bd 121. P. 1–115.

Объяснение к таблице VII

Фиг. 1—9. Ісгіоdus olgaborisovnae sp. nov.; Воронежская антеклиза; Орловская обл., скв. Нарышкино 4177; эйфельский ярус, мосоловский горизонт; \times 80: 1 — экз. МГУ, № 272/962, орально; гл. 344.8 м обр. Нар-158; 2 — экз. МГУ, № 272/533, орально; гл. 343.3 м обр. Нар-155; 3 — экз. МГУ, № 272/530: 3а — сбоку, 36 — орально; гл. 337.0 м обр. Нар-148; 4 — экз. МГУ, № 272/960, орально; гл. 346.9 м обр. Нар-162; 5 — экз. МГУ, № 272/532: 5а — сбоку, 56 — орально; гл. 345.3 м обр. Нар-159; 6 — экз. МГУ, № 272/534: 6а — орально, 6б — аборально; гл. 343.3 м обр. Нар-155; 7 — экз. МГУ, № 272/955, орально; гл. 344.8 м обр. Нар-158; 8 — экз. МГУ, № 272/531, орально; гл. 348.1 м обр. Нар-164; 9 — экз. МГУ, № 272/535: 9а — орально, 9б — аборально; гл. 346.9 м обр. Нар-162.

Объяснение к таблипе VIII

Фиг. 1–11. Ісгіоdus olgaborisovnae sp. nov.; Воронежская антеклиза; эйфельский ярус, мосоловский горизонт; × 80: 1 — экз. МГУ, № 272/973, орально; Курская обл., скв. Щигры-16 (Нижнекрасное), инт. 189.25–194.15 м, обр. Щ-16/220; 2 — экз. МГУ, № 272/972: 2а — орально, 26 — сбоку; Курская обл., скв. Щигры-16 (Нижнекрасное), инт. 189.25–194.15 м, обр. Щ-16/220; 3 — экз. МГУ, № 272/974: 3а — сбоку, 3б — орально; Курская обл., скв. Щигры-16 (Нижнекрасное), инт. 189.25—194.15 м, обр. Щ-16/225; 4 — экз. МГУ, № 272/810: 4а — сбоку, 4б — орально; Курская обл., скв. Щигры-16 (Нижнекрасное), инт. 189.25—194.15 м, обр. Щ-16/222; 5 — экз. МГУ, № 272/971: 5а — орально, 5б — сбоку; Курская обл., скв. Щигры-19 (Осиновка), инт. 180.0—184.9 м, обр. Щ-19/193; 6 — экз. МГУ, № 272/958, орально; Липецкая обл., скв. ЗДОЛ-1 Задонская, инт. 329.5—330.5 м, обр. ЗДОЛ-1/329; 7 — экз. МГУ, № 272/965, с вентрального конца; Липецкая обл., скв. ЗДОЛ-1 Задонская, инт. 323.0—329.5 м, обр. ЗДОЛ-1/327; 8 — экз. МГУ, № 272/959, с вентрального конца; Липецкая обл., скв. ЗДОЛ-1 Задонская, инт. 329.5—330.5 м, обр. ЗДОЛ-1/329; 9 — экз. МГУ, № 272/969: 9а — орально, 96 — сбоку; Липецкая обл., скв. ЗДОЛ-1 Задонская, инт. 329.5—330.5 м, обр. ЗДОЛ-1/329; 10 — экз. МГУ, № 272/963: 10а — сбоку, 106 — орально; Липецкая обл., скв. ЗДОЛ-1 Задонская, инт. 329.5—330.5 м, обр. ЗДОЛ-1/329; 10 — экз. МГУ, № 272/970: 11а — орально; Липецкая обл., скв. ЗДОЛ-1 Задонская, инт. 335.0—352.5 м, обр. ЗДОЛ-1/336.

Icriodus olgaborisovnae sp. nov.—a New Species of Conodonts from the Mosolovian Regional Stage (Eifelian, Middle Devonian) of the Voronezh Anteclise

V. M. Nazarova¹, L. I. Kononova¹

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

A new conodont species, *Icriodus olgaborisovnae* sp. nov., is described from Mosolovian Regional Stage (top of the Eifelian) of the Voronezh anteclise on the basis of the data from 4 boreholes. Previously, such forms were defined as *Icriodus arkonensis* Stauffer, 1938. However, studies have shown that the true *I. arkonensis* is found higher up, in the Vorobiyovian Regional Stage of the Zhivetian (Middle Devonian).

Keywords: conodonts, icriodus, new taxa, Middle Devonian, Mosolovian Regional Stage, Voronezh anteclise

УДК 569.735.5:551.793(477.75)

О ПЕРВОЙ HAXOДKE SOERGELIA MINOR (ARTIODACTYLA, BOVIDAE) В НИЖНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ ПЕЩЕРЫ ТАВРИДА В КРЫМУ И ИСТОРИИ РОДА SOERGELIA

© 2022 г. И. А. Вислобокова*

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

Поступила в редакцию 27.10.2021 г. После доработки 25.11.2021 г. Принята к публикации 26.11.2021 г.

Изучение остатков Caprinae (рогового стержня, фрагментов верхней и нижней челюстей), найденных в 2020 г. в нижнеплейстоценовых отложениях карстовой пещеры Таврида в Крыму, показало их принадлежность Soergelia minor Moya-Sola, 1987. Эти ископаемые остатки — первое свидетельство присутствия рода Soergelia Schaub, 1951 в Восточной Европе. Вид S. minor был распространен в раннем плейстоцене на юге Западной Европы, а в Крыму найден впервые. Находки Soergelia в Тавриде важны для уточнения особенностей эволюции и распространения рода.

Ключевые слова: Soergelia minor, Ovibovini, ранний плейстоцен, Крым, пещера Таврида

DOI: 10.31857/S0031031X22030163

ВВЕДЕНИЕ

Пещера Таврида у пос. Зуя к востоку от Симферополя — крупное местонахождение остатков плейстоценовых позвоночных, открытое в 2018 г. при прокладке федеральной автотрассы "Таврида". Пещера находится на Внутренней гряде Крымских гор в междуречье рек Бештерек и Фундуклы. По составу млекопитающих основные костеносные слои относятся к нижнему плейстоцену и имеют возраст 1.8-1.5 млн лет, а фауна сопоставляется с псекупским комплексом Восточной Европы и с поздним виллафранком Западной Европы (Лопатин и др., 2019). В 2020 г. новые интересные находки из основного слоя были сделаны в южном коридоре. В их числе оказались остатки полорогого вымершего рода Soergelia Schaub, 1951.

Род Soergelia относится к подсемейству Caprinae Gill, 1872 семейства Bovidae Gray, 1821 и обычно включается в состав трибы Ovibovini Gray, 1872. Он отличается от всех других родов особенностями положения и строения роговых стержней. Этот род известен по редким находкам из плейстоцена Евразии и Северной Америки (Shaub, 1951; Шер, 1971; Harington, 1980, 1987; Vekua, 1995; Васильев, 2005, 2010, 2011; Бондарев, Голубев, 2018; Боескоров, 2019). В Евразии Soergelia были распространены примерно с 1.8 млн л.н. и в Европе представлены четырьмя видами: S. elisabethae Schaub, 1951 (типовой вид), S. minor

Moya-Sola, 1987, S. brigittae Kostopoulos, 1997 и S. intermedia Cregut-Bonnoure et Dimitrijevic, 2006. Диагностика видов основывается на размерах и особенностях строения роговых стержней и щечных зубов.

В Европе остатки зоргелий присутствуют в местонахождениях Испании, Франции, Италии, Германии, Нидерландов, Греции, Черногории, Болгарии и Румынии (Radulesco, Samson, 1965; Kahlke, 1963, 1969; De Giuli, Masini, 1983; Kostopoulos, 1997; Kolfschoten, Vervoort-Kerkhoff, 1999; Bukhsianidze, 2005; Crégut-Bonnoure, Dimitrijević, 2006; Fernandez, Crégut, 2007; Martinez-Navarro et al., 2012). На территории Европы к востоку от р. Прут они найдены впервые.

Данные о морфологии этих животных не полны, и многие вопросы таксономии, эволюции, родственных связей и распространения требуют дальнейшего изучения. Остатки из пещеры Таврида представляют особый интерес, так как принадлежат одной из древнейших популяций зоргелий. Изучение материала из Тавриды дает новую важную информацию об истории зоргелий и расширяет представления о биоразнообразии раннеплейстоценовой фауны Тавриды и региона в целом.

Автор выражает благодарность Д.Б. Старцеву (Крымский федеральный ун-т им. В.И. Вернадского), Д.О. Гимранову (Ин-т экологии растений и животных УрО РАН) и А.В. Лаврову (Палеонто-

логический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, ПИН) за сбор материалов в 2020 г., и всем участникам раскопок. Автор благодарит своих коллег Д. Костопулоса (Ун-т Аристотеля, Салоники) за предоставленную возможность знакомства с ископаемыми материалами из Аполлонии-1, Я. ван дер Мада (Национальный музей естественной истории, Мадрид), М. Буксианидзе (Национальный музей Грузии, Тбилиси) и Р.-Д. Кальке (Исследовательский отдел четвертичной палеонтологии Зенкенберга, Веймар) за присланные статьи и фотографии ископаемого материала, а также Р.А. Ракитова (ПИН) за томографию рогового стержня из Тавриды.

ОПИСАНИЕ И СРАВНЕНИЕ МАТЕРИАЛА

СЕМЕЙСТВО BOVIDAE GRAY, 1821

ПОДСЕМЕЙСТВО CAPRINAE GILL, 1872

Род Soergelia Schaub, 1951

Soergelia minor Moya-Sola, 1987

Soergelia minor: Moyá-Solá, 1987, с. 192–207, рис. 8; Kostopoulos, 1997, с. 862, рис. 8–21, табл. 3; Crégut-Bonnoure, Dimitrijević, 2006, с. 743; Fernandez, Crégut, 2007, с. 433; Martinez-Navarro et al., 2012, с. 99, рис. 2C.

Голотип — Ин-т палеонтологии им. Мигеля Крусафонта, г. Сабадель, VM-85 Sl N 24-39, череп с роговыми стержнями, изображен в работе (Moyá-Solá, 1987, рис. 8); Испания, местонахождение Вента Мицена-2; нижний плейстоцен.

Описание (рис. 1-3). Роговой стержень экз. ПИН, № 5644/107 полный, с частично разрушенной внутренней стороной (рис. 1). Рог был направлен вверх и немного наружу, отогнут вперед и слегка гетеронимно скручен. Роговой стержень не очень массивный, слабо уплощенный, с чуть заметным передневнутренним килем (гребнем) и небольшим продольным желобом на внешней стороне. Контакт рогового стержня с пеньком хорошо виден на задней и наружной стороне образца. Костная ткань рогового стержня довольно плотная, с редкими каналами для крупных сосудов. Синусы лобной кости заходят лишь в основание рога, на высоту 14.8 мм. Поверхность рогового стержня неравномерно покрыта бороздами. Сечение рогового стержня овальное.

Верхнечелюстная кость экз. ПИН, № 5644/108 обломана сверху и спереди за альвеолой Р⁴ (рис. 2). Коронка М¹ стерта почти до основания. Коронки М² и М³ удлиненные, расширяющиеся к основанию; задние половины коронок длиннее передних; передние лингвальные полулуния более угловатые. На буккальной стороне коронок хорошо развиты парастиль, мезостиль и метастиль, а также столбики паракона и метакона. Парастиль и мезостиль довольно широкие и округлые, умеренно выступающие, они чуть вздуты в основании. Столбики паракона и метакона ши-

рокие. На М³ метастиль слегка оттянут кзади, есть хорошо выраженная шпора в задней долинке (марке) и островок, удлиненный букко-лингвально, как у представителей Ovibovini.

Нижнечелюстная кость экз. ПИН, № 5644/109 с обломанной восходящей ветвью (рис. 3). Тело нижней челюсти слабо вздуто под М3, сужается и понижается к Р₂; его вентральный край на уровне P_2 – M_3 слабовыпуклый. Длина диастемы от P_2 до С немного меньше альвеолярной длины $P_2 - M_3$. Верхняя поверхность здесь (между Р2 и симфизом) округленная, гребень почти не выражен. Резцовая часть тела, с не полностью сохранившимся альвеолярным краем, расширяется кпереди; ее дорсальная (лингвальная) поверхность узкая, длинная, слабовогнутая. Длина симфиза примерно равна альвеолярной длине ряда премоляров. Маленькое, узкое нижнечелюстное отверстие лежит под P_2 . Более крупное подбородочное отверстие, с коротким сосудистым желобом перед ним, расположено на расстоянии примерно 11 мм позади симфиза.

Ряд премоляров сравнительно длинный, его альвеолярная длина чуть больше половины длины ряда моляров. Р₃ сохранился лишь частично. Метаконид лингвально уплощенный, с длинным задним крылом, протягивающимся почти до заднего края коронки. Энтоконид занимает косое положение относительно переднезадней оси зуба. Третья долинка расширена и углублена на переднем конце, сужена кзади и открывается на лингвальной стороне у задневнутреннего угла коронки. Р₄ удлиненный, узкий. Индекс его длины — 58%. Задняя доля коронки Р₄ длинная, ее длина равна примерно 1/3 длины коронки. Метаконид удлиненный, слабовыпуклый лингвально; крылья метаконида сливаются с параконидом и энтоконидом; при этом на лингвальной стороне желобки между ними широкие. Вторая и третья долинки замкнутые. Третья долинка маленькая, округлая, лежит ближе к буккальному краю. Энтоконид скошен назад и четвертая долинка, очень узкая и косая, открывалась у задневнутреннего угла коронки. Протоконид очень слабо выпуклый и слегка угловатый, на буккальной стороне он отделен от гипоконида глубокой V-образной бороздкой (буккальной долинкой), почти достигающей третьей долинки на жевательной поверхности. Гипоконид небольшой, угловатый. Моляры удлиненные, без метастилида. Передние половины коронок М₂ и М₃ длиннее и шире, чем задние. На М₁ есть очень слабо выраженный эктостилид. На M_2 и M_3 , у переднего наружного угла коронок, присутствует цингулум. М, с удлиненной третьей долей, она полуокруглая с буккальной стороны.

Размеры в мм, индексы в %. Экз. ПИН, № 5644/107, роговой стержень: длина (L), по пря-

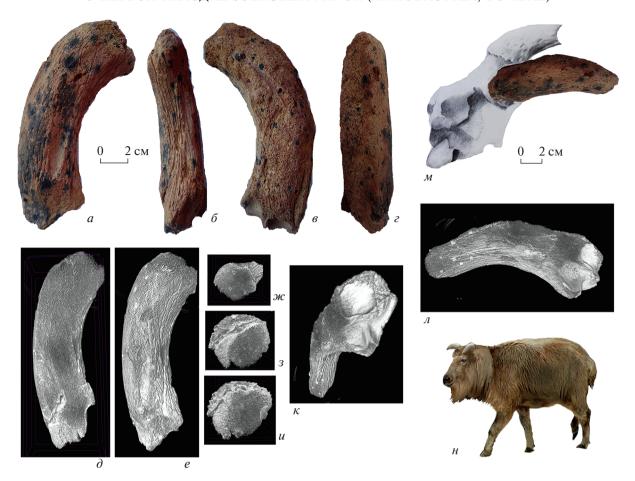


Рис. 1. Soergelia minor Moya-Sola, 1987: a–e – экз. ПИН, № 5644/107, правый роговой стержень с пеньком снаружи (a), спереди (δ), изнутри (θ), сзади (e); ∂ –u – его томография: продольное сечение (∂), снаружи (e), поперечные сечения (x–u); κ , α – 3D модели: со стороны синусов лобной кости (κ), с внутренней стороны (α); x – реконструкция положения рогового стержня (на основе голотипа: по Moyá-Solá, 1987, рис. 8); x – реконструкция облика; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

мой — са. 112, по большой кривизне — са. 150; переднезадний и поперечный диаметры основания $(DAP \times DT) - 45.6 \times 35.01$; индекс сжатия основания рогового стержня (DT/DAP) - 77.

Экз. ПИН, № 5644/108, верхние моляры (длина × ширина, L × W): $M^1 - 15.40 \times 17.63$; $M^2 - 21.92 \times 20.69$; $M^3 - 27.08 \times 20.81$; длина $M^1 - M^3 - 62.36$.

Экз. ПИН, № 5644/109, нижняя челюсть: высота тела впереди $P_2 - 25.46$; его ширина впереди $P_2 - 11.72$, высота под $P_3 - 34.24$; ширина под $P_3 - 13.24$; высота под $M_3 - 42.63$; ширина под $M_3 - 22.29$; высота позади $M_3 - 50.82$; длина диастемы — са. 86.6; высота в середине диастемы — 17.22; ширина — 11.67; длина симфиза — са. 40.8; длина $P_2 - P_4 - 38.37$; $M_1 - M_3 - 70.95$; $P_2 - M_3 - 107.8$; индекс $P_2 - P_4/P_2 - M_3 - 36$; индекс $P_2 - P_4/M_1 - M_3 - 54$.

Экз. ПИН, № 5644/109, нижние щечные зубы (L × W) в мм: P_4 — 14.97 × 8.68; M_1 — 15.89 × 12.68; M_2 — 22.78 × 12.74; M_3 — 33.22 × 13.88; длина и ши-

рина передней и задней долей P_4 : La \times Wa - 10.25 \times \times 8.68; Lp \times Wp - 4.74 \times 8.02; его индексы Lp/L - 32; Wa/L - 58; Wp/Wa - 92.

Сравнение и замечания. По морфологии, размерам и пропорциям образцы из Тавриды соответствуют S. minor Moya-Sola, 1987 из нижнего плейстоцена Вента Мицены (Испания; MNQ20, 1.3 млн л.н., MmQ-2; Moyá-Solá, 1997, рис. 8–12, 14, 17, Lamina 3) (рис. 4, 5, табл. 1). Роговой стержень из Тавриды немного мельче, чем у голотипа S. minor – VM-85 Sl N 24-39, хранящегося в Ин-те палеонтологии им. Мигеля Крусафонта в Сабаделе. Но он попадает в диапазон изменчивости роговых стержней S. minor из Вента Мицены, DAP -41.2-51.9; DT -32.7-38.5; индекс сжатия -62-81.1 (m=74.88, n=8) (по материалам Moyá-Solá, 1987). По форме, размерам и пневматизации экз. ПИН, № 5644/107 очень похож на роговой стержень VM 82SS (см. Moyá-Solá, 1987, рис. 12; L – 155, DAP \times DT – 41.2 \times 33.4). По морфологии, размерам и пропорциям щечных зу-

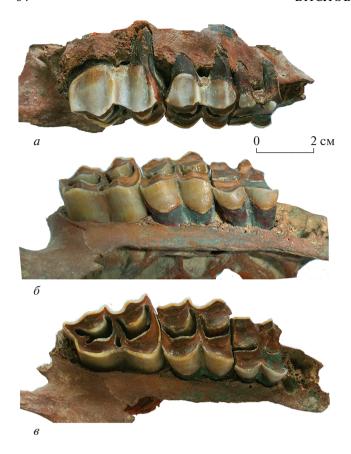


Рис. 2. Soergelia minor Moya-Sola, 1987, экз. ПИН, № 5644/108, правая верхнечелюстная кость с M^1-M^3 : a-c буккальной, $\delta-c$ лингвальной, $\delta-c$ окклюзиальной сторон; Крым, пещера Таврида; нижний плейстопен.

бов зоргелия из Тавриды также хорошо соответствует S minor. Строение P_3 и P_4 у экз. ПИН, № 5644/109, и VM-84-eIII E-9-23 идентично, но

на образце из Тавриды гипоконид на P_4 лингвально менее округлен и слегка угловатый, что, возможно, говорит о большей архаичности. Индексы длины P_4 и ширины задней доли коронки P_4 у экз. ПИН, № 5644/109 попадают в диапазон этих индексов у S. minor из Вента Мицены, Wa/L − 57−61 (m = 57, n = 11) и Wp/Wa - 82–100 (m = 297.5, n = 11) (по материалам Moyá-Solá, 1987).

Зоргелия из Тавриды проявляет значительное сходство с S. cf. minor из нижнего плейстоцена (1.77 млн л.н., MNQ18) Дманиси, Грузия, в т.ч. по типу и степени моляризации P_3 и P_4 , но отличается от последней формы меньшими размерами, менее сжатым основанием рогового стержня и более коротким рядом премоляров (см. Vekua, 1995; Bukhsianidze, 2005). P_3 и P_4 на образцах из Дманиси менее стерты и хорошо видны такие примитивные черты, как: 1) сближенные на жевательной поверхности буккальная и третья лингвальная долинки, 2) скошенное положение энтоконида, и 3) косое положение четвертой долинки, открывавшейся на лингвальной стороне у задневнутреннего угла коронки.

От всех других видов зоргелия Тавриды отличается меньшими размерами и некоторыми особенностями зубной системы, в частности, более косым положением энтоконида на P_3 и P_4 , а от S. elisabethae, кроме того, более длинной задней долей коронки P_4 и положением четвертой долинки на P_3 и P_4 у задневнутреннего угла, более длинным рядом премоляров, а также особенностями рогового стержня.

От S. brigittae Kostopoulos, 1997 из нижнего плейстоцена (~1 млн л.н, MNQ20) Аполлонии-1, Греция, отличается немного более длинным рядом нижних премоляров, замкнутостью третьей долинки на P_4 и строением P_3 .

Таблица 1. Сравнение промеров и индексов нижних зубных рядов видов рода Soergelia*

Виды	Промеры (мм) и индексы (%)				
	P ₂ -P ₄	M_1-M_3	$P_2 - M_3$	$P_2 - P_4 / P_2 - M_3$	$P_2 - P_4 / M_1 - M_3$
S. minor, экз. ПИН, № 5644/109, Таврида	38.37	70.95	107.8	36	54
S. minor, экз. VM-84-eIII E-9-23, Вента-Мицена	43	74.5	116	37.07	57.72
S. cf. minor, Дманиси	49.99	80.10-84.42	130.28	38.37	62.41
S. brigittae, Аполлония-1	50.3-54	92.6-102.5	143-156.8	34.9	53.65
S. intermedia, голотип TRL 88/68/1, Трлица	46	80.5	123.5	37	57
S. elisabethae, паратип D 377, Зюссенборн	45.8	101.6	148.8	31	45

^{*} С использованием опубликованных данных (Kahlke, 1969; Moyá-Solá, 1987; Kostopoulos, 1997; Bukhsianidze, 2005; Crégut-Bonnoure, Dimitrijević, 2006).

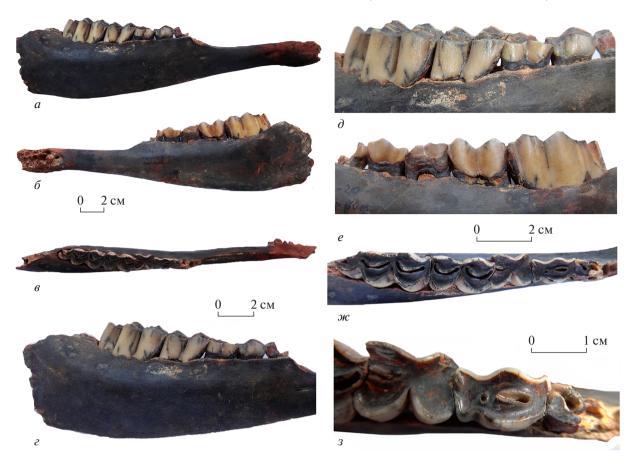


Рис. 3. Soergelia minor Moya-Sola, 1987, экз. ПИН, № 5644/109: a– ε — правая ветвь нижнечелюстной кости с P_3 – M_3 : a, ε — снаружи, δ — изнутри, ε — сверху; ∂ – ε — ε — с буккальной, ε — с окклюзиальной сторон; ε — с окклюзиальной сторон; ε — ε

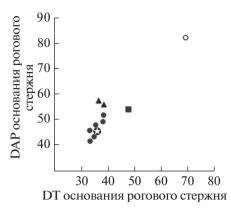
Роговой стержень S. brigittae представлен единственным образцом APL-310, небольшой частью лобной кости с основанием рогового стержня; его промеры — DAP \times DT — 54×47.54 ; индекс сжатия — 88% (Kostopoulos, 1997, рис. 9G). Голотип S. brigittae — APL-383, неполная нижняя челюсть с P_2 — M_3 — хранится в Ун-те Аристотеля в Салониках (Kostopoulos, 1997, рис. 9C). Диагноз вида включает, в частности, открытую третью долинку и закрытый тригонид на P_4 . На P_3 голотипа заднее крыло метаконида короткое, энтостилид и энтоконид длинные, расположены почти перпендикулярно переднезадней оси зуба, и третья долинка открывается на лингвальной стороне коронки.

От S. intermedia Cregut-Bonnoure et Dimitrijevic, 2006 из верхов нижнего—низов среднего плейстоцена Трлицы в Черногории отличается более узкими коронками нижнего зубного ряда, более скошенным назад энтоконидом на P_3 и P_4 , менее моляризованным P_3 , менее вздутыми протоконидом и гипоконидом, а также присутствием небольшого эктостилида (зачаточного) на M_1 (примитивные признаки). Кроме того, задняя до-

ля на P_4 длиннее и шире, чем у S. intermedia, индексы Lp/L-22.82% и Wp/Wa-81% (по данным Crégut-Bonnoure, Dimitrijević, 2006).

Голотип S. intermedia — правая нижнечелюстная кость TRL 88/68/1 — хранится в Ун-те Белграда. Роговые стержни в коллекции отсутствуют. По устному сообщению В. Димитриевич, голотип найден в слое 2 (Layer II) (конец раннего плейстоцена, MmQ3; Crégut-Bonnoure, Dimitrijević, 2006, табл. III, фиг. 1а—1с; MNQ20: Fernandez, Crégut, 2007). Этот слой 2 соответствует слою 5 более поздних работ (начало среднего плейстоцена, MmQ3, MIS 19; Agadzhanyan et al., 2017; Vislobokova et al., 2020).

От типового вида рода — S. elisabethae Schaub, 1951 из среднего плейстоцена Центральной Европы — зоргелия из Тавриды отличается менее массивными, более стройными и более уплощенными в основании роговыми стержнями, более длинным рядом премоляров и строением P_4 (см. Schaub, 1951; Kahlke, 1969). На нижней челюсти D 377 S. elisabethae из Зюссенборна, хранящейся в Музее естественной истории в Базеле, коронка P_4 короткая и широкая, со сплошной, почти плос-



- © S. minor, Таврида
- S. brigittae, Аполлония-1
- S. minor, Вента Мицена S. elisabethae, Зюссенборн
- ▲ S. cf. minor, Дманиси

Рис. 4. Соотношение параметров роговых стержней у разных видов Soergelia Европы и Кавказа (с использованием данных: Kahlke, 1969; Moyá-Solá, 1987; Kostopoulos, 1997; Bukhsianidze, 2005).

кой лингвальной стенкой и с сильновыпуклой буккальной стенкой. Задняя стенка энтоконида не скошена и почти перпендикулярна переднезадней оси коронки. На Р₃ и Р₄ четвертая долинка открывается у заднего края коронки. Задняя доля коронки Р₄ сильно укорочена. Индекс длины задней доли Lp/L на P_4 у S. elisabethae вдвое меньше, чем у зоргелии из Тавриды. У паратипа D 377 он равен 14.42%, а у образца из Бад Франкенхаузена W-Frank. 1642 – 16.29% (Crégut-Bonnoure, Dimitrijević, 2006). Реконструкция тела нижнечелюстной кости паратипа D 377 (см. Schaub, 1951, табл. 12, фиг. 1-3; Kahlke, 1969, рис. 4) искажает строение его передней части, которая, как и у зоргелии из Тавриды, по-видимому, была не очень высокой.

Таким образом, сравнительный анализ показывает, что остатки Soergelia из нижнего плейстоцена пещеры Таврида относятся к S. minor.

Следует отметить, что вид S. minor представлен в типовом местонахождении Вента Мицена-2 в Испании богатым материалом, хорошо обоснован морфологически, и его самостоятельность не вызывает сомнений. Некоторые исследователи предлагают относить к нему и виды S. brigittae и S. intermedia (напр., Martinez-Navarro et al., 2012). Однако эти виды отличаются от S. minor более крупными размерами и особенностями строения зубной системы. Их сведение в синонимику S. minor до получения новых ископаемых материалов и данных об изменчивости не может быть поддержано.

Материал. Правый роговой стержень с пеньком, экз. ПИН, № 5644/107; часть правой верхнечелюстной кости с M^1 – M^3 , экз. ПИН,

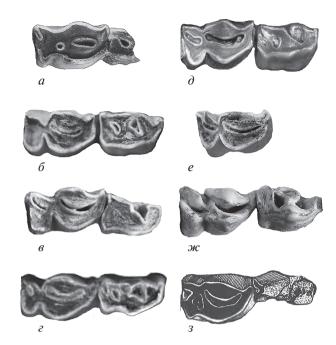


Рис. 5. Сопоставление строения нижних премоляров P_3 и P_4 у разных видов Soergelia из местонахождений Европы и Кавказа: a — S. minor, экз. ПИН, № 5644/109, пещера Таврида; δ , ϵ — S. cf. minor, Дманиси: δ — экз. D654, ϵ — экз. D1733; ϵ — S. intermedia, голотип TRL 88/68/1, Трлица; δ — S. minor, экз. VM-84-eIII E-9-23, Вента Мицена; ϵ , κ — S. brigittae, Аполлония-1: ϵ — экз. APL-25, κ — голотип APL-383; ϵ — S. elisabethae, паратип D 377, Зюссенборн (ϵ : по Crégut-Bonnoure, Dimitrijević, 2006, табл. III, фиг. 1a; ϵ : по Schaub, 1951, табл. XII, фиг. 3).

№ 5644/108; неполная правая ветвь нижнечелюстной кости с P_3 – M_3 , экз. ПИН, № 5644/109; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

К ИСТОРИИ ЗОРГЕЛИЙ ЕВРОПЫ

В истории европейских Soergelia прослеживаются три этапа, соответствующих фаунистическим стадиям, выделяемым по крупным млекопитающим: 1) поздневиллафранкский с S. minor (~1.8—1.2 млн л.н.), 2) эпивиллафранкский с S. brigittae и S. intermedia (~1.2—0.8 млн. л.н.) и 3) среднеплейстоценовый (~0.8—0.4 млн л.н.) с S. elisabethae.

Европейские виды зоргелий имеют разный эволюционный уровень и, по меньшей мере, два из них (S. minor и S elisabethae) пришли в Европу с дисперсионными волнами из Азии: первый — вскоре после палеомагнитного эпизода Олдувей (1.95—1.77 млн л.н.), а второй — в начале среднего плейстоцена, примерно на уровне или вскоре после инверсии Матиуата/Брюнес (0.781 млн л.н.).

Основные направления эволюции Soergelia связаны с усилением адаптаций к жизни в открытых пространствах и более прохладном климате

на фоне глобального тренда понижения температуры в плейстоцене. Они отразились в увеличении размеров, развороте рогов в стороны и совершенствовании специализации к грейзингу (grazing), а именно: усилении гипсодонтности, удлинении моляров и сокращении относительной длины ряда премоляров (уменьшение индекса зубных сегментов), усилении моляризации премоляров. Среди ранних Soergelia (S. minor, S. brigittae и S. intermedia) строение рогов пока известно только для вида S. minor. Но все эти виды существенно отличаются от поздних форм меньшей гипсодонтностью, более высокими значениями индексов нижних зубных рядов и особенностями строения Р₃ и Р₄, в частности, более длинной задней долей коронки на Р4 и положением четвертой долинки на лингвальной поверхности у задневнутреннего угла. К примитивным признакам в строении P₄ у ранних Soergelia относятся: узкая коронка, длинная задняя доля коронки, слабовыпуклые метаконид и протоконид, косое положение энтоконида (его лингвальная стенка скошена назад), глубокие лингвальные долинки. При этом в строении зубной системы зоргелий конца раннего плейстоцена, с его нестабильными глобальными климатическими условиями, прослеживается мозаика примитивных и продвинутых признаков и их разное сочетание.

Первый этап, $\sim 1.8-1.2$ млн л.н. Зоргелии вида S. minor — самые примитивные и мелкие представители рода. Они имели небольшие, довольно стройные рога, уплощенные в основании и слабо сужающиеся к концу. Рога располагались над глазницами и были направлены вверх, отогнуты вперед, слабо гетеронимно скручены и лишь слегка развернуты в стороны. Древнейшая зоргелия S. cf. minor из Дманиси (1.77 млн л.н.) в Закавказье по морфологии зубной системы почти идентична S. minor из Вента Мицены, но она отличается немного более крупными размерами и такими примитивными признаками, как более уплошенное основание рогового стержня и более высокое значение относительной длины ряда премоляров (Bukhsianidze, 2005).

По большей уплощенности основания рогового стержня и индексу зубных сегментов S. minor из Тавриды более продвинута, чем S. cf. minor из Дманиси (1.77 млн л.н.), и занимает промежуточное положение между этой формой и эпивиллафранкскими S. brigittae и S. intermedia. По степени моляризации P_4 и гипсодонтности моляров S. minor из Тавриды также примитивнее, чем S. brigittae и S. intermedia.

Кроме Вента Мицены-2 (1.3 млн л.н.) в Испании (Moyá-Solá, 1987) и пещеры Таврида (1.8—1.5 млн л.н.) в Крыму, поздневиллафранкские Soergelia представлены в Италии (Монте Арджентарио) (Martinez-Navarro et al., 2012) и, возможно, в

Венгрии (Villany 3) (Сrégut-Bonnoure, 2002). В Монте Арджентарио найден фрагмент лобной кости с неполным рогом, определенный как Soergelia sp. cf. S. minor (Martinez-Navarro et al., 2012, рис. 2A). Роговой стержень крупнее, чем у S. minor; диаметры его основания DAP и DT (58.5 × 52.1) ближе к таковым у S. brigittae.

Второй этап, $\sim 1.2-0.8$ млн л.н. Ранние Soergelia представлены видами S. brigittae из Аполлонии-1 (~1 млн л.н) в Греции и S. intermedia из Трлицы (> 0.8 млн л.н.) в Черногории, известными лишь из их типовых местонахождений (Kostopoulos, 1987; Crégut-Bonnoure, Dimitrijević, 2006). Роговых стержней в Трлице нет, а в Аполлонии-1 найден фрагмент лобной кости с основанием рога. Рог мог быть слегка гетеронимно скручен (Kostopoulos, 1987). Эти виды отличаются от S. minor более крупными размерами и особенностями строения P_3 и P_4 (см. выше), в частности, менее скошенным положением энтоконида, а друг от друга — некоторыми особенностями специализации к грейзингу (разным сочетанием примитивных и продвинутых признаков в строении зубной системы). По уровню эволюционного развития они занимают промежуточное положение между самыми ранними и среднеплейстоценовыми формами, а по размерам близки к последним.

Кроме того, Soergelia этого этапа, по-видимому, присутствуют в пещере Козарника в Болгарии, Маасвлакте в Нидерландах (Kolfschoten, Vervoort-Kerkhoff, 1999) и пещере Валлонне (~1 млн л.н.) во Франции (Crégut-Bonnoure, 2007), а также отмечены в составе фауны Тетою-3 Румынии (Radulesco, Samson, 2001). В пещере Козарника в нижних слоях (биозона B2-2) найдено четыре зуба S. aff. intermedia, в т.ч. M₁ (H14-H15, K/2264, 11b) с довольно высоким эктостилидом, высотой около 1 см (Fernandez, Crégut, 2007, табл. 1, фиг. 7). Нижний моляр М₃ из Маасвлакта идентифицирован как S. minor (Kolfschoten, Vervoort-Kerkhoff, 1999, рис. 4) и по размерам соответствует этому виду. Но, судя по степени его гипсодонтности, он мог принадлежать более продвинутому виду ранних Soergelia. В Валлоне часть материала, отнесенная к Ammotragus europaeus, по мнению Э. Крегут-Боннур, принадлежит Soergelia (Crégut-Bonnoure, 2007), в частности M³ Val A8 AI19 654 с удлиненным букко-лингвально островком (см. Moullé et al., 2004, рис. 2).

Третий этап, ~0.8—0.4 млн л.н. Наиболее продвинутые формы зоргелий в Европе представлены видом S. elisabethae — крупными формами, впервые описанными из среднего плейстоцена местонахождений Зюссенборн и Капелленберг в Германии (Schaub, 1951; Kahlke, 1969). Этот вид присутствует в Германии в местонахождении Бад Франкенхаузен, а также, возможно, во Франции

(Сейн Сол Белкастел), Италии (Грималди), Румынии (Олтения) и др. (Radulesco, Samson, 1965; Kahlke, 1969; Koenigswald, Heinrich, 1999; Crégut-Bonnoure, 2002, 2005; Crégut-Bonnoure, Dimitrijević, 2006; Kahlke et al., 2011). У S. elisabethae, в отличие от ранних Soergelia, роговые стержни были сильнее развернуты в стороны и, по-видимому, без гетеронимного скручивания; они массивные в основании и сильно сужающиеся к концу, иногда с заметной вздутостью в основании и средней части (Schaub, 1951; Kahlke, 1969; Bukhsianidze, 2005; Crégut-Bonnoure, 2005). S. elisabethae xopoшо отличается от ранних Soergelia и по более высокой степени гипсодоности и сильной моляризации P_4 (см. выше), которые свидетельствуют о довольно высоком уровне специализации этого вида к грейзингу.

Экология и распространение. Все ранние Soergelia Западной Палеарктики были теплолюбивыми, с выраженными адаптациями к грейзингу и, вероятно, в разной степени способные к браузингу. В состав их кормов наряду с травянистыми растениями и травами могли входить побеги, листва и ветви древесных растений и кустарников. Эти зоргелии были, скорее всего, обитателями полуоткрытых и мозаичных ландшафтов (саванноподобных, лесостепных и степных) на склонах гор, в предгорьях и долинах. Все виды встречены в регионах, относящихся к Альпийскому горному поясу, на Пиренейском и Апеннинском полуостровах, Балканах, в Крыму и Закавказье. Рост разнообразия горных обитателей таких регионов в раннем плейстоцене мог быть связан как с разрывом ареалов при значительных глобальных климатических колебаниях и изменениях ландшафтно-климатической обстановки, так и с разновозрастными дисперсионными волнами.

Первые Soergelia, как и Ното, пришли в восточные районы Западной Палеарктики вместе с дисперсионной волной примерно на уровне палеомагнитного эпизода Олдувей, и постепенно распространились к западу. На Балканах первое появление Soergelia отмечено в Трлице, уровень TRL11—10, 1.8—1.5 млн л.н., Donau/Eburonian, MIS 63—51 (Vislobokova et al., 2020), а на Пиренейском п-ове — позже, 1.5—1.3 млн л.н. В Европе широкое распространение ранних Soergelia связано с дисперсионной волной перед палеомагнитным эпизодом Харамильо, ~1.2 млн л.н. (MIS 36), а среднеплейстоценовых — с дисперсионной волной в начале эльстерского оледенения.

По сравнению с ранними Soergelia, вид S. elisabethae из среднего плейстоцена Европы был лучше адаптирован к прохладному и холодному климату и открытым пространствам (в частности, степным и, возможно, тундростепным). Эти крупные зоргелии (так называемые "степные козы"), по-видимому, вселились в Европу из Восточной

Палеарктики с расширением открытых пространств во время эльстерского оледенения; они наиболее широко распространились в холодную стадию MIS 16 (Kahlke, 1995; Von Koenigswald, Heinrich, 1999; Kahlke et al., 2011; van der Made et al., 2017). В фауне Бад Франкенхаузена, которую относят к холодной стадии MIS 12 эльстера, поздние S. elisabethae сосуществовали с первыми шерстистыми носорогами Coelodonta tologoijensis, пришедшими из Азии (Kahlke et al., 2011). Вселение Coelodonta в Центральную Европу свидетельствует о существовании перигляциальных условий и обширных открытых пространств (см. Kahlke, Lacombat, 2008; Kahlke et al., 2011). Поздние европейские S. elisabethae могли быть автохтонными формами, преадаптированными к обитанию в таких условиях. Но не исключено, что они, как и первые популяции S. elisabethae, проникли в Центральную Европу с дисперсионной волной из Восточной Палеарктики. Крупные формы зоргелий были распространены там с конца раннего плейстоцена. Их остатки найдены в Восточной Сибири (Шер, 1971; Sher, 1986; Боескоров, 2016, 2019) и на юге Западной Сибири (Кожамкулова, Мотузко, 1974; Алексеева, 1980; Васильев, 2005). Наиболее древние формы Soergelia sp. присутствуют в Якутии в раннеолерской фауне, а наиболее молодые найдены в позднеплейстоценовых местонахождениях Красный Яр и Тараданово на юге Западной Сибири в верховьях р. Оби (Васильев, Мартынович, 2007; Васильев, 2010, 2011). S. aff. elisabethae известны из позднеолерской фауны, коррелируемой с галерием Западной Европы (Sher, 1986). Эта зоргелия из Якутии, возможно, конспецифична S. elisabethae из Европы (Боескоров, 2019). Роговые стержни у нее в среднем были более уплощенные, чем у S. elisabethae из Европы (Боескоров, 2019), и это позволяет предполагать, что она была немного примитивнее и могла быть близка к базальным популяциям вида. В раннем и среднем плейстоцене сибирские Soergelia, по-видимому, были интразональными и могли существовать в нескольких ландшафтных зонах (от степных и лесостепных до лесотундровых и тундровых). Такие адаптации позволили им распространиться в Европу и Северную Америку при подходящих глобальных ландшафтно-климатических изменениях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, исследование позволило дополнить фаунистический список из пещеры Таврида первым представителем трибы Ovibovini, найденным в нижнем плейстоцене Крыма. Исследование показало, что Soergelia из Тавриды принадлежала к одной из наиболее ранних популяций европейского вида S. minor, существовавшей в интервале примерно от 1.8 до 1.5 млн л.н. Эта находка расширяет представления о биохронологическом распространении и ареале S. minor, проливает свет на некоторые аспекты эволюции, экологии и распространения рода, а также свидетельствует о большом разнообразии раннеплейстоценовых парнопалых Крыма и фаунистических связях с Западной Европой и Закавказьем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Э.В. Млекопитающие плейстоцена юго-востока Западной Сибири. М.: Наука, 1980. 188 с.

Боескоров Г.Г. Новые данные о распространении и таксономии ископаемой зоргелии (Soergelia sp., Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) на территории Якутии // Докл. Акад. наук. Общ. биол. 2016. Т. 469. № 4. С. 508—512.

Боескоров Г.Г. К распространению и таксономии ископаемой Soergelia sp. (Caprinae, Bovidae, Artiodactyla) на территории Якутии // Зоол. журн. 2019. Т. 98. № 10. С. 1148—1155.

Бондарев А.А., Голубев А.С. Новые находки Soergelia (Bovidae, Artiodactyla) на территории Среднего Прииртышья / Эволюция жизни на Земле. Матер. V Междунар. симп. Томск: Изд-во Дом Томского гос. ун-та, 2018. С. 199—201.

Васильев С.К. Зоргелия (Soergelia sp.) в Новосибирском Приобье // Фауны Урала и Западной Сибири в плейстоцене и голоцене. Челябинск: Изд-во Рифей, 2005. С. 81—88.

Васильев С.К. Остатки зоргелии (Soergelia sp.) в позднем плейстоцене Предалтайской равнины // Эволюция жизни на Земле. Матер. IV Междунар. симп. Томск: ТМЛ-Пресс, 2010. С. 537—541.

Васильев С.К. Некоторые итоги изучения Тарадановского аллювиального местонахождения позднеплейстоценовой мегафауны // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. 2011. Т. 17. С. 20—25.

Васильев С.К., Мартынович Н.В. Палеотериологические сборы в Тараданово в 2007 г. и новые находки остатков зоргелии Soergelia sp. // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. 2007. Т. 13. С. 23—28.

Кожамкулова Б.С., Мотузко А.Н. Зоргелия в Казахстанском Прииртышье // Вестн. АН Каз. ССР. 1974. № 7. С. 61-63.

Шер А.В. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки. М.: Наука, 1971. 310 с.

Agadzhanyan A.K., Vislobokova I.A., Shunkov M.V., Ulyanov V.A. Pleistocene mammal fauna of the Trlica locality, Montenegro // Fossil Imprint. 2017. V. 73. № 1–2. P. 93–114. Bukhsianidze M. The fossil Bovidae of Dmanisi. Doct. Thesis. Ferrara: Univ. Ferrara, 2005. 192 p.

Crégut-Bonnoure E. Les Ovibovini et Caprini (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae, Caprinae) du Plio-Pléistocène d'Europe: systématique, évolution et biochronologie. Thèse Doct. d'Etat ès Sciences, Université de Lyon I, 2002. 386 p.

Crégut-Bonnoure E. Nouvelles données paléogéographiques et chronologiques sur les Caprinae (Mammalia, Bovidae)

du Pléistocène moyen et supérieur d'Europe // Munibe Antropol. Arkeol. 2005. V. 57. P. 205–219.

Crégut-Bonnoure E. European Ovibovini, Ovini, Caprini (Caprinae, Mammalia) from the Plio-Pleistocene: new interpretations // Proc. 18th Intern. Senckenberg Conf., VI Intern. Paleontological Colloquium in Weimar. P. 139—158 (Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 2006. V. 256).

Crégut-Bonnoure E., Dimitrijević V. Megalovis balcanicus sp. nov. and Soergelia intermedia sp. nov. (Mammalia, Bovidae, Caprinae), new Ovibovini from the Early Pleistocene of Europe // Rev. Paléobiol. 2006. V. 25. № 2. P. 723—773. De Giuli C., Masini F. A new element of the Late Villafranchian (Tasso Unit) faunas of Italy: occurrence of Ovibovini (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) in the fauna of Casa Frata (Upper Valdarno, Tuscany) // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 1983. V. 22. P. 271—280.

Fernandez P., Crégut E. Les Caprinae (Rupicaprini, Ovibovini, Ovini et Caprini) de la séquence pléistocène de Kozarnika (Bulgarie du Nord): morphométrie, biochronologie et implications phylogéniques // Rev. Paléobiol. 2007. V. 26. № 2. P. 425–503.

Gentry A.W. An ovibovine (Mammalia, Bovidae) from the Neogene of Stratzing, Austria // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 2001. Bd 102A. P. 189–199.

Harington C.R. Faunal exchanges between Siberia and North America: Evidence from Quaternary land mammal remains in Siberia, Alaska and Yukon Territory // Canad. J. Anthropol. 1980. V. 1. № 1. P. 45–49.

Harington C.R. Soergelia: an indicator of Holarctic Middle Pleistocene deposits? // Nat. Canad. J. Zool. 1987. V. 67. № 5. P. A1—A10.

Kahlke H.-D. Ovibos aus den Kiesen von Süssenborn. Ein Beitrag zur Systematik und Phylogenie der Ovibovini und zur Stratigraphie des Pleistozäns // Geologie. 1963. Bd 12. H. 8. S. 942–972.

Kahlke H.-D. Die Soergelia—Reste aus den Kiesen von Süssenborn bei Weimar // Paläontol. Abh. Apt. A. 1969. Bd 3. H. 3/4. S. 531–544.

Kahlke R.D., García N., Kostopoulos D.S. et al. Western Palaearctic palaeoenvironmental conditions during the Early and early Middle Pleistocene inferred from large mammal communities, and implications for hominin dispersal in Europe // Quatern. Sci. Rev. 2011. V. 30. P. 1368–1395.

Kahlke R.-D., Lacombat F. The earliest immigration of woolly rhinoceros (Coelodonta tologoijensis, Rhinocerotidae, Mammalia) into Europe and its adaptive evolution in Palaearctic cold stage mammal faunas // Quatern. Sci. Rev. 2008. V. 27. P. 1951–1961.

Kostopoulos D.S. The Plio-Pleistocene Artiodactyls (Vertebrata, Mammalia) of Macedonia. 1. The fossiliferous site "Apollonia–1", Mygdonia basin of Greece // Geodiversitas. 1997. V. 19. № 4. P.845–875.

Martinez-Navarro B., Sardella R., Rook L. et al. First occurrence of Soergelia (Ovibovini, Bovidae, Mammalia) in the Early Pleistocene of Italy // Quatern. Intern. 2012. V. 267. P. 98–102.

Moullé P.-E., Echassoux A., Martinez-Navarro B. Ammotragus europaeus: une nouvelle espèce de Caprini (Bovidae, Mammalia) du Pléistocène inférieur à la grotte du Vallonnet (France) // C. R. Palevol. 2004. V. 3. № 8. P. 663–673. Moyá-Solá S. Los bovidos (Artiodactyla, Mammalia) del

yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce,

Granada, España) // Paleontol. Evol. 1987. № 1. P. 181–236

Radulesco C., Samson P. Soergelia elisabethae Schaub dans le Pleistocene moyen de l'Oltenie (Roumanie) // Eclog. Geol. Helv. 1965. V. 58. № 2. P. 1107—1110.

Radulesco C., Samson P. Biochronology and evolution of the Early Pliocene to the Early Pleistocene mammalian faunas of Roumania // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 2001. V. 40. P. 285–291.

Schaub S. Soergelia n. gen., ein Caprine aus dem thuringischen Altpleistocaen // Eclog. Geol. Helv. 1951. V. 44. № 2. S. 375-381.

Sher A.V. Olyorian land mammal age of Northeastern Siberia // Palaeontogr. Ital. 1986. V. 74. P. 97–112.

Van der Made J., Rosell J., Blasco R. Faunas from Atapuerca at the Early-Middle Pleistocene limit: the ungulates from

level TD8 in the context of climatic change // Quatern. Intern. 2017. V. 433A. P. 296–346.

Van Kolfschoten T., Vervoort-Kerkhoff Y. The Pleistocene and Holocene mammalian assemblages from the Maasvlakte near Rotterdam (the Netherlands): with special reference to the Ovibovini Soergelia minor and Praeovibos cf. priscus // Deinsea. 1999. V. 7. P. 369–381.

Vekua A. Die Wirbeltierfauna des Villafranchian von Dmanisi und ihre biostratigraphische Bedeuting // Jb. Rom.-German. Zentralmus. Mainz. 1995. Bd 42. S. 77–180.

Vislobokova I.A., Agadzhanyan A.K., Lopatin A.V. The case of Trlica TRL11–10 (Montenegro): Implications for possible early hominin dispersals into the Balkans in the middle of the Early Pleistocene // Quatern. Intern. 2020. V. 554. P. 15–35.

On the First Finding of *Soergelia minor* (Artiodactyla, Bovidae) in the Lower Pleistocene of the Taurida Cave in the Crimea and the History of the Genus *Soergelia*

I. A. Vislobokova

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

The study of the fossil remains of Caprinae (horn core, upper and lower jaws), found in 2020 in the Lower Pleistocene deposits of the Taurida Cave in the Crimea, showed their belonging to *Soergelia minor* Moya-Sola, 1987. These fossils are the first evidence of the presence of the genus *Soergelia* Schaub, 1951 in Eastern Europe. *S. minor* occurred in the Early Pleistocene in the south of Western Europe, and was found in the Crimea for the first time. The finds of *Soergelia* in Taurida are important for clarifying the features of the evolution and distribution of the genus

Keywords: Soergelia minor, Ovibovini, Early Pleistocene, the Crimea, Taurida Cave

УЛК 565.7+561

ОБЗОР ДАННЫХ ОБ ЭНТОМОПАТОГЕННЫХ HYPOCREALES (ASCOMYCOTA) ЭОЦЕНОВОГО ВОЗРАСТА

© 2022 г. М. Н. Сухомлин^{а, *}, Д. Д. Воронцов^{b, **}, Д. В. Василенко^{c, d, ***}, Е. Э. Перковский^{e, ****}

^аИнститут эволюционной экологии НАН Украины, Киев, 03143 Украина ^bИнститут биологии развития РАН, Москва, 119334 Россия ^cПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия ^dЧереповецкий государственный университет, Череповец, 162602 Россия ^eИнститут зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев, 01030 Украина

*e-mail: suhmary@ukr.net

**e-mail: colupaika@gmail.com

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

***e-mail: perkovsk@gmail.com
Поступила в редакцию 17.11.2021 г.
После доработки 13.12.2021 г.
Принята к публикации 13.12.2021 г.

Из эоцена известен единственный кордиципитоидный гриб на сеноеде из балтийского янтаря и следы "мертвой хватки", оставленные на листе из Месселя муравьем, зараженным кордиципитоидным грибом-паразитом. Находки кордиципитоидных грибов на жуке-скакуне из ровенского янтаря и на муравье Camponotus из балтийского янтаря не подтвердились. Муравьи рода Camponotus неизвестны из раннего и среднего эоцена, что не позволяет с уверенностью установить систематическую принадлежность самого древнего пораженного кордиципитоидными грибами муравья. Обсуждаются некоторые вопросы эволюции энтомопатогенных грибов порядка Hypocreales.

Ключевые слова: Ophiocordycipitaceae, Clavicipitaceae, Coleoptera, Goriresina fungifora, эволюция

DOI: 10.31857/S0031031X2203014X

ВВЕДЕНИЕ

Обширный сборный род Cordyceps s.l. (Нуросгеаles, Sordariomycetes, Ascomycota) в результате критического пересмотра с использованием молекулярных методов (Sung et al., 2007) был разделен на четыре рода, принадлежащие к трем семействам: Metacordyceps G.H. Sung, J.M. Sung, Hywel-Jones et Spatafora (Clavicipitaceae), Ophiocordyceps Petch, Elaphocordyceps G.H. Sung et Spatafora (Ophiocordycipitaceae) и Cordyceps Fr. (Cordycipitaceae). Однако, поскольку большинство видов этих родов составляют энтомопатогенные грибы, широкое применение для их обозначения в целом приобрел термин "кордиципитоидные грибы", который используется в данной статье.

Наиболее интересным и широко известным таксоном в группе кордиципитоидных грибов является Ophiocordyceps, самый крупный род семейства Ophiocordycipitaceae, который в настоящее время насчитывает более 230 видов почти исключительно энтомопатогенных грибов (Spatafora et al.,

2015; Luangsa-ard et al., 2018). Виды, отнесенные к этому роду, являются паразитами широкого круга насекомых-хозяев, относящихся к различным отрядам. Однако в последнее время появились также сообщения об эндосимбиотических видах рода, связанных с питающимися на растениях гемиптерами (Quandt et al., 2014; Gomez-Polo et al., 2017; Matsuura et al., 2018), потерявшими облигатных бактериальных симбионтов (Matsuura et al., 2018).

Жизненный цикл этих грибов, как и многих других плеоморфных аскомицетов, включает две спорообразующие стадии: мейотическую и митотическую. Чаще всего половые репродуктивные стадии Ophiocordyceps соотносятся с представителями анаморфных родов Hirsutella, Hymenostilbe, а также некоторых других (Quandt et al., 2014; Shrestha et al., 2017).

Род Ophiocordyceps — космополитный, его наибольшее видовое разнообразие наблюдается в тропиках и субтропиках (напр., Sanjuán et al., 2015; Luangsa-ard, 2018; Araújo et al., 2018, 2020,

2021). Состав современных видов рода Ophiocordyceps, как и других кордиципитоидных грибов, а также их таксономия и разнообразие хозяев сравнительно хорошо изучены. В то же время, находки этих грибов-энтомофагов в ископаемом состоянии весьма скудны.

Наиболее древней находкой энтомопатогенных Hypocreales является Paleoophiocordyceps соссорнадиз G.-H. Sung, Poinar et Spatafora из раннесеноманского качинского (бирманского) янтаря (Sung et al., 2008), возраст которого 99 млн лет. Это паразит червеца (Hemiptera, Coccinea, Albicoccidae); более древние свидетельства паразитизма грибов на насекомых неизвестны (Sung et al., 2008).

К кордиципитоидным грибам относится и сохранившаяся в миоценовом доминиканском янтаре синнема Hirsutella (на сеноеде Troctopsocopsis sp.; Poinar, 2014); недавно этот гриб был описан как Ophiocordyceps dominicanus Poinar et Vega (Poinar, Vega, 2020).

Характерные парные отверстия вдоль жилок раннеэоценового листа Byttneriopsis daphnogenes (Ettingshausen) Kvaček et Wilde (Malvaceae) из лагерштетта Мессель (Гессен, Германия) (48 млн лет), оставлены муравьями-зомби, которыми манипулировали грибы-паразиты, принадлежавшие к кордиципитоидным (Hughes et al., 2011); родовое название растения в этой статье ошибочно указано как Byttnertiopsis.

Еще одна подробно не описанная находка кордиципитоидных из доминиканского янтаря представлена грибом, морфологически сходным с современными видами рода Beauveria (анаморфа Cordyceps s. l.), инфицировавшим некрупного рабочего муравья из рода Azteca Forel, 1878 (Poinar, Thomas, 1984; Poinar, 2014).

Недавно был описан первый вид эоценовых Ophiocordycipitaceae, а именно, Polycephalomyces baltica Poinar et Vega с антенны нимфы балтийского сеноеда (Psocoptera, Troctopsocidae) (Poinar, Vega, 2020).

Из балтийского и саксонского янтарей (поздний эоцен) описано несколько видов аскомицетов, паразитирующих на членистоногих. Среди них саксонский Stigmatomyces succini W. Rossi, Kotrba et Triebel (Laboulbeniales) с груди стебельчатоглазой мухи Prosphyracephala succini (Loew, 1873) (Diopsidae; Rossi et al., 2005) и балтийский Aspergillus collembolorum Dörfelt et A.R. Schmidt (Eurotiales) с коллемболы из подотряда Entomobryomorpha (Dörfelt, Schmidt, 2005).

Кроме этих находок, сообщения об ископаемых энтомопатогенных грибах из европейских янтарей (ровенский, балтийский и саксонский янтари) до недавнего времени отсутствовали. Первая находка Ophiocordycipitaceae из одновозрастного с балтийским (Mitov et al., 2021) ровенского янтаря была указана с жука-скакуна Goriresina fungifora Matalin, Perkovsky et Vasilenko, 2021 (Matalin et al., 2021), а новый род Clavicipitaceae был описан с муравья из балтийского янтаря (Poinar, Maltier, 2021).

МАТЕРИАЛ И МЕТОЛЫ

Жук-скакун Goriresina fungifora обнаружен в образце позднеэоценового ровенского янтаря из местонахождения Воронки (Варашский р-н Ровенской обл., Украина) (Matalin et al., 2021, рис. 1, 2). Вес этого образца после первичной обработки — 88 г, размеры — 78 × 55 × 15 мм. Образец с голотипом G. fungifora (инв. номер SIZK L-813) хранится в коллекции Ин-та зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины; выявленные сининклюзы перечислены в первоописании G. fungifora (Маtalin et al., 2021), определение жужелицы из сининклюза до подтрибы приведено М. Кириченко-Бабко и др. (Kirichenko-Babko et al., 2021).

Поврежденный глаз скакуна (рис. 1) исследовали при помощи микроскопа Nikon E-800 (увеличение объектива $10\times$) с цифровой камерой Olympus OM-D E-M10-II. Индивидуальные кадры с промежуточной фокусировкой собирали в конечное изображение, используя ПО Helicon Focus 7.6.2 Pro, алгоритм A.

ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованном образце была ранее указана синнема гриба, выступающая из разрушенного правого глаза жука-скакуна (Matalin et al., 2021, рис. 8).

Переизучение образца позволило установить, что из глаза выступает не синнема, а зрительная доля, сходная с таковой современного скакуна Tetracha (s. str.) spixii opulenta Naviaux, 2007 из колл. Московского педагогического ун-та, любезно отпрепарированного и отснятого А.В. Маталиным. Отдельные грибные гифы можно увидеть на других участках кутикулы жука, но установить систематическое положение гриба не представляется возможным.

В настоящее время данных о взаимосвязи между экологией насекомых и биологией энтомопатогенных грибов, в частности, о взаимодействиях паразит—хозяин, а также их жизненных циклах, крайне мало (Агаújо et al., 2021). Недавние филогенетические исследования с использованием палеонтологических данных дают некоторое представление об эволюции энтомопатогенных грибов и на основе анализа истории паразитов и их хозяев проливают свет на геохронологию этих грибов. Было продемонстрировано, что в эволюции грибов порядка гипокреальных с момента его появления (около 158—232 млн лет назад) имели место многочисленные переходы на новых хозя-

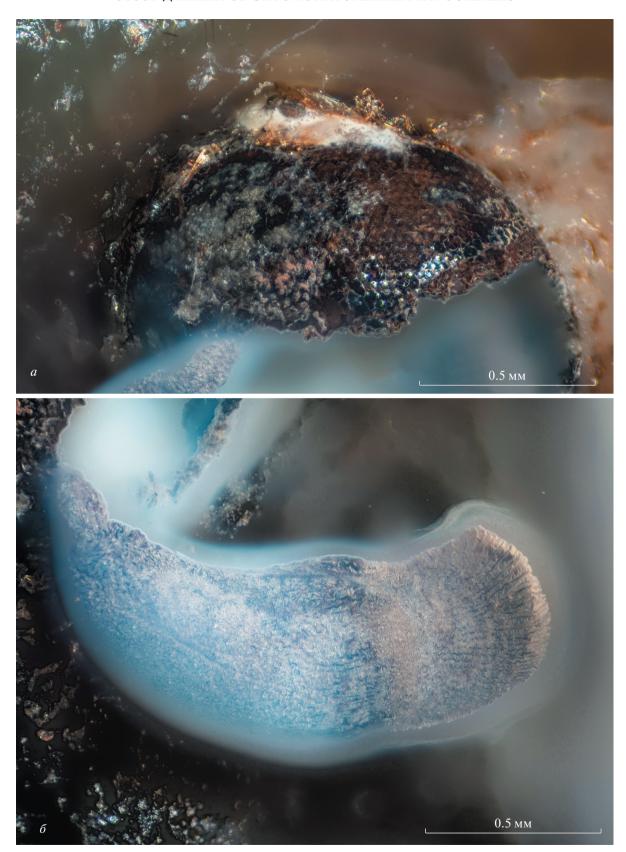


Рис. 1. Детали строения скакуна Goriresina fungifora Matalin, Perkovsky et Vasilenko, 2021, голотип SIZK L-813: мицелий (a) и зрительная доля (δ), выступающая из поврежденного глаза; позднеэоценовый ровенский янтарь.

ев, причем на представителей как одного, так и разных царств живых организмов, живущих в одних и тех же местообитаниях (Spatafora et al., 2007; Sung et al., 2008). Реконструкция истории Ophiocordycipitaceae подтвердила древние черты их экологии как паразитов животных, оценив возраст кроновой группы, по крайней мере, ранним мелом (Sung et al., 2007). В другой работе с помощью молекулярных часов был определен возраст (143.47 млн лет) кроновой группы крупнейшего в семействе рода Ophiocordyceps, включающего в себя паразитов членистоногих (Dai et al., 2020).

Полученный с учетом возраста Ophiocordyceps dominicanus раннемеловой (верхний альб, 102 млн лет: Qu et al., 2018) возраст кроновых групп Hirsutella нуждается в корректировке, так как возраст доминиканского янтаря в этой работе был ошибочно удвоен до 30—45 млн лет (Qu et al., 2018), вместо давно установленных 15—20 млн лет (Penney, 2010).

Не было обнаружено никакой прямой связи между эволюцией анаморф Hirsutella и вымиранием на рубеже мела и палеогена, что свидетельствует о том, что разнообразие некоторых микроскопических спороносящих структур, напр., фиалид — верхушечных структур конидиеносцев, скорее всего, вызвано продолжительной экологической адаптацией и коэволюцией с насекомыми. Как известно, на рубеже мела и палеогена массовое вымирание насекомых не отмечено (Rasnitsyn, Quicke, 2002), за немногочисленными исключениями таких групп, как тли (Perkovsky, Wegierek, 2018), которые к важным хозяевам кордиципитоидных грибов не относятся.

Согласно одному из вероятных вариантов смены хозяев в ходе эволюции рода Ophiocordyceps, предложенному по результатам широкомасштабной филогенетической реконструкции гипокреальных грибов, грибы-паразиты муравьев-зомби произошли от предкового паразита жуков (личинок жуков в почве или гниющей древесине), сходного с современными видами Ophiocordyceps на жуках (Araújo, Hughes, 2019).

Упомянутый выше датируемый ранним эоценом (48 млн лет) отпечаток листа из Месселя со следами характерной "мертвой хватки" муравьев (Hughes et al., 2011) удивительно похож на те, что оставляют муравьи-древоточцы трибы Camponotini, зараженные современным видом Ophiocordyceps camponoti-leonardi Kobmoo, Mongkols., Tasan., Thanakitp. et Luangsa-ard в Юго-Восточной Азии (Araújo et al., 2018). Однако в качестве хозяев Ophiocordyceps отмечены представители различных подсемейств муравьев: Dolichoderinae, Formicinae, Ectatomminae и Ponerinae, а не только представители трибы Camponotini, управление поведением которых грибами-манипуляторами наиболее изучено.

В то же время, род Colobopsis Mayr, 1861, к которому относится С. leonardi (Emery, 1889), основной (97%) хозяин Ophiocordyceps camponotileonardi в Юго-Восточной Азии [приведенного как O. unilateralis (Tul. & C. Tull.) Petch в: Hughes et al., 2011], из эоцена не известен. Род Camponotus Mayr, 1861, к которому С. leonardi относили ранее, известен лишь из позднего эоцена (Radchenko, Perkovsky, 2021). Североамериканский раннеэоценовый вид, ранее предположительно относимый к Camponotus (Hughes et al., 2011), в действительности оказался принадлежащим роду Oecophylla F. Smith, 1857 (Перфильева, 2021). Род Oecophylla известен из Месселя (Dlussky et al., 2008), и на его современном представителе недавно описан новый вид рода Ophiocordyceps (зараженные Oecophylla также оставляют следы мертвой хватки на листьях). Отличительным признаком этого вида является формирование фиалид не на поверхности синнем, а непосредственно на конечностях хозяина (Araújo et al., 2018).

Недавно было опубликовано описание паразитического гриба на рабочем муравье-формицине из балтийского янтаря, предположительно отнесенного к Clavicipitaceae, с установлением особого рода Allocordyceps Poinar, и указанием, что "it is quite possible that Allocordyceps represents a precursor" современных Ophiocordyceps (Poinar, Maltier, 2021, с. 4). Предположения и построения, высказанные в статье Дж. Пойнара и И.-М. Малтье (Poinar, Maltier, 2021), в значительной степени основаны на том, что ими изучен ископаемый представитель рода Camponotus. Однако на основании приведенных в статье фотографий муравья можно бесспорно утверждать, что Allocordyceps описан с формицины Prenolepis henschei Mayr, 1868, обычного муравья в позднеэоценовых янтарях (по крайней мере в 5 раз более обычного, чем Camponotus: Dlussky, Rasnitsyn, 2009; LaPolla, Dlussky, 2010) и, в частности, в балтийском янтаре (Perkovsky, 2011). На это указывает целый ряд признаков, хорошо различимых на фото: скапусы антенн значительно выступают за затылочный край головы (их длина больше длины головы, измеренной от края переднего края наличника до затылочного края); глубокое метанотальное вдавление на груди, проподеум, таким образом, четко отделен от метанотума, его основная поверхность приблизительно равна покатой; петиоль с наклонной чешуйкой, с длинной задней цилиндрической частью; тело в многочисленных длинных отстоящих волосках. Подобный набор признаков никогда не встречается у представителей рода Camponotus (личн. сообщ. Д.А. Дубовикова и Д.М. Жаркова). Помимо перечисленных признаков, отнесению к Camponotus (или Colobopsis) противоречит слишком мелкий размер рабочего: ширина его головы (Poinar, Maltier, 2021, рис. 1) равна 0.4 мм, что в 1.7 раза меньше, чем у самых мелких представителей этих родов. Энтомопатогенные Hypocreales с голарктических, часто достаточно холодолюбивых, муравьев современного рода Prenolepis Mayr, 1861, не случайно названных "зимними муравьями" (winter ants: Perkovsky, 2011 и ссылки в этой работе), неизвестны. С большинством моментов в описании гриба трудно согласиться, особенно, если янтарь действительно был автоклавирован (Й. Дамзен, личн. сообщ.). По нашему мнению, опубликованные фото и описание не дают оснований для утверждения о находке в данном образце представителя Clavicipitaceae.

Представляется, что находка обоих кайнозойских кордиципитоидных на сеноедах неслучайна (Poinar, Vega, 2020): это мелкие насекомые, довольно обычные как на коре, так и в ископаемых смолах, и манипулирование их поведением кордицепсовыми неизвестно. Находка эоценовых кордиципитоидных на муравьях представляется весьма маловероятной, так как Camponotus были явно не слишком обычны на янтарном дереве, и для грибов-манипуляторов рассеивание спор со ствола янтарного дерева не слишком рационально, в т.ч. потому, что труп муравья-зомби должен рассеивать споры долго, а потоки смолы этому препятствуют. Возможно, последней причиной объясняется и почти полное отсутствие находок Hypocreales на муравьях в доминиканском и мексиканском янтарях, в которых их современные хозяева неплохо представлены и достаточно разнообразны.

* * *

Авторы искренне признательны А.В. Маталину (Московский педагогический ун-т) за фото Теtracha (s. str.) spixii opulenta и обсуждение статьи, А.П. Расницыну (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН), Д.А. Дубовикову и Д.М. Жаркову (оба из С.-Петербургского государственного ун-та), Й. Дамзену (Вильнюс) за обсуждение статьи, Р. Хамберу (США) за ценные советы, Н.Р. Хомичу (Ровно) — за помощь в приобретении образца, а также анонимным рецензентам за ценные замечания и комментарии к этой статье. Работа поддержана грантом РФФИ № 19-04-00046 (ДВВ).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Перфильева К.С. Распространение и дифференциация по отпечаткам крыльев ископаемых видов Oecophylla (Hymenoptera: Formicidae) // Палеонтол. журн. 2021. № 1. С. 80-93.

Araújo J.P.M., *Evans H.C.*, *Fernandes I.O. et al.* Zombie-ant fungi cross continents: II. Myrmecophilous hymenostilboid species and a novel zombie lineage // Mycologia. 2020. V. 112. № 6. P. 1138–1170.

Araújo J.P.M., *Evans H.C.*, *Kepler R.*, *Hughes D.P.* Zombieant fungi across continents: 15 new species and new combinations within Ophiocordyceps. I. Myrmecophilous hirsutelloid species // Stud. Mycol. 2018. V. 90. P. 119–160.

Araújo J.P.M., *Hughes D.P.* Zombie-ant fungi emerged from non-manipulating, beetle-infecting ancestors // Curr. Biol. 2019. V. 29. № 21. P. 3735–3738.

Araújo J.P.M., *Moriguchi M.G.*, *Uchiyama S. et al.* Ophiocordyceps salganeicola, a parasite of social cockroaches in Japan and insights into the evolution of other closely-related Blattodea-associated lineages // IMA Fungus. 2021. V. 12. № 3. P. 1–17.

Dai Y.D., Wu C.K., Yuan F. et al. Evolutionary biogeography of Ophiocordyceps sinensis: an indicator of molecular phylogeny to geochronological and ecological exchanges // Geosci. Front. 2020. V. 11. № 3. P. 807–820.

Dlussky G.M., Rasnitsyn A.P. Ants (Insecta: Vespida: Formicidae) in the Upper Eocene amber of Central and Eastern Europe // Paleontol. J. 2009. V. 43. № 9. P. 1024–1042. Dlussky G.M., Wappler T., Wedmann S. New middle Eocene formicid species from Germany and the evolution of weaver ants // Acta Palaeontol. Pol. 2008. V. 53. № 4. P. 615–626. Dörfelt H., Schmidt A.R. A fossil Aspergillus from Baltic amber // Mycol. Res. 2005. V. 109. № 8. P. 956–960.

Gomez-Polo P., Ballinger M.J., Lalzar M. et al. An exceptional family: Ophiocordyceps-allied fungus dominates the microbiome of soft scale insects (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccidae) // Mol. Ecol. 2017. V. 26. № 20. P. 5855—5868.

Hughes D.P., Wappler T., Labandeira C.C. Ancient deathgrip leaf scars reveal ant-fungal parasitism // Biol. Lett. 2011. V. 7. № 1. P. 67–70.

Kirichenko-Babko M., Perkovsky E.E., Vasilenko D.V. First syninclusion of tiger and ground beetles: Goriresina (Cicindelidae) and lebiine (Carabidae) from Rovno amber // 3rd Palaeontological Virtual Congress December 1–15th, 2021. Book of Abstracts, 2021. P. 125.

LaPolla J.S., *Dlussky G.M.* Review of fossil Prenolepis genus-group species // Proc. Entomol. Soc. Wash. 2010. V. 112. № 2. P. 258–273.

Luangsa-ard J., Tasanathai K., Thanakitpipattana D. et al. Novel and interesting Ophiocordyceps spp. (Ophiocordycipitaceae, Hypocreales) with superficial perithecia from Thailand // Stud. Mycol. 2018. V. 89. P. 125–142.

Matalin A.V., Perkovsky E.E., Vasilenko D.V. First record of tiger beetles (Coleoptera, Cicindelidae) from Rovno amber with the description of a new genus and species // Zootaxa. 2021. V. 5016. № 2. P. 243–256.

Matsuura Y., Moriyama M., Łukasik P. et al. Recurrent symbiont recruitment from fungal parasites in cicadas // Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 2018. V. 115. № 26. P. 5970–5979.

Mitov P.G., Perkovsky E.E., Dunlop J.A. Harvestmen (Arachnida: Opiliones) in Eocene Rovno amber (Ukraine) // Zootaxa. 2021. V. 4984. № 1. P. 43–72.

Penney D. Dominican amber // Biodiversity of Fossils in Amber from the Major World Deposits / Ed. Penney D. Manchester: Siri Sci. Press, 2010. P. 22–41.

Perkovsky E.E. Syninclusions of the Eocene winter ant Prenolepis henshei (Hymenoptera: Formicidae) and Germaraphis aphids (Hemiptera: Eriosomatidae) in Late Eocene Baltic and Rovno amber: some implications // Russ. Entomol. J. 2011. V. 20. № 3. P. 303—313.

Perkovsky E.E., Wegierek P. Aphid-Buchnera-Ant symbiosis, or why are aphids rare in the tropics and very rare further south? // Earth Envir. Sci. Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 2018. V. 107. № 2–3. P. 297–310.

Poinar G. Evolutionary history of terrestrial pathogens and endoparasites as revealed in fossils and subfossils // Adv. Biol. 2014. article 18135.

http://doi.org/10.1155/2014/181353

Poinar G., Maltier Y.-M. Allocordyceps baltica gen. et sp. nov. (Hypocreales: Clavicipitaceae), an ancient fungal parasite of an ant in Baltic amber // Fung. Biol. 2021. V. 125. № 11. P. 886–890.

Poinar G.O. Jr., Thomas G.M. Laboratory Guide to Insect Pathogens and Parasites. N.Y.: Plenum Press, 1984. 424 p.

Poinar G., Vega F.E. Entomopathogenic fungi (Hypocreales: Ophiocordycipitaceae) infecting bark lice (Psocoptera) in Dominican and Baltic amber // Mycology. 2020. V. 11. № 1. P. 71–77.

Radchenko A.G., Perkovsky E.E. Wheeler's dilemma revisited: first Oecophylla-Lasius syninclusion and other ant syninclusions in the Bitterfeld amber (late Eocene) // Invertebr. Zool. 2021. V. 18. № 1. P. 47–65.

Qu J., *Zhou Y.*, *Yu J. et al.* Estimated divergence times of Hirsutella (asexual morphs) in Ophiocordyceps provides insight into evolution of phialide structure // BMC Evol. Biol. 2018. V. 18. № 111. P. 1–12.

Quandt C.A., Kepler R.M., Gams W. et al. Phylogeneticbased nomenclatural proposals for Ophiocordycipitaceae (Hypocreales) with new combinations in Tolypocladium // IMA Fungus, 2014. V. 5. № 1. P. 121–134.

Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. (eds.). History of Insects. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. 517 p.

Rossi W., Kotrba M., Triebel D. A new species of Stigmatomyces from Baltic amber, the first fossil record of Laboulbeniomycetes // Mycol. Res. 2005. V. 109. № 3. P. 271–274.

Sanjuán T.I., Franco-Molano A.E., Kepler R.M. et al. Five new species of entomopathogenic fungi from the Amazon and evolution of neotropical Ophiocordyceps // Fung. Biol. 2015. V. 119. № 10. P. 901–916.

Shrestha B., Sung G.-H., Sung J.-M. Current nomenclatural changes in Cordyceps sensu lato and its multidisciplinary impacts // Mycology. 2017. V. 8. № 4. P. 293–302.

Spatafora J.W., Quandt C.A., Kepler R.M. et al. New 1F1N species combinations in Ophiocordycipitaceae (Hypocreales) // IMA Fungus. 2015. V. 6. № 2. P. 357—362.

Spatafora J.W., Sung G.-H., Sung J.-M. et al. Phylogenetic evidence for an animal pathogen origin of ergot and the grass endophytes // Mol. Ecol. 2007. V. 16. № 8. P. 1701—1711.

Sung G.-H., Hywel-Jones N.L., Sung J.-M. et al. Phylogenetic classification of Cordyceps and the clavicipitaceous fungi // Stud. Mycol. 2007. V. 57. P. 5–59.

Sung G.-H., Poinar G.O., Spatafora J.W. The oldest fossil evidence of animal parasitism by fungi supports a Cretaceous diversification of fungal—arthropod symbioses // Mol. Phylog. Evol. 2008. V. 49. № 2. P. 495–502.

A Review of the Data on Entomopathogenic Hypocreales (Ascomycota) from Eocene

M. M. Sukhomlyn¹, D. D. Vorontsov², D. V. Vasilenko^{3, 4}, E. E. Perkovsky⁵

¹Institute for evolutionary ecology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev, 03143 Ukraine ²Koltzov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119334 Russia ³Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia ⁴Cherepovets State University, Cherepovets, 162602 Russia

 5 Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev, 01601 Ukraine

From the Eocene, the only record of cordycipitoid fungus on barklice in Baltic amber is known as well as a single example of death-grip leaf scars from Messel left by the ant parasitized by cordycipitoid fungus. The find of cordycipitoid fungus on the tiger beetle in Rovno amber and the report of clavicipitoid fungus on *Camponotus* ant in Baltic amber have not been confirmed. The ants of the *Camponotus* genus are unknown from the early and middle Eocene, therefore taxonomic position of the most ancient ant hosts of cordycipitoid fungi is unclear. Some aspects of the evolution of entomopathogenic fungi of the order Hypocreales are discussed.

Keywords: Ophiocordycipitaceae, Clavicipitaceae, Coleoptera, Goriresina fungifora, evolution

УЛК 561.47:551.781.43:576.315

ФЁЛЬГЕН-ТЕСТИРОВАНИЕ ЯДЕР КЛЕТОК ЛИСТА TAXODIUM DUBIUM (CUPRESSACEAE) ИЗ ЭОЦЕНОВОЙ ТАВДИНСКОЙ ФЛОРЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2022 г. И. А. Озеров^{а, *}, Н. А. Жинкина^a, А. А. Торшилова^a, Э. М. Мачс^a, А. В. Родионов^a

а Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, 197376 Россия

*e-mail: igorozerov@mail.ru

Поступила в редакцию 10.02.2021 г. После доработки 16.11.2021 г. Принята к публикации 16.11.2021 г.

В статье представлены результаты исследования тканей фитолеймы листа ископаемого Taxodium dubium из эоценовой тавдинской флоры Западной Сибири. Фёльген-тестирование показало сохранение в клетках фёльген-позитивных, гетерогенно окрашенных ядерных структур и мелких гранулярных хромоцентров. Ядра окрашены в красно-фиолетовый цвет, хромоцентры демонстрируют более интенсивную окраску. Это свидетельствует о наличии в хроматине ядер альдегидных групп дезоксирибозы и демонстрирует специфическое присутствие ДНК. Дополнительное окрашивание препаратов алциановым синим и гематоксилином Эрлиха отображает клеточные стенки и прилегающий внутриклеточный материал.

Ключевые слова: Taxodium, фёльген-тест, эоцен, тавдинская флора, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S0031031X22030114

ВВЕДЕНИЕ

Хорошо сохранившиеся клеточные ядра, ядрышки и пластиды были зарегистрированы для многих ископаемых растений возрастом 15— 180 млн лет (Niklas, 1983; Schönhut et al., 2004; Bomfleur et al., 2014; Wang et al., 2014; Озеров, Яковлева, 2015). Сообщалось, что ДНК-содержащие клеточные структуры могут сохраняться в ископаемых растениях в течение нескольких десятков миллионов лет. В частности, фёльген-позитивное окрашивание ядер клеток было показано на ископаемых листьях и плодах ранних эоценовых миртовых из арктической Якутии и листьев метасеквойи из среднего эоцена арктической Канады и раннего олигоцена Западной Сибири (Ozerov et al., 2006, 2020, 2021). Реакция Фёльгена является очень чувствительным средством обнаружения альдегидных групп дезоксирибозы и часто используется как метод для демонстрации специфического присутствия ДНК (Chieco, Derenzini, 1999). В ископаемых растениях клеточные стенки, а также антиоксидантная и антибактериальная активность внутриклеточных конденсированных танинов, возможно, обеспечивают защиту от деградации внутриклеточных структур, подобных различным пластидам и клеточному ядру, а также способствует долгосрочному сохранению ДНК и других биополимеров (Liu, Zheng, 2002; Ozerov et al., 2006, 2020, 2021; Gupta

et al., 2009; Жинкина и др., 2018). Благодаря этим свойствам растений были секвенированы гены хлоропластов Magnolia L., Persea Mill. и Taxodium Rich. возрастом 17-20 млн лет (Golenberg et al., 1990; Soltis et al., 1992; Kim et al., 2004).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В исследовании использовалась фитолейма листьев Taxodium dubium (Sternb.) Heer (колл. БИН № 600, обр. 110), собранная М.Г. Горбуновым в 1952 г. из местонахождения третичных растений ур. Компасский Бор. Район урочища расположен на правом берегу р. Тым (правый приток р. Оби). Эта речная терраса вскрыта двумя большими обнажениями. Верхнее обнажение по течению реки называется Белый Яр (рис. 1), а нижнее – Дунаевский Яр. Подробное геологическое описание отложений урочища Компасский Бор сделано Горбуновым (1962). В нижней половине Белого Яра в толще песков нижнего слоя обнажается линза плотных, однородных, темно-серых пластичных глин мощностью до 5.7 м с многочисленными растительными остатками отпечатками листьев, остатками древесин, плодов, шишек, семян и пыльцы (Горбунов, 1962). Согласно последним карпологическим исследованиям, в vp. Компасский Бор комплекс растительных остатков довольно небогатый, однако



Рис. 1. Местонахождение Белый Яр, где были обнаружены ископаемые листья Тахоdіum dubium. Базовая карта Яндекс $^{\mathbb{C}}$.

легко диагностируется по присутствию характерных эоценовых таксонов — Azolla (Prisca) sp., Azollites minor (nom. nud.), Pseudoisoetes tymensis sp., Viola prisca (nom. nud.), Cleonisia baksanica Balueva et V.P. Nikit., Aracispermum sphenosum Balueva et V.P. Nikit., Urospathites antiquus V.P. Nikit. и др. В ряду кайнозойских флор Западной Сибири по данным палеокарпологии раннетавдинская флора происходит из кусковской свиты, нижнетавдинской подсвиты. Возраст этих отложений датируется концом среднего—поздним эоценом (Унифицированные ... 2001; Никитин, 2006).

Постоянные препараты тканей из растительных остатков были сделаны в соответствии с цитоэмбриологической процедурой в связи со спецификой исследуемого материала (Ozerov et al., 2006, 2020). Растение помещали в хлороформ на часовом стекле, а после выдерживания в нем покрывали парафином. В смеси хлороформа и парафина материал помещали в термостат, где при температуре 60°C происходило полное замещение хлороформа парафином в течение недели. Постоянные препараты изготавливали по общепринятой методике (Барыкина и др., 2004). Срезы ткани толщиной 3 мкм делали с помощью микротома Microm HM 325 (Carl Zeiss, Германия). Срезы депарафинировали толуолом (3 × 15 мин), затем промывали этанолом (3×15 мин) и водой (2×15 мин). Окрашивание препаратов основным фуксином Фёльгена (реактив Шиффа) и алциановым синим (Loba Chemie, Австрия) проводили по следующей

схеме (Жинкина, Озеров, 2008): холодный гидролиз: 1 N HCl - 5 мин, 5 N HCl - 30 мин, 1 N HCl - 5 мин; реагент Шиффа (подготовка: Pearse, 1953) - 2 часа; сернистая вода (на $100\,\mathrm{cm}^3$ дистиллированной $\mathrm{H}_2\mathrm{O}$ добавить 2 г $\mathrm{Na}_2\mathrm{SO}_3$ и 2 см³ HCl) - 3 × 5 мин; проточная вода - 20 мин; дистиллированная вода - 5 мин; уксусная кислота 3%-5 мин; алциановый синий 0.1%-5 мин; дистиллированная вода - 10 мин; Мавиол®. Реагент Шиффа использовали для окрашивания хроматинсодержащих нуклеиновых структур, оставляя ядрышки и цитоплазму неокрашенными. Алциановый синий использовали для окрашивания клеточных стенок и цитоплазмы. Срезы наблюдали с помощью светового микроскопа AxioPlan 2ie (Carl Zeiss, Германия).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Уникальное состояние ископаемых листьев Т. dubium из местонахождения Белый Яр эоценовой тавдинской флоры дает возможность исследовать это растение, как на структурном, так и на ультраструктурном уровне. Листья черешковые, спирально расположенные, с хорошо выраженной средней жилкой, линейноланцетные, с острой верхушкой и низбегающим основанием. Листья отходят от побега под углом 35°—45° (табл. ІХ, фиг. 1; см. вклейку). Наружные периклинальные стенки эпидермальных клеток четырех- или многоугольные, длина их равна ширине или несколько превышает ее. Антиклинальные стенки эпи-

дермальных клеток прямые или слегка изогнутые (табл. IX, фиг. 2). Устьица амфициклические, энциклоцитные, расположены на абаксиальной поверхности листа. Число побочных клеток у современных и ископаемых представителей рода Тахо-dium составляет четыре—шесть (Свешникова, Буданцев, 1960; Викулин и др., 2005). Ядра побочных клеток лежат в одной плоскости (табл. IX, фиг. 3). Устьичная щель ориентирована косо или перпендикулярно. На концах замыкающих клеток сохранились кутикулярные полярные Т-образные выросты (табл. IX, фиг. 3а).

Окрашивание по Фёльгену показало, что в листьях ископаемого T. dubium сохранились эпидермальные клетки с фёльген-позитивными гетерогенно окрашенными ядрообразными структурами округлой формы, включая диффузное и мелкое зернистое вещество. Окраска ядер от красно-фиолетового до фиолетового цвета. Ядра эпидермальных клеток демонстрируют более интенсивно окрашенные хромоцентры (табл. IX. фиг. 3, 4). Некоторые клетки в пределах неокрашенного ядрышкового дворика имеют хорошо заметное фёльген-позитивное округлое тельце (табл. ІХ, фиг. 5). Возможно, что оно возникло в результате постмортальной агрегации хроматина. В эпидермальных клетках обнаружены лейкопласты. Они примыкают, в основном, к наружной клеточной стенке. Лейкопласты небольшие, от округлых до вытянутых в длину, характерные для эпидермальных клеток современных представителей голосеменных растений (табл. ІХ, фиг. 4, 6). Дополнительное окрашивание препаратов алциановым синим и гематоксилином Эрлиха выявило клеточные стенки и прилегающий внутриклеточный материал, окрашенный от светло- до темно-синего цвета (табл. ІХ, фиг. 2–6).

ОБСУЖДЕНИЕ

Структурно сохранившиеся побеги рода Тахоdium известны из верхнемеловых отложений (Свешникова, 1967; Aulenback, LePage, 1988). В третичный период этот род получил широкое распространение по всей Евразии и Северной Америке (Горбунов, 1955; Борсук, 1956; Дорофеев, 1976; Буданцев, 1983, 1986, 1997 и др.). Ареал таксодиума чрезвычайно сузился в связи с климатическими перестройками конца плиоцена. Вследствие раннеплейстоценовых оледенений на протяжении четвертичного периода, этот род исчез в Европе (Никитин, 1957; Дорофеев, 1976).

Впервые облиственные побеги типа Т. distichum были описаны под названием Taxodites dubius Sternb. (Sternberg, 1838) по двум экз. из глин лигнитовой формации Билина в Чехии. Образцы из этих же отложений Ф. Унгер определил как Т. dubius, отнеся к нему, кроме побегов, мужские стробилы и обломок женской шишки (Unger,

1852). В 1855 г. все находки Т. dubius были отнесены О. Геером к современному роду таксодиум — Тахоdium dubium (Heer, 1855). Под таким названием он описал остатки таксодиума из Швейцарии, включив в диагноз характеристику побегов и листьев. В описательной части Геер воспроизводит изображения женской шишки и мужского стробила, определенные Унгером как Тахоdites dubius (Heer, 1855). Необходимо отметить, что ископаемые виды таксодиума невозможно разделить по внешней морфологии облиственных побегов. Поэтому большинство таких находок обычно относят к Тахоdium dubium.

Листья ископаемого T. dubium из эоценовых отложений Западной Сибири демонстрируют ядерный материал с неоднородной красно-фиолетовой окраской, обусловленной наличием в хроматине ядер дезоксирибозных остатков. При этом неокрашенными остаются ядрышки и цитоплазматические структуры (Chayen et al., 1953). Получение такого образца ядер возможно с использованием фёльген-теста при окрашивании ткани. Мягкий кислотный гидролиз, который происходил в окрашенных Фёльгеном препаратах тканей растения, вызывал отделение пуриновых оснований, содержащихся в молекулах ДНК, что приводило к размазыванию альдегидных групп дезоксирибозы. Свободные альдегидные группы и реагент Шиффа образовали кислотоустойчивый краситель, который выявил эпидермальные клетки листьев с диффузным фёльгенпозитивным материалом в ядрах. Ядра были окрашены в фиолетовый и красно-фиолетовый цвета, тогда как хромоцентры были окрашены более интенсивно.

Ранее проводилось окрашивание по Фёльгену срезов эпидермальных клеток листьев Paramyrtaciphyllum agapovii Ozerov и клеток мезокарпия плодов Paramyrtacicarpus plurilocularis Ozerov из отложений нижнего эоцена арктической Якутии, а также мумифицированных листьев Metasequoia nathorstii Sveshn. из среднего эоцена арктической Канады и фитолеймы листа Metasequoia occidentalis (Newb.) Chaney из раннего олигоцена Западной Сибири. Целью предыдущих исследований явилось выявление в изучаемых образцах ДНКсодержащих структур. Окрашивание показало сохранение фёльген-позитивных гетерогенно окрашенных ядерных структур, подобных тем, которые были обнаружены в настоящем исследовании (Ozerov et al., 2006, 2020, 2021).

Окрашивание по Фёльгену является одной из наиболее эффективных химических реакций для обнаружения и количественного определения внутриклеточной ДНК. Важно, что реакция Фёльгена специфична для ДНК, при этом в ядрах не образуются посторонние альдегидные группы; ядрышки и цитоплазма остаются неокрашенны-

ми одновременно (Chieco, Derenzini, 1999). Окрашивание по Фёльгену может вызывать пурпурное окрашивание некоторых других природных альдегидов и эластинов, однако они либо не встречаются в растительной ткани, либо присутствуют в небольших количествах, либо не влияют на характер окрашивания (Feulgen, Voit, 1924; Chieco, Derenzini, 1999).

Окрашивание сафранином мумифицированных листьев Metasequoia nathorstii из арктической Канады показало, что ядра имеют очень четкие границы и выглядят так, как будто они были зафиксированы до фоссилизации (Жинкина и др., 2018; Ozerov et al., 2020). Причиной этого может быть наличие природных клеточных танинов, особенно тех, которые относятся к группе конденсированных. Танины могут быть распределены среди других клеток, как в одиночных таниновых клетках, так и собраны в группы. Локализация танинов в специализированных таниновых клетках может объяснить спорадическое сохранение ядер в некоторых, но не во всех клетках. Предполагается, что ранее находящиеся в вакуолях клетки танины могут эффективно фиксировать ядро после гибели клеток и разрушения мембраны (Schoenhut et al., 2004; Wang et al., 2014). Это предположение подтверждается как характерным желто-коричневым танин-положительным окрашиванием тканей плодов раннеэоценового растения, относящегося к семейству миртовых, после обработки хромовым ангидридом, так и красновато-коричневым окрашиванием сафранином мумифицированных листьев среднеэоценовой метасеквойи из арктической Каналы (Оzerov et al., 2006, 2020). Наличие танинов в исследованном материале совпадает с наблюдениями, проведенными на тканях ископаемых листьев (Niklas, Brown, 1981; Wilson, Hatcher, 1988; Schoenhut et al., 2004). Было показано, что танины ингибируют бактериальную и грибковую деградацию макромолекул и клеточных структур (Bajpai et al., 2009; Ushio et al., 2013).

Цитохимические доказательства того, что часть ДНК, вероятно, сохранилась в некоторых ископаемых растениях, ограничены только нашими работами, где было показано фёльген-позитивное окрашивание ядер (Ozerov et al., 2006, 2020, 2021). Однако, по крайней мере, две независимые исследовательские группы выделили ДНК, амплифицировали и секвенировали гены хлоропластов Magnolia, Persea и Taxodium из отложений миоцена Кларкии (Golenberg et al., 1990; Soltis et al., 1992; Kim et al., 2004). Отметим, что наличие интактных хлоропластов, сохранившихся в ископаемых тканях листьев кларкии миоценового возраста, было показано ранее (Nicklas et al., 1985).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наше исследование показывает, что ДНК-дезоксирибозный скелет, служащий мишенью для реагента Шиффа во время реакции Фёльгена, частично сохраняется в исследованном ископаемом материале. В результате этого выявлены основные эпидермальные клетки листа Т. dubium с диффузным красно-фиолетовым фёльген-позитивным материалом в ядрах. Это позволяет использовать изученный материал для последующего молекулярно-генетического анализа в качестве матрицы для реакции ПЦР для изучения филогенетического сродства современных и ископаемых организмов.

* * *

Настоящее исследование выполнено в рамках госзадания БИН РАН № ААА-А19-119021190031-8 "Ископаемые растения России и сопредельных территорий: систематика, филогения, палеофлористика и палеофилогения" и частично госзаданий БИН РАН № АААА-А18-118051590112-8, № АААА-А18-118042490106-6 и АААА-А18-118040290161-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятов А.Г. и др. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Изд-во МГУ, 2004. 311 с.

Борсук М.О. Палеогеновая флора Сахалина (конгломератной и нижнедунайской свит). М.: Госгеолтехиздат, 1956. 132 с.

Буданцев Л.Ю. История Арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л.: Наука, 1983. 156 с.

Буданцев Л.Ю. Ранние этапы формирования и расселения умеренной флоры бореальной области. Л.: Наука, 1986. 60 с.

Буданцев Л.Ю. Позднеэоценовая флора Западной Камчатки // Тр. Ботан. ин-та РАН. 1997. Вып. 19. 115 с. *Викулин С.В., Ле Паж Б.А., Шалиско В.Ю.* Тахоdіum balticum (Тахоdіасеае) в палеогеновой флоре Пасекова (Воронежская область) // Ботан. журн. 2005. Т. 90. № 4. С. 509—526.

Горбунов М.Г. Третичная система: третичная флора: семейство Тахоdiaceae // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. Т. 2. М.: Госгеолтехиздат, 1955. С. 217—218.

Горбунов М.Г. Геологический очерк урочища Компасский на реке Тым (Западная Сибирь) // Уч. зап. Томского гос. ун-та. 1962. № 44. С. 26—55.

Дорофеев П.И. К систематике третичных Taxodium // Ботан. журн. 1976. Т. 61. № 10. С. 1364—1373.

Жинкина Н.А., Озеров И.А. Методика окрашивания тканей ископаемых растений по Фёльгену // Ботан. журн. 2008. Т. 93. № 6. С. 951–953.

Жинкина Н.А., Торшилова А.А., Озеров И.А. Применение модифицированной методики окрашивания тканей современных и ископаемых растений // Ботан. журн. 2018. Т. 103. № 9. С. 1191—1194.

Никитин В.П. Палеокарпология и стратиграфия палеогена и неогена Азиатской России. Новосибирск: Акад. изд-во Гео, 2006. 229 с.

Никитин П.А. Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской области. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 206 с.

Озеров И.А., Яковлева О.В. О возможном нахождении секреторных структур у листьев раннеэоценового Paramyrtaciphyllum agapovii (Myrtaceae) // Ботан. журн. 2015. Т. 100. № 8. С. 823—828.

Свешникова И.Н. Позднемеловые хвойные Советского Союза. І. Ископаемые хвойные Вилюйской синеклизы // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. Палеоботаника. 1967. Вып. 3. С. 177—203.

Свешникова И.Н., Буданцев Л.Ю. Третичная флора Калининградского полуострова // Ботан. журн. 1960. Т. 45. № 6. С. 871—875.

Унифицированные региональные стратиграфические схемы неогеновых и палеогеновых отложений Западно-Сибирской равнины. Объяснительная записка. Новосибирск: СНИИГГиМС, 2001. 84 с.

Aulenback K.R., LePage B. Taxodium wallisii sp. nov.: first occurrence of Taxodium from Upper Cretaceous // Int. J. Plant Sci. 1988. V. 159. № 2. P. 367–390.

Bajpai V.K., Al-Reza S.M., Choi U.K. et al. Chemical composition, antibacterial and antioxidant activities of leaf essential oil and extracts of Metasequioa glyptostroboides Miki ex Hu. // FCT. 2009. V. 47. P. 1876—1883.

Bomfleur B., McLoughlin S., Vajda V. Fossilized nuclei and chromosomes reveal 180 million years of genomic stasis in royal ferns // Science. 2014. V. 343. P. 1376–1377.

Chayen I., Davies H., Miles U. Observation on some plant interphase nuclei // Proc. Roy. Soc. London B. 1953. V. 141. P. 190–199.

Chieco P., Derenzini M. The Feulgen reaction 75 years on // Histochem. Cell Biol. 1999. V. 111. P. 345–358.

Feulgen R., Voit K. Über den Mechanismus der Nuclealfärbung // Hoppe Seylers Z. Physiol. Chem. 1924. V. 135. S. 249–252.

Golenberg E.M., Giannasi D.E., Clegg M.T. et al. Chloroplast DNA sequence from a Miocene Magnolia species // Nature. 1990. V. 344. P. 656–658.

Gupta N.S., Yang H., Leng Q. et al. Diagenesis of plant biopolymers: decay and macromolecular preservation of Metasequoia // Org. Geochem. 2009. V. 40. P. 802–809.

Heer O. Die tertiäre Flora der Schweiz. Winterthur: J. Wurster und Comp., 1855. 118 s.

Kim S., Soltis D.E., Soltis P.S. et al. DNA sequences from Miocene fossils: an ndhF sequence of Magnolia latahensis (Magnoliaceae) and an rbcL sequence of Persea pseudocarolinensis (Lauraceae) // Amer. J. Bot. 2004. V. 91. P. 615—620.

Liu G.A., Zheng R.L. Protection against damaged DNA in the single cell by polyphenols // Die Pharmazie. 2002. V. 57. P. 852–854.

Niklas K.J. Organelle preservation and protoplast partitioning in fossil angiosperm leaf tissues // Amer. J. Bot. 1983. V. 70. P. 543–548.

Niklas K.J., Brown R.M. Ultrastructural and paleobiochemical correlations among fossil leaf tissues fA rom the St. Maries River (Clarkia) area, northern Idaho, USA // Amer. J. Bot. 1981. V. 68. P. 332–341.

Niklas K.J., Brown R.M., Santos R. Ultrastructural states of preservation in Clarkia angiosperm leaf tissues: implications on modes of fossilization // Late Cenozoic history of the Pacific Northwest / Ed. Smiley C.J. San Francisco: Pacific Division of the Amer. Assoc. for the Advancement of Science, 1985. P. 143–159.

Ozerov I.A., Zhinkina N.A., Efimov A.M. et al. Feulgen—positive staining of the cell nuclei in fossilized leaf and fruit tissues of the lower Eocene Myrtaceae // Bot. J. Linn. Soc. 2006. V. 150. № 3. P. 315—321.

Ozerov I.A., Zhinkina N.A., Torshilova A.A. et al. Use of DNA-specific stains as indicators of nuclei and extranuclear substances in leaf cells of the Middle Eocene Metasequoia from Arctic Canada // Rev. Palaeobot. Palynol. 2020. V. 279. p. 104211.

https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2020.104211

Ozerov I.A., Zhinkina N.A., Torshilova A.A. et al. Chromosomes of fossilized Metasequoia from early Oligocene of Siberia // Rev. Palaeobot. Palynol. 2021. V. 287. p. 10436. https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2020.104365

Schönhut K., Vann D.R., LePage B.A. Cytological and ultrastructural preservations in Eocene Metasequoia leaves from the Canadian High Arctic // Amer. J. Bot. 2004. V. 91. P. 816–824.

Soltis P.S., Soltis D.E., Smiley C.J. An rbcL sequence from a Miocene Taxodium (bald cypress) // Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 1992. V. 89. P. 449–451.

Sternberg K. Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Prag: Gotlieb Hässe Söhne, 1838. Bd 2. S. 81–220.

Unger F. Iconographia plantarum fossilium. Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzen. Wien: Kais.—Königl. Hof—und Staatsdruckerei, 1852. 46 s.

Ushio M., Balser T.C., Kitayama K. Effects of condensed tannins in conifer leaves on the composition and activity of the soil microbial community in a tropical montane forest // Plant and Soil. 2013. V. 365. P. 157–170.

Wang X., Liu W., Du K. et al. Ultrastructure of chloroplasts in fossil Nelumbo from the Eocene of Hainan Island, South China // Plant Syst. Evol. 2014. V. 300. P. 2259–2264.

Wilson M.A., Hatcher P.G. Detection of tannins in modern and fossil barks and in plant residues by high-resolution solid-state 13C nuclear magnetic resonance // Org. Geochem. 1988. V. 12. P. 539–546.

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1—6. Тахоdium dubium (Sternb.) Неег, экз. БИН 600/110; местонахождение Белый Яр; эоцен: 1 — отпечаток фрагмента побега; 2—6 — клетки листа с окрашенными клеточными стенками и прилегающим внутриклеточным материалом (окрашены реактивом Шиффа, алциановым синим и гематоксилином Эрлиха): 2 — эпидермальные клетки листа с прямыми или слегка изогнутыми антиклинальными стенками; 3, 3а — амфициклическое устьице с расположенными на концах замыкающих клеток полярными Т-образными устьичными гребнями; 3, 4 — побочные и эпидермальные клетки с ядрами, имеющими более интенсивно окрашенные хромоцентры; 5 — ядра с ядрышковыми двориками с фёльген-позитивным округлым тельцем; 4, 6 — эпидермальные клетки с диффузным фёльген-позитивным материалом в ядрах и с округлыми и вытянутыми лейкопластами.

Feulgen Testing of the Leaf Cells Niclei in *Taxodium dubium* (Cupressaceae) Eocene Tavda Flora of Western Siberia

I. A. Ozerov¹, N. A. Zhinkina¹, A. A. Torshilova¹, E. M. Machs¹, A. V. Rodionov¹

¹Komarov Botanical institute RAS, St. Petersburg, 197376 Russia

The article presents the results of a study of the leaf tissues of the fossil *Taxodium dubium* from the Eocene tavda flora of Western Siberia. Fuelgen testing showed the preservation in the cells heterogeneously stained nuclear structures and small granular chromocenters. The nuclei were red-violet-stained, and the chromocenters were stained more intensely. This indicates the occurrence in the chromatin of aldehyde groups of the deoxyribose and demonstrates the specific presence of the DNA. The additional staining of the preparations with the alcian blue and Ehrlich's hematoxylin displays the cell walls and the adjacent intracellular material that is colored from light to dark blue.

Keywords: Taxodium, feulgen-test, Eocene, tavda flora, Western Siberia

УЛК 561.44:551.736.3(471.0+517.9+581)

ЦИКАДОВЫЕ В ПЕРМИ СУБАНГАРИДЫ

© 2022 г. А. В. Гоманьков*

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, 197376 Россия
*e-mail: gomankov@mail.ru
Поступила в редакцию 18.02.2021 г.
После доработки 13.12.2021 г.
Принята к публикации 14.12.2021 г.

В казанских отложениях Восточно-Европейской платформы обнаружены остатки кладоспермов цикадовых, описанные как Dioonitocarpidium rossicum sp. nov. Эти находки подтверждают присутствие цикадовых в перми Субангарской палеофлористической области, предполагавшееся ранее на основе находок вегетативных листьев. Обсуждается роль рода Dioonitocarpidium как возможной исходной формы для последующей эволюции цикадовых в мезозое и кайнозое.

Ключевые слова: цикадовые, органы размножения, листья, Субангарская область, верхняя пермь,

эволюция

DOI: 10.31857/S0031031X22030060

ВВЕДЕНИЕ

Цикадовые (порядок Cycadales подкласса Cycadopsida класса Gymnospermae) обычно считаются группой, характерной для мезозоя (Мейен, 1987; Thomas, Spicer, 1987; Юрина и др., 2010). Достигая максимального распространения и разнообразия в юре и раннем мелу, они постепенно угасают в кайнозое, и в настоящее время представлены примерно десятью родами, распространенными исключительно в тропиках и субтропиках. О происхождении и истории цикадовых в палеозое известно очень мало. С.В. Мейен (Meyen, 1984) на основании симметрии семян считал их потомками тригонокарповых, однако никаких переходных форм между тригонокарповыми и цикадовыми до сих пор не известно. С. Мамей (Матау, 1976) в качестве возможных предков цикадовых рассматривал роды Spermopteis Cridland et Morris, Archaeocycas Mamay и Phasmatocycas Матау, известные из приуралия США. Однако позже Гао Чжифен и Б. Томас (Gao, Thomas, 1989) описали из нижней перми Китая кладоспермы, фактически идентичные кладоспермам современного рода Cycas L. Таким образом, выяснилось, что в приуралии цикадовые существовали уже в "готовом виде" и их предков надо искать в более древних отложениях (Гоманьков, 1993). На роль примитивных цикадовых может претендовать также род Dioonitocarpidium Rühle von Lilienstern, с начала XX в. известный из средне-верхнетриасовых отложений Западной Европы (Pott, 2019). Сравнительно недавно (DiMichel еt al., 2001) остатки этого рода были найдены также в приуралии Техаса, что ставит под сомнение представления об эволюции цикадовых не только Мамея, но также Гао и Томаса. Вне зависимости от пути происхождения цикадовых можно, повидимому, утверждать, что в приуралии они были уже достаточно разнообразной (хотя и редкой) группой. Поэтому их присутствие представляется вполне возможным и для гвадалупия.

В гвадалупской флоре Субангарской палеофлористической области (Meyen, 2002) остатки, которые могли принадлежать цикадовым, были до недавнего времени представлены исключительно листьями (роды Taeniopteris Ad. Brongniart и Guramsania Vachrameev, E. Lebedev et Sodov). Таким образом, присутствие цикадовых в данной флоре, не будучи подтверждено находками генеративных органов, оставалось проблематичным. В 2006 г. в местонахождении Чепаниха в Удмуртии в пограничных казанско-уржумских отложениях мною было найдено два остатка, которые можно отнести к роду Dioonitocarpidium. Еще один остаток, который можно отнести к тому же роду, был обнаружен в коллекции, собранной в Чепанихе Е.И. Улановым в 1970 г. и хранящейся ныне в лаб. палеофлористики Геологического ин-та (ГИН) РАН. Ниже эти остатки описываются как новый вид рода Dioonitocarpidium. Они расширяют наши представления о разнообразии и распространении данного рода, а, следовательно, и всего порядка Cycadales.



Рис. 1. Географическое положение (*a*) и разрез (*б*) местонахождения Чепаниха: 1 – песчаники, 2 – пески, 3 – алевролиты, 4 – аргиллиты, 5 – растительные остатки.

При описании остатков принята терминология, предложенная Мейеном (1982) для фруктификаций голосеменных растений, а также использовавшаяся Х. Поттом (Pott, 2019) при описании видов рода Dioonitocarpidium. Обр. № 4036/87, являющийся оригиналом к настоящей статье, хранится в лаб. палеофлористики ГИН РАН (Москва). Остальные оригиналы к статье хранятся в лаб. палеоботаники Ботанического ин-та им. В.Л. Комарова РАН (БИН), С.-Петербург.

Автор выражает признательность сотрудникам лаб. артропод Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН А.С. Башкуеву, Д.С. Копылову и Д.Е. Щербакову за помощь в сборе материала, положенного в основу настоящей статьи, а также И.А. Игнатьеву и Ю.В. Мосейчик за предоставленную возможность ознакомиться с коллекциями, хранящимися в лаб. палеофлористики ГИН РАН. Работа выполнена в рамках темы госзадания № АААА-А19-119021190031-8 БИН РАН.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ ЧЕПАНИХА

Местонахождение Чепаниха расположено на правобережье Камы (рис. 1, *a*) в верховьях оврага, впадающего слева в долину р. Россохи в д. Чепаниха, приблизительно в 1.3 км северо-восточнее центра деревни (56.678652° с.ш., 53.644367° в.д.). Растительные остатки в этом местонахождении

более или менее равномерно распределены в слое темно-серого аргиллита видимой мощностью $7.2\,\mathrm{M}$, который перекрывается примерно двадцатиметровой толщей пестроцветных терригенных пород (рис. $1,\delta$) и имеет, вероятно, старичный генезис (Гоманьков, 2008). В одном слое с растительными остатками встречены также остатки остракод, конхострак и насекомых.

Стратиграфическое положение этого местонахождения подробно обсуждалось мною в недавно опубликованной статье (Gomankov, 2020). Привязка к "старой" стратиграфической шкале пермских отложений Восточно-Европейской платформы (Стратотипический разрез ..., 2001) позволяла относить Чепаниху к пограничным казанско-уржумским отложениям, точный возраст которых представлялся не вполне определенным. Однако постановлением Межведомственного стратиграфического комитета от 8 апреля 2005 г. (Постановление ..., 2006) эта шкала была существенно реорганизована: ее уржумский горизонт был повышен в ранге до яруса, а его лимитотип был перенесен с р. Вятки в Южное Приуралье и зафиксирован на значительно более высоком стратиграфическом уровне (Молостовская, 2009). При таком "новом" понимании положения казанскоуржумской границы (и, соответственно, объема казанского яруса) местонахождение Чепаниха заведомо должно относиться к верхнеказанскому подъярусу.

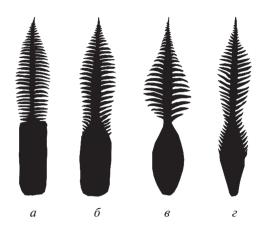


Рис. 2. Общая форма кладоспермов рода Dioonitocarpidium (не в масштабе): a — тип 1 (D. rossicum sp. nov.), δ — тип 2 (D. pennaeforme, D. titzei, Crossozamia yochelsonii), e — тип 3 (D. liliensternii), e — тип 4 (филлоспермы, описанные как D. pennaeforme: Kustatscher, van Konijnenburg-van Cittert, 2010).

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ПОРЯДОК CYCADALES

СЕМЕЙСТВО CYCADACEAE PERSOON, 1807

Род Dioonitocarpidium Rühle von Lilienstern, 1928

Dioonitocarpidium rossicum Gomankov, sp. nov.

Табл. X, фиг. 1-3 (см. вклейку)

Название вида — от Российской Федерации.

Голотип — БИН РАН, № 1853/243, отпечаток кладосперма; местонахождение Чепаниха; верхнеказанский подъярус; обозначен здесь (табл. X, фиг. 1).

D i a g n o s i s. Fertile part of cladosperm is rectangular and possesses entire margins along the whole length. The central lamina of the sterile part of the cladosperm possesses no more than two longitudinal ridges; its maximum width does not exceed 7 mm. At the junction of the fertile and sterile parts, the central lamina of the sterile part is significantly narrower than the fertile part, so that the total width of the sterile part at its base is equal to the width of the fertile part or even slightly smaller. The maximum width of the cladosperm is in the middle of its sterile part.

О п и с а н и е (рис. 2, *а*). Кладоспермы состоят из проксимальной фертильной и дистальной стерильной части. Фертильная часть имеет форму прямоугольника с закругленными углами. Ее ширина составляет около 12 мм, а длина, судя по общим пропорциям сохранившихся фрагментов, была не менее 20 мм. Поверхность кладосперма в его фертильной части почти гладкая; на ней можно заметить лишь очень тонкую штриховку в виде линий, изогнутых в сторону верхушки и веерообразно расходящихся от середины кладосперма к

его краям. Семенных рубцов на сохранившихся фрагментах не видно.

Максимальная наблюдавшаяся (неполная) длина стерильной части кладосперма составляет 44 мм. Эта часть кладосперма состоит из центральной пластинки и обрамляющих ее по краям листочков. Центральная пластинка прикрепляется к дистальному краю фертильной части кладосперма (табл. X, фиг. 1). Ее основание (место соединения с фертильной частью) имеет ширину около 7 мм, дальше в сторону верхушки она сужается до 2 мм, а затем, вероятно, снова расширяется и в середине длины может достигать ширины 6 мм. В средней части центральной пластинки наблюдаются два продольных валика (на противоотпечатке, соответственно, желобка) шириной около 1 мм, отстоящих друг от друга примерно на 3 мм (табл. Х, фиг. 3). Боковые листочки расположены под углом $40^{\circ} - 80^{\circ}$ к продольной оси кладосперма (табл. Х, фиг. 1, 2). Они вытянуто-треугольные, иногда слегка изогнутые в сторону верхушки кладосперма или в сторону его основания, с приостренными верхушками. Их ширина составляет около 1 мм. В основании стерильной части кладосперма длина листочков составляет 3–4 мм, так что общая ширина стерильной части кладосперма немного меньше, чем ширина его фертильной части, а в сторону верхушки длина листочков увеличивается до 6 мм, и общая ширина стерильной части оказывается немного больше, чем фертильной. В каждом листочке имеется единственная жилка, прослеживающаяся на всем его протяжении от основания до верхушки.

Сравнение и замечания. В составе рода Dioonitocarpidium к настоящему времени было описано пять видов: D. pennaeforme (Schenk) Rühle von Lilienstern (Schenk, 1864; Rühle von Lilienstern, 1928), D. titzei (Krasser) Pott (Krasser, 1917; Pott, 2019), D. liliensternii Kräusel (Kräusel, 1953), D. keuperianum Kräusel (Kräusel, 1953) и D. moroderi (Leonardi) Kustatscher, Wachtler et van Konijnenburg-van Cittert (Leonardi, 1953; Kustatscher et al., 2004). Вид D. keuperianum был впоследствии справедливо признан младшим синонимом D. liliensternii (Pott. 2019). Кроме того, к роду Dioonitocarpidium, по-видимому, следует относить единственный экземпляр, который был описан под видовым названием Cycadospadix yochelsonii Maтау (Матау, 1976), но позже Гао и Томасом (Gao, Thomas, 1989) перенесен в род Crossozamia Pomel. Однако по имеющемуся изображению и описанию этого экземпляра трудно определить, действительно ли он представляет самостоятельный вид, или же принадлежит к какому-либо виду рода Dioonitocarpidium, описанному прежде.

От видов D. pennaeforme, D. titzei и D. liliensternii, а также от вида Crossozamia yochelsonii (Матау) Gao et Thomas описываемый вид D. ros-

sicum sp. nov. отличается формой фертильной части кладоспермов и характером соединения ее со стерильной частью. Среди остатков рода Dioonitocarpidium, описанных и изображенных в литературе, можно выделить несколько типов, различающихся формой фертильной части кладосперма (рис. 2).

Тип 1. Фертильная часть кладосперма имеет прямоугольную форму: ее верхний и боковые края прямые и ровные. Ширина центральной пластинки стерильной части в основании существенно меньше, чем ширина фертильной части, так что переход от фертильной части к стерильной сопровождается резким перегибом и очень ясно выражен. К этому типу относится только описываемый вид D. rossicum sp. nov.

Тип 2. Фертильная часть кладосперма имеет, в общем, прямоугольную форму, но наверху она постепенно сужается, и на краях появляются боковые листочки, сходные с листочками стерильной части. Переход от фертильной к стерильной части кладосперма, таким образом, оказывается постепенным: суженная фертильная часть переходит в центральную пластинку стерильной части. К этому типу относятся кладоспермы, описанные Г. Рюле фон Лилиенштерном как Dioonitocarpidium pennaeforme (Rühle von Lilienstern, 1928, табл. 5, фиг. 1, 2), Х. Поттом как D. titzei (Pott, 2019, рис. 1, a, c, d) и Мамеем как Сусаdospadix yochelsonii (Mamay, 1976, табл. 2, фиг. 3). Вид D. pennaeforme (типовой вид рода) был описан лишь по стерильным частям кладоспермов (Schenk, 1864). Однако характер листочков в основании стерильной части на экземпляре, представленном на табл. V, фиг. 2 работы А. Шенка (Schenk, 1864), позволяет предположить, что форма фертильной части у этого кладосперма также соответствовала типу 2. Таким образом, можно (хотя и с некоторой долей условности) вслед за Рюле фон Лилиенштерном (автором рода Dioonitocarpidium и комбинации Dioonitocarpidium pennaeforme) считать, что для вида D. pennaeforme были характерны кладоспермы, относящиеся к типу 2. При этом самостоятельность видов Crossozamia vochelsonii и D. titzei (отличие их от D. pennaeforme) вызывает сомнения, а отнесение к виду D. pennaeforme кладоспермов, описанных и изображенных Э. Кустачер и И. ван Конийненбург-ван Циттерт (Kustatscher, van Konijnenburgvan Cittert, 2010) представляется неправомерным.

Тип 3. Фертильная часть кладосперма имеет овальную форму, сужаясь постепенно как к верхушке, так и к основанию; боковые края выпуклые и нигде не несут боковых листочков. Хотя в месте соединения фертильной и стерильной частей ширина фертильной части примерно равна ширине центральной пластинки стерильной части, но переход от фертильной части к стериль-

ной имеет довольно резкий характер, благодаря появлению боковых листочков в основании стерильной части. К этому типу относится голотип вида D. liliensternii (Pott, 2019, рис. 3, a), а также, по-видимому, экземпляры, определенные У. Димайклом с соавт., как Dioonitocarpidium sp. (DiMichele et al. 2001, рис. 6.6, 6.7).

Тип 4. Так же, как в типе 3, фертильная часть кладосперма имеет овальную форму с выпуклыми боковыми краями, хотя, возможно, в основании имеет нечто вроде прямоугольного "черешка". Однако, подобно типу 2, ее суженная верхняя часть несет боковые листочки, благодаря чему переход от фертильной части к стерильной оказывается постепенным, будучи выраженным лишь в уменьшении общей ширины кладосперма. К этому типу относятся кладоспермы, описанные Кустачер и ван Конийненбург-ван Циттерт как D. pennaeforme (Kustatscher, van Konijnenburg-van Cittert, 2010, рис. 7, A, C), но заслуживающие, вероятно, выделения в отдельный вид.

Таким образом, поскольку описываемый вид оказывается единственным в своем типе, он отличается по форме фертильной части кладоспермов от всех других видов, у которых эта фертильная часть известна.

От вида D. moroderi, известного только по стерильным частям кладоспермов, описываемый вид отличается существенно более узкой центральной пластинкой стерильной части с меньшим числом продольных валиков: у D. moroderi эта центральная пластинка несет четыре валика, а ее максимальная ширина составляет 10 мм (Kustatscher et al., 2004), тогда как у D. rossicum центральная пластинка, по-видимому, не превышает в ширину 7 мм и несет только два валика.

Материал. Три отпечатка кладоспермов (два с противоотпечатками) из типового местонахождения.

НАХОДКИ ЛИСТЬЕВ ЦИКАДОВЫХ В ПЕРМИ СУБАНГАРИДЫ

В пермских отложениях с цикадовыми связывают обычно простые листья типа Taeniopteris. В триасе на основании ассоциации в одних и тех же местонахождениях листья Taeniopteris связываются, по крайней мере, с некоторыми видами Dioonitocarpidium (Kustatscher et al., 2004; Kustatscher, van Konijnenburg-van Cittert, 2010; Pott, 2019). Такие же листья были найдены в Чепанихе (табл. X, фиг. 4).

Находки листьев, которые можно было бы отнести к цикадовым, в перми Субангариды не единичны, хотя и немногочисленны (рис. 3). Мейен (1971) отмечал присутствие рода Таепіорtегіз в казанских отложениях Южного Приуралья, правда, без точного указания местонахождений. Помимо

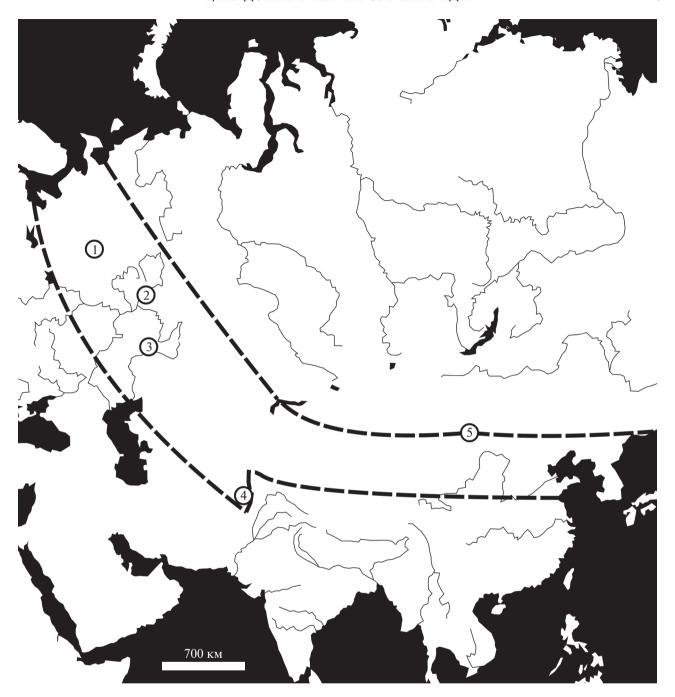


Рис. 3. Местонахождения листьев, возможно, принадлежавших цикадовым, в пределах Субангарской палеофлористической области. Границы области, обозначенные пунктиром, проведены на основании работ Дуранте, Лувсанцедэн (2002) и Мейена (Меуеп, 2002). Обозначения: 1 — Исады, Аристово, 2 — Чепаниха, Костоваты, 3 — Кичкас, 4 — Кабул, 5 — Яман-Ус.

Чепанихи, листья Taeniopteris sp. (табл. X, фиг. 5) известны из местонахождения Костоваты, которое расположено на берегу Камы в 37 км северовосточнее Чепанихи и синхронно этому местонахождению (Гоманьков, 2008). К тому же стратиграфическому уровню относится и местонахождение Кичкас в Оренбургской обл., откуда тоже

известны листья рода Taeniopteris (Gomankov, 1995, 2020). В азиатской части Субангарской области остатки Taeniopteris sp. известны из позднепермской флоры района Кабула (Meyen, 2002).

К роду Taeniopteris морфологически близки листья, описанные (Гоманьков, Мейен, 1986) из местонахождений Исады и Аристово, которые



Рис. 4. Yavorskia sp., экз. № 1860/195; местонахождение Яман-Ус (Монголия, аймак Умнеговь, окрестности колодца Яман-Ус в 25 км восточнее сомона Номгон); чансиний (?), яманусская свита, песчаниковая толща (см. табл. X, фиг. 6).

расположены в бассейне Северной Двины и относятся к вишкильскому и вятскому горизонту или, по новой схеме (Постановление ..., 2006), соответственно, к северодвинскому и вятскому ярусам. Для этих листьев, относившихся первоначально к папоротникам, было введено родовое название Fefilopteris Gomankov, однако в дальнейшем выяснилось (Гоманьков и др., 2017), что оно является более поздним синонимом названия Rhabdotaenia Pant, а сами листья должны относиться, скорее, к голосеменным. Для них характерно большое количество одноклеточных волосков, а также сильноизвилистые радиальные стенки эпидермальных клеток. Одноклеточные волоски отмечались у кладоспермов Dioonitocarpidium pennaeforme (Rhüle von Lilienstern, 1928) и D. titzei (Pott, 2019). Возможно также, что отпечатками одноклеточных волосков являются тонкие изогнутые штрихи, наблюдавшиеся в фертильной части кладоспермов D. rossicum sp. nov. С другой стороны, извилистые радиальные стенки эпидермальных клеток характерны больше для беннеттитов, чем для цикадовых. Кладоспермы Dioonitocarpidium чрезвычайно похожи на базальные чешуи "цветков" беннеттитов, отличаясь от них лишь наличием семян (Матау, 1976). На имеющихся экземплярах D. rossicum следов прикрепления семян также не наблюдается, что может указывать на их принадлежность к беннеттитам, однако, поскольку генеративные органы беннеттитов до сих пор никогда не встречались в перми, автор все же относит описываемые здесь остатки к цикадовым и, соответственно, включает их в род Dioonitocarpidium.

В пермских отложениях центральной Ангариды (Ангарской палеофлористической области) широко распространен род Yavorskia Radczenko (Meyen, 1982). Простоперистые листья этого рода также могли принадлежать цикадовым. Близкие по морфологии листья были найдены на юге Монголии в местонахождении Яман-Ус, располагающемся на границе Ангарской и Субангарской областей. Здесь в отложениях песчаниковой толщи яманусской свиты, имеющих, вероятно, чансинский возраст, был найден один отпечаток простоперистого листа, который можно определить как Yavorskia sp. (табл. X, фиг. 6; рис. 4). От типичных представителей рода Yavorskia он отличается длинными черешками перышек, изогнутыми почти под прямым углом к оси перышка и сильно низбегающими на рахис, а также единственной жилкой, входящей в каждый черешок. Вероятно, эти растения заслуживают выделения в отдельный вид, который, однако, не описывается здесь из-за недостаточности материала.

Из более древних отложений того же местона-хождения, вероятно, синхронных вишкильскому горизонту, были описаны (Вахрамеев и др., 1986) простоперистые листья Guramsania hosbajari Vachrameev, E. Lebedev et Sodov, также морфологически сходные с родом Yavorskia. Все эти цикадоподобные листья могут рассматриваться как "центрально-ангарские" элементы в пограничном местонахождении Яман-Ус.

DIOONITOCARPIDIUM И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЦИКАДОВЫХ

Со времен работ Мамея (Матау, 1973, 1976) считалось, что исходным типом кладосперма ци-

кадовых является листоподобный орган с простой цельнокрайней пластинкой и сравнительно длинным черешком, к которому по бокам в два ряда прикрепляются семена. В качестве реализации этого типа рассматривались кладоспермы рода Phasmatocycas, известные из приуралия США. Однако в дальнейшем было показано (Gillespie, Pfefferkorn, 1986), что семена на кладоспермах Phasmatocycas прикреплялись не к черешку, а к средней жилке на абаксиальной стороне простого листоподобного органа, сходного с листьями рода Taeniopteris. Кроме того, в приуралии Китая были обнаружены кладоспермы рода Crossozamia, морфологически почти не отличимые от кладоспермов современного рода Сусаѕ (Gao, Thomas, 1989). На основании этого Гао и Томас исключали Phasmatocycas из числа предковых форм цикадовых и в качестве исходной формы для эволюции кладоспермов этой группы голосеменных рассматривали род Crossozamia. Однако происхождение самого этого рода (весьма "продвинутого" в эволюционном смысле, если иметь в виду его морфологию) не обсуждалось. Также в эволюционной схеме цикадовых, предлагавшейся Гао и Томасом, не находилось места для рода Dioonitocarpidium, который выглядел "примитивнее", чем Crossozamia, но имел более молодой (триасовый) возраст. Обнаружение остатков рода Dioonitocarpidium в пермских отложениях позволяет по-новому взглянуть на ранние стадии эволюции цикадовых.

Имея столь же древний возраст, как и кладоспермы Crossozamia, кладоспермы Dioonitocarpidium могут претендовать на роль исходной формы для эволюции цикадовых женских фруктификаций. С другой стороны, будучи более "листоподобными", чем Crossozamia, кладоспермы Dioonitocarpidium, по-видимому, лучше подходят для этой роли, т.к. считается, что общая эволюция в цикадопсидной группе голосеменных шла в направлении все большей специализации кладоспермов, которые изначально мало чем отличались от вегетативных листьев (Meyen, 1984).

Стерильные части кладоспермов Crossozamia и Dioonitocarpidium сходны друг с другом в отношении расчленения на узкие линейные листочки; отличие же заключается в том, что у кладоспермов Dioonitocarpidium это расчленение имеет перистый характер, а у кладоспермов Crossozamia скорее пальчатый. Однако у многих видов рода Crossozamia стерильная пластинка кладосперма имела ромбическую форму, и ее дистальная часть, суживающаяся к верхушке и несущая листочки на сходящихся боковых краях, вполне может быть сопоставлена с перисто рассеченной дистальной частью кладоспермов Dioonitocarpidium. A у видов С. chinensis (Zhu et Du) Gao et Thomas и C. minor Gao et Thomas, обладавших веерообразными кладоспермами, их дистальный

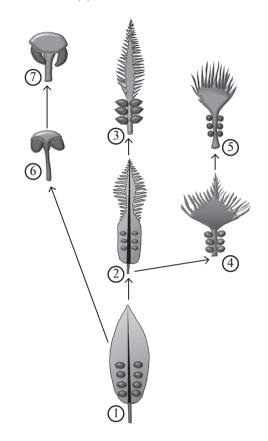


Рис. 5. Схема предполагаемого эволюционного развития кладоспермов у цикадовых (кладоспермы и семезачатки показаны не в масштабе): 1 — гипотетическая предковая форма (Archaeocycas?), 2 — Dioonitocarpidium, 3 — Cycas revoluta Thunberg, 4 — Crossozamia chinensis, 5 — Crossozamia cucullata (Halle) Gao et Thomas, 6 — Beania, 7 — Zamia.

край, помимо обычных листочков, нес еще центральный вырост, который, в свою очередь, делился перисто. Таким образом, стерильная пластинка кладоспермов Crossozamia может быть просто выведена из стерильной части кладоспермов Dioonitocarpidium путем расширения ее в основании.

Стерильные части кладоспермов у рода Cycas, так же как у рода Dioonitocarpidium, расчленены перисто. В этом отношении они ближе к Dioonitocarpidium, чем к Crossozamia, и могут быть выведены из кладоспермов Dioonitocarpidium путем редукции листовой пластинки в их фертильной части.

В итоге можно представить себе следующую картину эволюции кладоспермов у цикадовых (рис. 5). Исходные формы были Taeniopteris-подобными с семенами, прикреплявшимися к цельной листовой пластинке в ее базальной части двумя рядами вдоль средней жилки. Морфологически близкими к этой гипотетической форме, возможно, были кладоспермы Archaeocycas, опи-

санные Мамеем (Матау, 1973, 1976) из приуралия Северного Техаса, хотя позже сохранность оригинального материала этого рода была признана недостаточной для того, чтобы адекватно судить о характере прикрепления семян к пластинке кладосперма (Axsmith et al., 2003). В ходе дальнейшей эволюции дистальная часть пластинки стала перисто рассеченной, в результате чего возникли кладоспермы, известные как Dioonitocarpidium. Кстати, наиболее древние представители этого рода, описанные как Crossozamia yochelsonii (Mamay, 1976; Gao, Thomas, 1989) и Dioonitocarpidium sp. (DiMichele et al., 2001), происходят из тех же нижнепермских отложений Северного Техаса, что и род Archaeocycas. Эволюционный переход от цельнокрайней листовой пластинки к простоперистой происходил, вероятно, и в вегетативной сфере ранних цикадовых, т.к. среди древнейших листьев, связывающихся с цикадовыми, преобладают простые листья рода Taeniopteris. Последующая редукция пластинки в фертильной части кладоспермов Dioonitocarpidium привела к образованию кладоспермов такого типа, как у Сусая revoluta Thunberg, – простоперистых с семенами, прикрепляющимися к черешку. Параллельно с редукцией фертильной пластинки преобразование простоперистой стерильной части в пальчато рассеченную привело к появлению кладоспермов Crossozamia. Кладоспермы цикадовых с нерассеченной дистальной частью могли возникнуть через промежуточные формы, сходные с родом Beania Carruthers. Их можно вывести непосредственно из гипотетической предковой формы с цельной листовой пластинкой или из кладоспермов Crossozamia, как предполагалось Гао и Томасом (Gao, Thomas, 1989).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вахрамеев В.А., Лебедев Е.Л., Содов Ж. Цикадовое (?) Guramsania gen. nov. из верхней перми Южной Монголии // Палеонтол. журн. 1986. № 3. С. 103-108.

Гоманьков А.В. Происхождение цикадовых: гипотезы и находки // Природа. 1993. № 4. С. 100-101.

Гоманьков А.В. Татарские пельтаспермовые Русской платформы: морфология, экология, эволюция // Вопросы палеофлористики и систематики ископаемых растений. СПб.: БИН РАН, 2008. С. 42—60 (Чтения памяти А. Н. Криштофовича. Вып. 6).

Гоманьков А.В., Кюнтцель М. К., Мейен С.В. Новые данные о растительных остатках из верхней перми и нижнего триаса Русской платформы // Lethaea rossica. Российский палеобот. журн. 2017. Т. 14. С. 28—63.

Гоманьков А.В., Мейен С.В. Татариновая флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). М.: Наука, 1986. 174 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 401).

Дуранте М.В., Лувсанцэдэн У. Особенности развития южной ветви Субангарской палеофлористической области // Сб. памяти чл.-корр. АН СССР, проф. Всево-

лода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002. С. 247—261.

Мейен С.В. Пермские флоры Русской платформы и Приуралья // Современные проблемы палеонтологии. М.: Наука, 1971. С. 294—308 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 130).

Мейен С.В. Органы размножения голосеменных и их эволюция (по палеоботаническим данным) // Журн. общ. биол. 1982. Т. 43. № 3. С. 303—323.

Мейен СВ. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 стр.

Молостовская И.И. Уржумский ярус и его лимитотип // Недра Поволжья и Прикаспия. 2009. Вып. 59. С. 40—45.

Постановление о модернизации верхнего отдела пермской системы Общей (Восточно-Европейской) стратиграфической шкалы // Постановления Межвед. Стратигр. комитета и его постоянных комиссий. 2006. Вып. 36. С. 14—16.

Стратотипический разрез татарского яруса на р. Вятке. М.: ГЕОС, 2001. 140 с.

Юрина А.Л., Орлова О.А., Ростовцева Ю.И. Палеоботаника. Высшие растения. М.: Изд-во МГУ, 2009. 222 с.

Axsmith B.J., Serbet R., Krings M. et al. The enigmatic Paleozoic plants Spermopteris and Phasmatocycas reconsidered // Amer. J. Bot. 2003. V. 90. № 11. P. 1585–1595.

DiMichele W.A., *Mamay S.H.*, *Chaney D.S. et al.* An Early Permian flora with Late Permian and Mesozoic affinities from North-Central Texas // J. Paleontol. 2001. V. 75. № 2. P. 449–460.

Gao Zhifeng, Thomas B.A. A review of fossil cycad megasporophylls with new evidence of Crossozamia Pomel and its associated leaves from the Lower Permian of Taiyuan, China // Rev. Palaeobot. Palynol. 1989. V. 60. P. 205–223.

Gillespie W.H., Pfefferkorn H.W. Taeniopterid lamina on Phasmatocycas megasporophylls (Cycadales) from the Lower Permian of Kansas, U.S.A. // Rev. Palaeobot. Palynol. 1986. V. 49. № 1–2. P. 99–116.

Gomankov A.V. Kitchkas flora from the Lower Tatarian of the Southern Urals // Paleontol. J. 1995. V. 29. № 2A. P. 81–104.

Gomankov A.V. Flora of the Kazanian—Urzhumian boundary in the middle Permian of the Russian Platform // Palaeoworld. 2020. V. 29. P. 257—269.

Krasser F. Studien über die fertile Region der Cycadophyten aus den Lunzer-Schichten: Mikrosporophylle und männliche Zapfen // Denkschr. Kais. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl. 1917. Bd 94. S. 489–553.

Kräusel R. Ein neues Dioonitocarpidium aus der Trias von Lunz // Senckenbergiana. 1953. Bd 34. S. 105–108.

Kustatscher E., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A. Seed ferns and Cycadophytes from the Triassic Flora of Thale (Germany) // N. Jb. Geol. Paläontol. Abhandl. 2010. Bd 258. Hft. 2. S. 195–217.

Kustatscher E., Wachtler M., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A. A number of additional and revised taxa from the Ladinian flora of the Dolomites, Northern Italy // GeoAlp. 2004. V. 1. P. 57–69.

Leonardi P. Flora continentale ladinica delle Dolomiti // Mem. Sci. Geol. Univ. Padova. 1953. V. 18. P. 1–22.

Mamay S.H. Archaeocycas and Phasmatocycas – new genera of Permian cycads // J. Res. U.S. Geol. Surv. 1973. V. 1. № 6. P. 687–689.

Mamay S.H. Paleozoic origin of the cycads // Prof. Pap. U. S. Geol. Surv. 1976. № 934. P. 1–48.

Meyen S.V. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (a synthesis) // Biol. mem. 1982. V. 7. № 1. P. 1–109.

Meyen S.V. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as shown by the fossil record // Bot. Rev. 1984. V. 50. № 1. P. 1–111.

Meyen S.V. On the Subangara palaeofloristic area of the Permian // Сб. памяти чл.-корр. AH СССР, проф. Все-

волода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002. С. 232—246.

Pott C. The cycadalean megasporophyll Dioonitocarpidium in the Carnian (Late Triassic) flora of Lunz am See, Austria // Paläontol. Z. 2019. V. 93. Iss. 3 (spec. issue). P. 517–530.

Rühle von Lilienstern H. "Dioonites pennaeformis Schenk", eine fertile Cycadee aus der Lettenkohle // Paläontol. Z. 1928. Bd 10. S. 91–107.

Schenk A. Beiträge zur Flora des Keupers und der rhätischen Formation // Ber. Naturforsch. Ges. Bamberg. 1864. Bd 7. S. 51–142.

Thomas B.A., Spicer R.A. The Evolution and Palaeobiology of Land Plants. L.—Sydney: Croom Helm, 1987. 309 p.

Объяснение к таблице Х

Фиг. 1—3. Dioonitocarpidium rossicum sp. nov.: 1 — голотип № 1853/243, отпечаток кладосперма в месте соединения фертильной и стерильной частей; 2 — экз. № 1853/244, отпечаток стерильной части кладосперма, центральная пластинка с боковыми листочками, сохранившимися только с одной стороны; 3 — экз. № 4036/87, отпечаток стерильной части кладосперма — центральная пластинка с основаниями боковых листочков; Удмуртия, верховья оврага, впадающего слева в долину р. Россохи в д. Чепаниха, приблизительно в 1.3 км северо-восточнее центра деревни (местонахождение Чепаниха); верхнеказанский подъярус.

Фиг. 4, 5. Таепіорtегіs sp., отпечатки листьев: 4 — экз. № 1853/252; местонахождение и возраст те же, что и для фиг. 1—3; 5 — экз. № 1853/455A; Удмуртия, прав. берег р. Камы в 1.3 км северо-восточнее д. Костоваты (местонахождение Костоваты): верхнеказанский польярус.

Фиг. 6. Yavorskia sp., экз. № 1860/195; Монголия, аймак Умнеговь, окрестности колодца Яман-Ус в 25 км восточнее сомона Номгон (местонахождение Яман-Ус); чансиний (?), яманусская свита, песчаниковая толща (см. рис. 5). Длина масштабной линейки: фиг. 1, 3, 5-5 мм, фиг. 2, 4, 6-2 мм.

Cycads in the Permian of the Subangara Region

A. V. Gomankov

Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 197376 Russia

Remains of cladosperms attributed to the Cycadales and described as *Dioonitocarpidium rossicum* sp. nov. were found in the Kazanian of the Russian Platform. They prove the presence of the Cycadales in the Permian of the Subangara Region suggested by the previous findings which have been presented only by vegetative leaves. The significance of *Dioonitocarpidium* as a possible initial form in the evolution of the Cycadales in the Mesozoic and Caenozoic is discussed.

Keywords: Cycads, fructifications, leaves, Subangara Region, the Upper Permian, evolution

ВОПРОСЫ НОМЕНКЛАТУРЫ

ANANCITES NOM. NOV., ЗАМЕЩАЮЩЕЕ НАЗВАНИЕ ДЛЯ РОДА МЕЛОВЫХ СВЕРЛИЛ ADAMAS CHEN ET WANG, 2020 (COLEOPTERA, LYMEXYLIDAE)

© 2022 г. Е. Э. Перковский^{а, b, *}

^аИнститут зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев, 01030 Украина
^bПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия
*e-mail: perkovsk@gmail.com
Поступила в редакцию 02.11.2020 г.

Поступила в редакцию 02.11.2020 г. После доработки 08.11.2021 г. Принята к публикации 08.11.2021 г.

DOI: 10.31857/S0031031X22030126

Родовое название Adamas (типовой вид A. hukawngensis Chen et Wang, 2020, по первоначальному обозначению) было предложено Ченом и Вангом (Chen, Wang, 2020) для нового рода сверлил из сеноманского качинского янтаря. Однако стало известно, что это название преоккупировано.

Название Adamas Malaise, 1945 (Malaise, 1945, с. 97) было предложено ранее для современного рода Tenthredinidae (Insecta: Hymenoptera), в качестве замещающего (Huber, 2007) для названия Dinax Konow, 1897, nom. rev. (Blank et al., 2009).

В связи с этим замещающее родовое название Anancites Perkovsky, nom. nov. (иное название для алмаза согласно Плинию, *лат.*) и видовое название типового вида Anancites hukawngensis (Chen et Wang, 2020) comb. nov. предлагаются здесь для жука из бирманского янтаря.

Интересно, что название Adamas позже, чем для пилильщиков, было предложено для африканского рода рыб (Huber, 1979, 2007), а последующая замена названия этого рода в преимущественно электронном издании (Özdikmen et al., 2006) вызывала дискуссию (Huber, 2007; Özdikmen, 2008; Sonnenberg, van der Zee, 2008).

Мы сообщили авторам рода Adamas о необходимости предложить для него замещающее название 3.03.2020, но реакции не последовало. Автор признателен Шухэю Ямамото за полезную дискуссию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Blank S.M., Taeger A., Liston A.D. et al. Studies toward a World Catalog of Symphyta (Hymenoptera) // Zootaxa. 2009. V. 2254. P. 1–96.

Chen X.Y., Wang H.C. A new fossil record of Lymexylidae (Insecta: Coleoptera) from mid-Cretaceous amber of northern Myanmar // Zootaxa. 2020. V. 4878. № 1. P. 195—200.

Huber J. H. Cyprinodontidés de la Cuvette Congolaise, Adamas formosus n. gen., n. sp. et nouvelle description de Aphyosemion splendidum // Rev. franç. Aquariologie Herpétologie. 1979. V. 6. P. 5–10.

Huber J.H. Non-availability of a name electronically published: the case of Adamas Huber, 1979 (Pisces, Cyprinodontiformes, Nothobranchiidae), invalidly replaced on the Internet // Zoosystema. 2007. V. 29. № 1. P. 209–214.

Malaise R. Tenthredinoidea of South-Eastern Asia with a general zoogeographical review // Opuscula Entomol. 1945. Suppl. 4. P. 1–288.

Özdikmen H. The validity of the fish genus name Fenerbahce Özdikmen et al., 2006 (Pisces: Cyprinodontiformes: Nothobranchiidae) // Munis Entomol. Zool. 2008. V. 3. № 1. P. 291–294.

Özdikmen H., Polat N., Yılmaz M., Yazıcıoğlu O. A replacement name for the preoccupied genus name Adamas Huber, 1979 (Actinopterygii: Cyprinodontiformes) // Munis Entomol. Zool. 2006. V. 1. № 1. P. 167–168.

Sonnenberg R., van der Zee J.R. On the validity of Fenerbahce Özdikmen et al., 2006 as replacement for Adamas Huber, 1979 (Cyprinodontiformes: Nothobranchiidae) // Zootaxa. 2008. V. 1687. P. 67–68.

РЕЦЕНЗИИ И НАУЧНЫЕ ДИСКУССИИ

УДК 551.763.1:564.53(470.3)

KOMMEHTAPИИ K CTATЬE "BERRIASIAN AMMONITES OF SUPPOSED TETHYAN ORIGIN FROM THE TYPE "RYAZANIAN", RUSSIA: A SYSTEMATIC RE-INTERPRETATION" (FRAU ET AL., 2021)

© 2022 г. В. В. Митта^{а, b, *}

 a Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия b Череповецкий государственный университет, Череповец, 162600 Россия

*e-mail: mitta@paleo.ru

Поступила в редакцию 28.09.2021 г. После доработки 01.10.2021 г. Принята к публикации 01.10.2021 г.

Критически рассматривается статья, посвященная пересмотру систематики аммонитов тетического происхождения из рязанского (=берриасского) яруса Русской платформы и прилегающих регионов.

Ключевые слова: Ammonoidea, Perisphinctoidea, нижний мел, рязанский ярус, берриас, Русская платформа

DOI: 10.31857/S0031031X22030084

Недавно коллектив исследователей из разных стран и учреждений – К. Фрау (Тулон, Франция), Уимблдон (Бристоль, Великобритания), К. Ифрим (Гейдельберг, Германия), Л. Бюло (Марсель, Франция) и А. Поль (Дижон, Франция) — опубликовал большую статью с пересмотром систематики среднерусских аммонитов рязанского яруса "предположительно", как следует из ее названия, тетического происхождения (Frau et al., 2021). По большей части это критический разбор моих публикаций по аммонитам рязанского века, с 2002 по 2018 г. включительно; коллегами приведен достаточно полный список этих статей, опубликованных преимущественно в "Палеонтологическом журнале". Приведены многочисленные репродукции, большей частью из моих публикаций, а также фотографии некоторых оригиналов к монографиям предшествующих исследователей (Богословский, 1896; Луппов и др., 1988). Авторы отмечают, что ревизия выполнена на основе анализа литературных данных, без изучения коллекций аммонитов.

К сожалению, в обсуждаемой работе имеются многочисленные ошибки и недочеты. Так, большинство репродукций фотографий аммонитов на рис. 2, 6, 8 приведено в искаженном масштабе, а внутренние обороты Transcaspiites на рис. 7 D, E — и вовсе с увеличением в два раза, без указания на это; для данного экземпляра отсутствует ссылка на источник (Митта, 2007, табл. III, фиг. 1а, 1б).

На рис. 5 А, В приведена репродукция Riasanites rulevae (Mitta) (Митта, 2007, табл. III, фиг. 7а, 7б), но в объяснениях к рисунку указан Prorjasanites plumatus Sasonova (Сазонова, 1977, табл. XIX, фиг. 3). Изображение последнего воспроизведено на рис. 5 С—Е, с ошибочной ссылкой на P. vnigni Sasonova (Сазонова, 1977, табл. XX, фиг. 4).

На рис. 6 А, В как голотип указаны два разных экземпляра (голотип и паратип) Mazenoticeras robustum Mitta, для репродукции на рис. 6 В не указан источник (Митта, 20116, табл. VI, фиг. 4).

Лектотип Riasanites rjasanensis (Nikitin) хранится не во ВСЕГЕИ (Frau et al., 2021, с. 523), а в Горном музее С.-Петербурга (Митта, 2008, с. 34).

Для иллюстрации отличительных признаков рода Transcaspiites оппоненты привели (Frau et al., 2021, рис. 7 H-J) в неверном масштабе, превышающем реальные размеры раковины на ~25%, репродукции фотографий голотипа его типового вида Protacanthodiscus transcaspius Luppov (Атлас ..., 1949, табл. LXIV, фиг. 4), сильно ретушированные в первоисточнике. Более правильное представление о голотипе (и о виде в целом) дают более поздние фотографии (Богданова и др., 1985, табл. VI, фиг. 5, ба; Луппов и др., 1988, табл. XIV, фиг. 2¹; Аркальев и др., 2012, табл. 29, фиг. 11).

¹ В двух этих публикациях, подготовленных к изданию уже после кончины Н.П. Луппова (1904—1975) по его рукописным материалам, перепутаны некоторые текстовые ссылки на иллюстрации и нумерация фигур на фототаблицах.

Коллеги демонстрируют оригинальное видение географии и палеогеографии. В перечне видов "eastern Mediterranean-Caucasian" происхождения указаны средиземноморские таксоны, а как "western Mediterranean-Caucasian origin" перечислены виды с Северного Кавказа и Мангышлака (Frau et al., 2021, с. 516). При обсуждении среднерусских и мангышлакских видов, понимаемых мною в родах Subalpinites Mazenot (тип рода описан из Франции) и Karasyazites Mitta (тип рода описан с Мангышлака) (с некоторой долей условности отнесенных оппонентами к последнему), внезапно появляется сентенция "... supposed affinities between the Trans-Caucasian and Mediterranean forms ..." (там же, с. 530). Надеюсь, что это все досадные опечатки, и коллеги не считают Мангышлак (Прикаспий, Казахстан) Закавказьем (Южный Кавказ).

Жаль, что оппоненты приводят зональное расчленение рязанского яруса по: Мitta, 2017. Судя по выходным данным статьи Фрау с соавторами, ревизованная версия рукописи была представлена в середине 2020 г., и вполне можно было учесть уточненный вариант зональной схемы (Митта, 2019а, б). Подразделение рязанского яруса в его типовом регионе (Русская платформа) обосновывается также в более поздней статье, при характеристике зональных видов-индексов этого интервала (Митта, 2021).

Оппоненты ставят в упрек, что "... some of the generic identifications have been repeatedly revised (compare systematic treatement [sic] between Mitta, 2002 and Mitta, 2018 for example)" (Frau et al., 2021, с. 516). Вероятно, тут уместно напомнить коллегам их публикацию, где из титона Франции был указан Riasanites? sp. (Wimbledon et al., 2013, рис. 12). Всего лишь через год этот экземпляр (деформированная раковина менее 45 мм в диаметре, представленная лишь двумя третями одного оборота, без внутренних оборотов — по сути, Perisphinctoidea indet.) стал голотипом нового вида еlsae, ставшего типовым для нового монотипического рода Pratumidiscus (Bulot et al., 2014, рис. 6).

Полагаю вполне естественным пересмотр своих более ранних определений, по мере пополнения материала и знаний, тем более, когда исследования продолжаются в течение десятилетий. Первые мои сборы аммонитов рязанского яруса датируются 1980 г., и лишь 20 лет спустя была начата обработка накопившегося материала, длившаяся еще два десятилетия. Определения в первой статье с описанием рязанских аммонитов тетического происхождения (Митта, 2002) были сделаны преимущественно по литературным данным. В последующие годы я имел возможность ознакомиться с коллекциями аммонитов берриаса Юго-Восточной Франции, хранящимися в Лионском ун-те Клода-Бернара, Парижском музее естественной истории, а также с необработанными коллекциями Сорбонны, хранящимися в запасниках Ун-та Пьера и Мари Кюри в Париже, и с одновозрастными аммонитами во многих других учреждениях Западной и Восточной Европы. Это позволило увереннее определять систематическую принадлежность среднерусских аммонитов, в т.ч. пересмотреть свои ранние определения.

Оппонентами рассматриваются как один "раleospecies" два старейших вида, установленных в рязанском ярусе – Riasanites rjasanensis и R. swistowianus (Frau et al., 2021, с. 520). Сложно сказать, что авторы понимают под термином палеовид, в палеонтологической работе - возможно, это какой-то аналог biospesies у аммонитов в понимании Дж. Калломона (Callomon, 1985). Однако два указанных выше вида со времени их опубликования (Никитин, 1888) принимались как самостоятельные несколькими поколениями специалистов, видевшими материал, а не судившими о нем по изображениям. Репродукции на рис. 2 в работе коллег демонстрируют совершенно очевидные для всякого специалиста по аммонитам отличия между этими двумя видами - как по степени объемлемости оборотов, так и по различиям в скульптуре.

Фрау и др. указывают, что "R. rjasanensis is thereafter retained as the senior name by pagination priority in the work of Nikitin (1888) and its wide use in the literature" (Frau et al., 2021, с. 520), т.е. что R. rjasanensis является старшим синонимом на основании постраничного приоритета в работе С.Н. Никитина (1888) и широкого употребления в литературе. Упоминание постраничного приоритета ошибочно, поскольку он исключен из действующего кодекса (ICZN, 1999). Речь, вероятно, может идти о правиле первого ревизующего (ICZN, 1999, ст. 24.2).

На с. 522 коллеги пишут: "The Luppov's specimen is a whorl fragment of a Riasanitidae that lack diagnostic features. As such, we therein consider R. bogoslowskii as invalid with respect to the ICZN Code". Из этого заявления неясно, как плохая сохранность образца без диагностических признаков может повлиять на валидность по кодексу (не может). В действительности же В.В. Митта (2018) установил, что R. bogoslowskii Luppov in Luppov et al., 1988 является младшим синонимом Karasyazites bajarunasi (Luppov in Luppov et al., 1988).

Виды, установленные в роде Riasanella — R. riasanitoides, R. plana, R. rausingi, R. olorizi (Митта, 2011а) — сводятся оппонентами в синонимию типового вида, R. rausingi, в первую очередь вследствие их происхождения из одного узкого интервала (конденсированных отложений) одного местонахождения (Frau et al., 2021, с. 523). В то же время коллегами признается самостоятельность всех видов Subalpinites, найденных в

том же интервале того же местонахождения — S. krischtafowitschi, S. gruendeli, S. faurieformis и S. remaneiformis (Митта, 2009б). Такая избирательность подходов, вероятно, объясняется различной размерностью раковин: макроконхи рязанелл по размерам сопоставимы с микроконхами субальпинитов, а по изображениям крупноразмерных раковин макроконхов последних оппонентам было легче увидеть их явные отличия.

Коллеги сочли Transcaspiites tscheffkini (Митта, 2018) младшим синонимом "Hoplites" micheicus Bogoslowsky, отнесенного ими к роду Mittaites. В обсуждаемой статье приведены фотографии голотипа вида Богословского (Frau et al., 2021, рис. 7 А—С), сделанные без напыления и частично "обгрызенные" в фотошопе (что не дает читателю возможности полноценного визуального сравнения этих двух видов), поэтому считаю необходимым привести новые фотографии (рис. 1). Надо отметить, что, за исключением отдельных случаев, рисунки в работе Н.А. Богословского (1896) достаточно точны и гораздо информативнее фотографий, приведенных коллегами.

Тасовать виды по разным близкородственным родам можно бесконечно; автору представляется, что это не имеет практического значения, тем более при известном субъективизме понимания палеонтологических видов. Но в обсуждаемой работе без ревизии таксонов родовой группы на типовом материале, происходящем преимущественно из берриаса Ю.-В. Франции, отрицается принадлежность к ним целого ряда видов явно тетического происхождения не только Восточно-Европейской (Центральной России и Польши), но и Крымско-Кавказской палеобиогеографических провинций.

Фрау с соавторами выделяют новое семейство Riasanitidae, включающее в себя установленные ранее роды Gechiceras Sakharov, Tauricoceras Kvantaliani et Lyssenko (=Subriasanites Sazonova), Riasanites Spath, Riasanella Mitta, Prorjasanites Sazonova и новый род Mittaites Frau et al. Идея обособления рязанитов и близких к ним родов в таксон ранга семейства, что называется, давно "носилась в воздухе". Несколько десятилетий назад в статье по новым видам крымских Tauricoceras, исключительно в английской аннотации, без всякого упоминания в тексте, было указано: "A new subfamily Riasanitinae Kvantaliani et Lyssenko is distinguished in the family Berriasellidae Spath" (Кванталиани, Лысенко, 1982, с. 8). Конечно, по правилам ICZN (1999) это название является поmen nudum. Полагаю, что от установления этого таксона советские исследователи отказались по причине неясности происхождения и филогенетических связей рязанитов и родственных им аммонитов. Нет этой ясности и в обсуждаемой работе Фрау с соавторами.

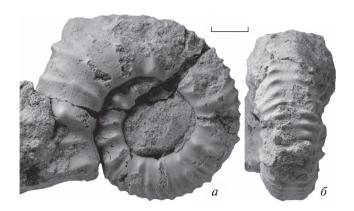


Рис. 1. Transcaspiites micheicus (Bogoslowsky, 1896), голотип (по монотипии), Центральный научно-исследовательский геолого-разведочный музей им. Ф.Н. Чернышева (ЦНИГР музей, С.-Петербург), № 63/623, фрагмокон: a- сбоку, $\delta-$ с вентральной стороны; Рязанская обл., Сапожковский р-н, берег р. Пожва близ с. Михеи; рязанский ярус, зона Spasskensis. Масштабная линейка 10 мм; фотографии выполнены С.В. Багировым (ПИН РАН).

В состав нового семейства Riasanitidae его авторами включены и северокавказские таксоны (Gechiceras), и крымские (Tauricoceras). В таком случае ареал Riasanitidae охватывал акваторию как минимум двух палеобиогеографических провинций (Восточно-Европейской и Крымско-Кавказской), относящихся к разным надобластям (соответственно, Бореальной и Тетической). Следовательно, это не подходит под определение ареала Riasanitidae как "resctricted palaeobiogeographic distribution" (Frau et al., 2021, с. 515).

При обсуждении нового рода Mittaites коллеги именуют его родственным по отношению к Mazenoticeras: "... the type species Mazenoticeras broussei (Mazenot, 1939) differs distinctly from the Russian relatives ..." (Frau et al., 2021, с. 526). Пояснение к иллюстрации с репродукциями экземпляров, отнесенных мною к роду Mazenoticeras, а оппонентами — к Mittaites, начинается словами "Re-illustration of Malbosiceras relatives ..." (Frau et al., 2021, рис. 6). Учитывая, что роды Malbosiceras Grigorieva и Mazenoticeras Nikolov относятся к сем. Neocomitidae, то и родственные им таксоны (как бы они ни назывались), логичнее относить к тому же семейству.

Авторы сомневаются в принадлежности Dalmasiceras, описанных с Кавказа (Химшиашвили, 1976; Кванталиани, 1999) и из Крыма (Богданова, Аркадьев, 1999), к этому роду, "... since they only superficially match the type species D. dalmasi" (Frau et al., 2021, с. 530). Но мы можем отличать палеонтологические виды лишь по внешним признакам, и у разных видов одного рода должны быть и сходство (по признакам родового ранга), и отличия (видового ранга). Сходство и различия фран-

цузских и крымских Dalmasiceras обсуждались автором с покойным исследователем аммонитов титона и берриаса Франции Ф. Чекка в 2004 г., и мы пришли к единому мнению, что некоторые виды, установленные Т.Н. Богдановой и В.В. Аркадьевым, очень близки или даже тождественны французским. Добавлю, что два новых вида Subalpinites, описанные из Горного Крыма (Аркадьев и др., 2012), очень близки к некоторым среднерусским видам, отнесенным (Митта, 2009б) к тому же роду.

Бросается в глаза, что оппоненты сравнивают среднерусские и крымские виды исключительно с типовыми видами родов. Да, конечно, здесь будут отличия — так и должно быть между видами одного рода.

Основной целью статьи Фрау с соавторами является посеять сомнения в тетическом происхождении обсуждаемых аммонитов (что следует уже из ее названия, и неоднократно постулируется в тексте). И неискушенному читателю, вероятно, логичным видится предостережение коллег относиться с осторожностью к корреляции рязанских отложений с разрезами берриаса типового района (Frau et al., 2021, с. 534).

Действительно, 40 лет назад, при недостаточности наших знаний о разнообразии и таксономическом составе аммонитов рязанского яруса, были сомнения в правильности предположений о тетическом происхождении некоторых из них (Donovan et al., 1981, с. 154). Но материал, полученный за последние два десятилетия, развеял всякие сомнения.

Еще в XIX в. Н.П. Вишняков (Vischniakoff, 1878) превосходно проиллюстрировал на среднерусском материале факт, что у аммонитов волжского века полностью атрофировались специфические устьевые выросты (ушки), присущие микроконхам большинства юрских аммонитов, в т.ч. Perisphinctoidea. Ушки отсутствуют у несомненных волжских перисфинктоидей – представителей сем. Virgatitidae и Dorsoplanitidae, как и у потомков последних, сем. Craspeditidae. Краспедиабсолютно доминируют В верхнем подъярусе волжского яруса и рязанском ярусе бореальных районов; раковины их микроконхов имеют устьевые края со слабо выраженными вентральным и боковыми выступами, но без ушек (Герасимов, 1969; Митта, 1993, 2010; и др.). В то же время, титон/берриасские Perisphinctoidea Teтической (Тетис-Панталасса) надобласти сохранили хорошо выраженные ушки, как в Средиземноморской палеобиогеографической провинции, так и в Крымско-Кавказской (Retowski, 1893; Mazenot, 1939; Химшиашвили, 1976; и др.).

Несмотря на неблагоприятные обстановки осадконакопления конденсированных отложений и редкость аммонитов хорошей сохранности,

из рязанского яруса Русской платформы известно несколько экземпляров микроконхов с ушками; изображен один из них – раковина Mazenoticeras с хорошо сохранившимся ушком (Митта, 2011б, рис. 4). Подобные находки неопровержимо свидетельствуют о тетическом происхождении части аммонитов рязанского яруса. Впрочем, это подтверждают фактически и авторы обсуждаемой статьи, декларируя широкое распространение вида Riasanites rjasanensis (Nikitin), ареал которого, согласно приведенной ими синонимии, занимал обширные акватории не только Центральной России и Польской низменности, но и несомненной периферии Тетис – Южного и Северного Кавказа и Мангышлака. Но из тональности статьи вполне определенно складывается впечатление, что истинно тетическое происхождение авторы признают исключительно за уроженцами окраинной западной части Тетис, именуемой Средиземноморской провинцией.

Ошибки коллег в современной географии я предпочел бы считать опечатками. Но, кажется, оппоненты имеют весьма слабое представление о палеогеографии Северного полушария в домеловое время. За пять-шесть веков (в геологическом исчислении) до берриаса, в позднем байосе (средняя юра) северо-западной окраиной Тетис являлись на юге обсуждаемой территории акватории Кавказа и Прикаспия, а севернее – до центральной части Русской платформы, от Среднего Поволжья на востоке до Донбасса на западе (включая сюда и бассейн р. Оки - типовой район рязанского яруса). Исследования последних двух десятилетий позволили установить бореально-тетический экотон на рубеже байоса и бата в Поволжье, в окрестностях Саратова. В итоге, благодаря находкам в одном разрезе высокоширотных бореальных Arcticoceras (сем. Cardioceratidae) и перитетических Oraniceras (сем. Parkinsoniidae), удалось впервые сопоставить часть "бореального бата" (Callomon, 1985) со стандартной западноевропейской шкалой байоса и бата (Митта, Сельцер, 2002; Митта, 2009а; Митта и др., 2011; Mitta et al., 2014, 2015).

События в тех или иных вариациях повторяются не только в истории человечества, но и в геологической истории. Возникновение бореально-тетического экотона на территории нынешней Центральной России на рубеже юры и мела, как некое повторение событий на рубеже байосбата, считаю закономерным, исходя из геологического строения и тектоники Русской платформы и прилегающих территорий С.-З. Тетис. Разница в возникновении этих бореально-тетических экотонов лишь в направлении трансгрессии: в начале бата инвазия аммонитов происходила с севера на юг, а в начале берриаса — в противоположную сторону.

Полагаю, что в настоящее время аммониты тетического (несомненно) происхождения рязанского яруса Русской платформы являются единственно достоверным инструментом для корреляции вмещающих отложений с подразделениями берриаса Средиземноморской провинции.

Предпринятая К. Фрау с соавторами попытка пересмотра систематического состава аммонитов тетического происхождения берриас/рязани Восточно-Европейской и отчасти Крымско-Кавказской палеобиогеографических провинций представляется интересной, но не вполне удачной. Жаль, что коллеги не сочли нужным ознакомиться с коллекциями аммонитов, доступными для изучения в музеях Москвы и С.-Петербурга; в этом случае выводы могли бы быть гораздо более определенными и обоснованными.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аркадьев В.В., Богданова Т.Н., Гужиков А.Ю. и др. Берриас Горного Крыма. СПб.: Изд-во ЛЕМА, 2012. 472 с. Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. Х. Нижний отдел меловой системы / Ред. Н.П. Луппов. М.: Гос. изд-во геол. лит-ры, 1949. 328 с.

Богданова Т.Н., Аркадьев В.В. Представители рода Dalmasiceras (Ammonoidea) из берриаса Горного Крыма // Палеонтол. журн. 1999. № 4. С. 20—26.

Богданова Т.Н., Луппов Н.П., Михайлова И.А. Род Transcaspiites Luppov, gen. nov. и его систематическое положение // Ископаемые головоногие моллюски. М.: Наука, 1985. С. 145–155.

Богословский Н.А. Рязанский горизонт. Фауна, стратиграфические отношения и вероятный возраст этого горизонта // Матер. для геол. России. 1897. Т. 18. С. 1—148 (отд. отт. 1896).

Герасимов П.А. Верхний подъярус волжского яруса центральной части Русской платформы. М.: Наука, 1969. 144 с.

Кванталиани И.В. Берриасские головоногие моллюски Крыма и Кавказа // Тр. Геол. ин-та АН Грузии. Н. с. 1999. Вып. 112. 292 с.

Кванталиани И.В., Лысенко Н.И. Новые берриасские аммониты Крыма // Изв. геол. об-ва Грузии. 1980 (1982). № 9. Вып. 1—2. С. 3—12.

Луппов Н.П., Богданова Т.Н., Лобачева С.В. и др. Берриас Мангышлака. Л.: Наука, 1988. 204 с.

Митта В.В. Аммониты и зональная стратиграфия средневолжских отложений Центральной России. Киев: Геопрогноз, 1993. 132 с.

Митта В.В. Новые данные о Neocomitidae (Ammonoidea) из берриаса Московской области // Палеонтол. журн. 2002. № 4. С. 30—33.

Митта В.В. Аммонитовые комплексы базальной части рязанского яруса (нижний мел) Центральной России // Стратигр. Геол. корреляция. 2007. Т. 15. № 2. С. 80-92.

Митта В.В. Аммониты тетического происхождения в рязанском ярусе Русской платформы: род Riasanites Spath // Палеонтол. журн. 2008. № 3. С. 30—37.

Митта В.В. Верхний байос и нижний бат бассейна Печоры и бореально-тетическая корреляция // Стратигр. Геол. корреляция. 2009а. Т. 17. № 1. С. 77—87.

Митта В.В. Аммониты тетического происхождения в рязанском ярусе Русской платформы: род Subalpinites Mazenot // Палеонтол. журн. 2009б. № 6. С. 16—23.

Mumma В.В. Поздневолжские Kachpurites Spath (Craspeditidae, Ammonoidea) Русской платформы // Палеонтол. журн. 2010. № 6. С. 25–33.

Митта В.В. Аммониты тетического происхождения в рязанском ярусе Русской платформы: poд Riasanella gen. nov. // Палеонтол. журн. 2011а. № 1. С. 14—21.

Митта В.В. Аммониты тетического происхождения в рязанском ярусе Русской платформы: род Mazenoticeras и другие Neocomitidae // Палеонтол. журн. 2011б. № 2. С. 25–33.

Митта В.В. Аммониты тетического происхождения в рязанском ярусе Русской платформы: роды Transcaspiites Luppov и Karasyazites gen. nov. // Палеонтол. журн. 2018. № 3. С. 25—32.

Mumma B.B. Craspeditidae (Ammonoidea) Русской платформы на рубеже юры и мела. І. Род Praesurites Mesezhnikov et Alekseev // Палеонтол. журн. 2019а. № 5. С. 39–49.

Mumma B.B. Craspeditidae (Ammonoidea) Русской платформы на рубеже юры и мела. II. Род Hectoroceras Spath // Палеонтол. журн. 2019б. № 6. С. 44—54.

Митта В.В. О видах-индексах зон стандартной шкалы рязанского яруса Русской платформы // Палеонтол. журн. 2021. № 3. С. 40–48.

Митта В.В., Захаров В.А., Барсков И.С. и др. Верхний байос и нижний бат окрестностей Саратова: малакологическая характеристика и биостратиграфия // Стратигр. Геол. корреляция. 2011. Т. 19. № 5. С. 32—45.

Митта В.В., Сельцер В.Б. Первые находки Arctocephalitinae (Ammonoidea) в юре юго-востока Русской платформы и корреляция бореального батского яруса со стандартной шкалой // Тр. НИИГеол. Саратовск. ун-та. Нов. сер. 2002. Т. 10. С. 12—39.

Никитин С.Н. Следы мелового периода в Центральной России // Тр. Геол. ком. 1888. Т. 5. № 2. 205 с.

Сазонова И.Г. Аммониты пограничных слоев юрской и меловой систем Русской платформы. М.: Недра, 1977. 97 с. (Тр. ВНИГНИ. Вып. 185).

Химшиашвили Н.Г. Аммоноидеи титона и берриаса Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1976. 203 с.

Bulot L.G., Frau C., Wimbledon W.A.P. New and poorly known Perisphinctoidea (Ammonitina) from the Upper Tithonian of Le Chouet (Drôme, SE France) // Volumina Jurassica. 2014. V. 12. P. 113–128.

Callomon J.H. The evolution of the Jurassic ammonite family Cardioceratidae // Spec. Pap. Paleontol. 1985. № 33. P. 49–90.

Frau C., Wimbledon W.A.P., Ifrim C. et al. Berriasian ammonites of supposed Tethyan origin from the type "Ryazanian", Russia: a systematic re-interpretation // Palaeoworld. 2021. V. 30. P. 515–537.

International Code of Zoological Nomenclature. 4th ed. L., 1999.

Mazenot G. Les Palaeohoplitidae Tithoniques et Berriasiens du Sud-Est de la France // Mém. Soc. Géol. France. N.S. 1939. № 41. P. 1–303.

Mitta V.V. The Ryazanian (basal Lower Cretaceous) standard zonation: state of knowledge and potential for correlation with the Berriasian primary standard // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2017. V. 286/2. P. 141–157.

Mitta V., Glinskikh L., Kostyleva V. et al. Biostratigraphy and sedimentary settings of the Bajocian—Bathonian beds in the Ishma River basin (European North of Russia) // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2015. V. 277. № 3. P. 307—335.

Mitta V., Kostyleva V., Dzyuba O. et al. Biostratigraphy and sedimentary settings of the Upper Bajocian—Lower Batho-

nian in the vicinity of Saratov (Central Russia) // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2014. V. 271. № 1. P. 95–121.

Retowski O. Die tithonishen Ablagerungen von Theodosia. Ein Beitrag zur Paläontologie der Krim // Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou. 1893. N. S. T. 7. № 2–3. S. 206–301.

Vischniakoff N. Observations sur la dernière loge de quelques Ammonitides de Russie // Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou. 1878. T. 53. № 1. P. 39–55.

Wimbledon W.A.P., Reháková D., Pszczółkowski A. et al. An account of the bio- and magnetostratigraphy of the Upper Tithonian—Lower Berriasian interval at Le Chouet, Drôme (SE France) // Geol. Carpathica. 2013. V. 64. P. 437—460.

Comments on the Paper "Berriasian Ammonites of Supposed Tethyan Origin from the Type "Ryazanian", Russia: a Systematic Re-Interpretation" (Frau et al., 2021)

V. V. Mitta^{1, 2}

¹Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia ²Cherepovets State University, Cherepovets, 162600 Russia

A paper revising the taxonomy of ammonites of Tethyan origin from the Ryazanian (=Berriasian) Stage of the Russian Platform and adjacent regions is critically examined.

Keywords: Ammonoidea, Perisphinctoidea, Lower Cretaceous, Ryazanian, Berriasian, Russian Platform

РЕЦЕНЗИИ И НАУЧНЫЕ ЛИСКУССИИ

УЛК 565.751:551.763

ОТВЕТ НА ПУБЛИКАЦИИ "НАСЕКОМЫЕ НА ПЕРЬЯХ ДРЕВНИХ (100 МЛН ЛЕТ) ДИНОЗАВРОВ НЕ ЭКТОПАРАЗИТЫ" И "ЛИЧИНКИ ЧЕРВЕЦОВ MESOPHTHIRUS (HOMOPTERA, XYLOCOCCIDAE) НА ПЕРЬЯХ В БИРМАНСКОМ ЯНТАРЕ — ПЕРЕНОС ВЕТРОМ ИЛИ ФОРЕЗИЯ НА ДИНОЗАВРАХ?"

© 2022 г. Т.-П. Гао^{а, *}, С.-Ч. Йинь^b, Ч.-К. Ших^{а, c}, А. П. Расницын^{d, e, **}, А. Ф. Емельянов^f, С. Сю^g, Ш. Чень^a, Ч. Ван^b, Л. Жень^{a, ***}

^аБиологический колледж и Академия мультидисциплинарных исследований, Столичный педагогический университет, Пекин, 100048 Китай

^bСеверо-Западный институт биологии плато, Китайская академия наук, Синин, 810008 Китай ^cНациональный музей естественной истории, Смитсоновский институт,

Вашингтон, округ Колумбия, 20013-7012 США

^dПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

^eМузей естественной истории, Лондон, SW7 5BD Великобритания

^fЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

⁸Институт палеонтологии позвоночных и палеоантропологии Китайской академии наук, Пекин, 100044 Китай ^hШкола здравоохранения и образования, Столичный медицинский университет, Пекин, 100069 Китай

> *e-mail: tpgao@cnu.edu.cn **e-mail: alex.rasnitsyn@gmail.com ***e-mail: rendong@mail.cnu.edu.cn Поступила в редакцию 28.09.2021 г. После доработки 25.10.2021 г.

Принята к публикации 25.10.2021 г.

Ранее (Gao et al., 2019) нами было описано 10 нимф насекомого неясного положения Mesophthirus engeli (Order incertae sedis) из бирманского (Мьянма) янтаря середины мела, сохранившихся на частично поврежденных перьях динозавров. Основываясь на характерных для эктопаразитов признаках этих крохотных нимф, мы сделали вывод, что Mesophthirus engeli был древнейшим насекомым, питавшимся перьями, и что питание покровами позвоночных возникло у насекомых в середине или ранее середины мела, параллельно с радиацией оперенных динозавров, в т.ч. птиц. Д. Гримальди и И. Веа (Grimaldi, Vea, 2021) усомнились в питании этих насекомых перьями и предположили, что нимфы Mesophthirus engeli — это бродяжки (младшие нимфы) червецов, случайно попавшие на поврежденные перья. Д.Е. Щербаков (2022, этот номер), рецензируя предыдущую версию нашего ответа, согласился с критикой Гримальди и Веа (2021) и дополнил их аргументацию. Мы рассматриваем здесь эти возражения.

Ключевые слова: Mesophthirus, бирманский янтарь, середина мела, питание перьями, эктопаразитические насекомые, ископаемые насекомые

DOI: 10.31857/S0031031X22030059

Наше исследование (Gao et al., 2019) нового таксона Mesophthirus engeli из бирманского (Мьянма) янтаря середины мела основано всего на двух нимфальных стадиях, поэтому мы были очень осторожны в отношении таксономического положения этих предположительно питавшихся перьями насекомых, и не отнесли их ни к одному из известных отрядов насекомых. Меsophthirus Gao et al. — это, безусловно, не настоящие Mallophaga, и ожидать у них наиболее характер-

ные черты последних нет оснований. В частности, упоминаемые Д.Е. Щербаковым (2022, этот номер) размеры яиц и ранних нимф могли оставаться мелкими или даже еще уменьшиться, а мощные приспособления к надежной фиксации на перьях и волосах хозяина еще не развились. Еще меньше оснований предполагать, что они были столь же специализированы по хозяевам, как современные пухоеды.

Нимфы M. engeli Gao et al. (рис. 1), действительно, обнаруживают ряд морфологических признаков, сходных с таковыми нимф и Сосcoidea, и Phthiraptera (Price, Graham, 1997), такие как маленькие глаза, короткие антенны с небольшим числов коротких члеников, лапки с одним коготком и малым числом члеников, бескрылое и дорсовентрально уплощенное тело, короткие ноги и т.д., как это описано в нашей работе и перечислено Д. Гримальди и И. Bea (Grimaldi, Vea, 2021). В действительности эти признаки обычны у разных эктопаразитических насекомых (Price et al., 2003). Однако M. engeli легко отличим от нимф червецов своей округло-четырехугольной формой тела, а не почти правильно-овальной (ср. Grimaldi, Vea, 2021: рис. 1a, 1b); явственными границами между головой, передне-, средне и заднегрудью, грудью и первым сегментом брюшка (белые стрелки на рис. 1), в отличие от овального, почти всегда без пережимов, тела у нимф червецов (см. Grimaldi, Vea, 2021: рис. 1a и 1b). Исключение составляют лишь самые низшие червецы (некоторые Orthezioidea), но и для них характерно такое же овальное тело с относительно узкой головой и сбежистой вершиной брюшка. Лапки с двумя длинными члениками (рис. 1, черные стрелки), с когтевидным претарзом (рис. 1, а, передняя лапка): лапки личинок и самок червецов одночлениковые, редко двучлениковые, с очень коротким базальным члеником. Помимо хорошо заметных щетинок, трех на вершине антенны и двух на претарзе, развиты по одной очень тонкой и длинной щетинке на каждом бедре (впервые обнаружены Щербаковым; чаще видна соответствующая ямка на бедре, чем сама щетинка) и гораздо более короткие щетинки на вершине брюшка (рис. 1, синие стрелки). Для большинства червецов, напротив, характерна пара длинных щетинок на вершине брюшка. Две последовательные стадии развития М. engeli (рис. 1, a, δ и 1, θ , ε , соответственно) различаются очень четко и по размерам (длина тела 141-143 и 167-229 мкм соответственно; Gao et al., 2019, табл. 1), и по форме тела (по мнению Щербакова, у младших нимф голова подвернута и вершина брюшка втянута), контур спереди и сзади вогнутый или прямой, а у старших нимф передний и задний концы тела более расправлены и контур округлен. У червецов первые две нимфальные стадии различаются гораздо сильнее, а редко встречающийся половой диморфизм бродяжек не обнаруживает аналогии с двумя формами нимф мезофтируса, поскольку диморфизм бродяжек связан с расселительными адаптациями (Cook et al., 2000), чего нет у нимф мезофтируса.

Некоторые замечания наших оппонентов справедливы и очень важны. Нами был описан грызущий ротовой аппарат Mesophthirus (Gao et al., 2019, с. 2, рис. 2b, 3e). В действительности за

мандибулы и щупики нами было принято прихотливой формы затемнение, возможно вторичной природы, вентрального щита мезофтируса (рис. 2, стрелки): известная ошибка по причине избыточного энтузиазма и недостаточной осторожности в выводах. С другой стороны, Гримальди и Веа, а за ними и Щербаков, находят у мезофтируса типичный колюще-сосущий аппарат червецов и, в частности, стилеты, петлевидно уложенные в специальной структуре, именуемой крумена. По нашему мнению, они при этом совершают такую же ошибку. То, что Гримальди и Веа идентифицируют у мезофтируса как крумена со стилетами, во-первых, прихотливо меняет форму от особи к особи (рис. $1, a, \delta, \epsilon$), что гораздо более соответствует кишечнику, чем крумене, во-вторых, ее содержимое извилисто, не склеротизировано [слабо затемнено, кроме случая, когда две ветви петли налегают друг на друга (рис. 1, a, δ , ε)]. Стилеты — это тонкие, гибкие, но очень плотные нити, которые на просвет должны быть очень четкими и лишь плавно изогнутыми, а не извилистыми (ср. Grimaldi, Vea, 2021, рис. 1a), чего совершенно нет у Mesophthirus. Очевидно, у последних это просто кишечник, прослеживаемый примерно от уровня задней дорсальной границы головы, если не еще ростральнее, делающий широкую петлю в брюшке (в его передней половине на второй нимфальной стадии) и выходящий к анусу (ср. рис. 1, a, δ , ϵ ; трассировано белой линией на рис. 3). А то, что Щербаков обозначает как конечную петлю свернутых стилетов (длинная стрелка на его рис. 2, a), соответствует интерсегментальной границе, точно такой же, как впереди, позади и слева от обозначенного участка. Собственно ротовые части обнаружить у Mesophthirus, к сожалению, не удается.

Наше ошибочное определение мандибул не позволило правильно атрибутировать ускользнувший от внимания склерит (Gao et al., 2019: рис. 2а, 2с) и определить его границы. Вероятно, это наличник (клипеус; менее вероятна его гомология с простернумом бескрылых сеноедов семейства Liposcelididae, считающегося ближайшим к предкам пухоедов и вшей; см. напр. Nel et al., 2005, puc. 5; Polilov, 2016, puc. 3.1, c, 3.4, c, 3.16, b). Наличник слабо выражен у младших нимф (рис. $1, a, \delta$), но четкий и плотный у старших (рис. $1, \theta, \epsilon$). У младших нимф сквозь клипеус просвечивает тенториум, подтверждающий, что это именно клипеус. Дистальный край клипеуса проходит впритык к переднему краю четко отграниченной (у старших нимф) поперечной пластинки с боковыми тяжами вдоль заднего края наличника по направлению к передним тазикам. Это либо крупный, как у сеноедов, лабрум (у Rhynchota лабрум всегда маленький, узкий; Singh, 1971), или простернум. Правда, в падающем свете (рис. 1, e) он совершенно не выделяет-

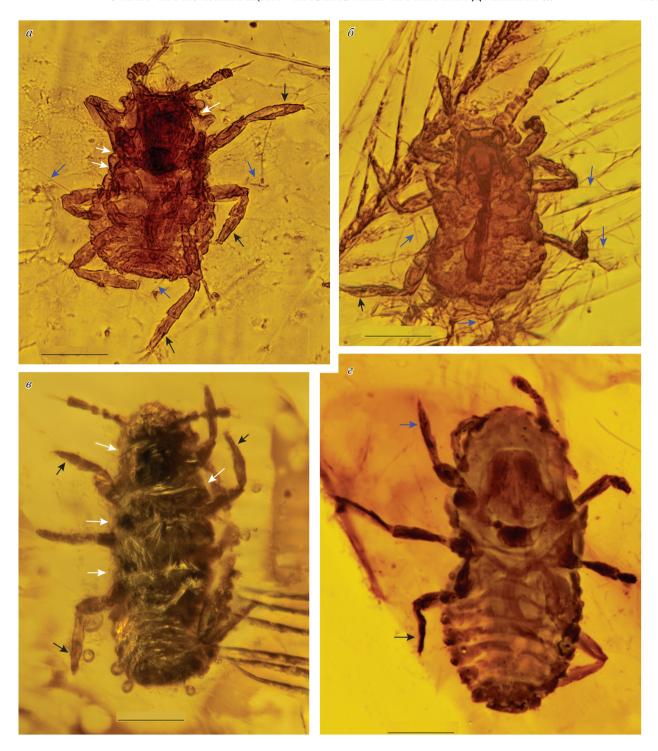


Рис. 1. Mesophthirus engeli Gao, Shih, Rasnitsyn et Ren, 2019 из бирманского янтаря середины мела: a — паратип CNU-MA2016005, δ — паратип CNU-MA2016001, ϵ — паратип CNU-MA2016009; a, δ — младшие нимфы, ϵ , ϵ — нимфы следующего возраста; все в одном масштабе. Белые стрелки указывают границу головы, сегментов груди и брюшка, черные — границы члеников лапки, синими помечены щетинки. Длина масштабной линейки 50 мкм.

ся, так что нельзя исключить, что это вообще внутренняя структура. В любом случае, поперечная пластинка с широким прямым дистальным краем не может быть рудиментом членистого хо-

ботка, тем более что "стилеты", как их понимают наши оппоненты, проходят сбоку этой пластинки, а не по центру ее переднего края, т.е., не через кончик хоботка, если это он.

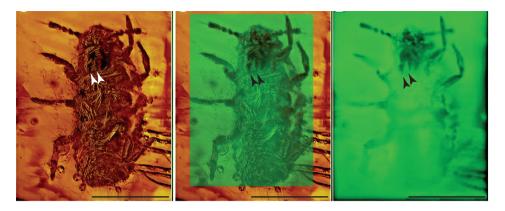


Рис. 2. Mesophthirus engeli Gao, Shih, Rasnitsyn et Ren, 2019 из бирманского янтаря середины мела, паратип CNU-MA2016010; слева в падающем свете, справа в проходящем, посередине — комбинация падающего и проходящего освещения; стрелками показаны затемнения, первоначально принятые за челюсти. Длина масштабной линейки 0.1 мм.

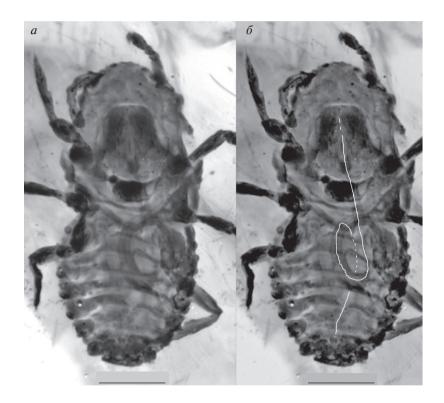


Рис. 3. Mesophthirus engeli Gao, Shih, Rasnitsyn et Ren, 2019 из бирманского янтаря середины мела, голотип CNU-MA2016009 (зеленый канал), кишечник (справа трассирован белым). Длина масштабной линейки 50 мкм.

Существует обширная литература о разных типах перьев настоящих птиц и оперенных динозавров в бирманском янтаре (Xing et al., 2016a, b, 2017, 2019). Основываясь на чередующемся положении бородок на стержне пера и бородочек на стержне и бородках, мы считаем перья с Mesophthirus engeli принадлежавшими не-пеннарапторным целурозаврам, известным из бирманского янтаря.

В коллекции нашей лаборатории (Key Laboratory of Insect Evolution and Environmental Changes, College of Life Sciences, Capital Normal University,

Веіјіпд, China) собрано множество перьев в бирманском янтаре. В ходе этого исследования, в поисках питающихся перьями членистоногих, мы изучили более двух тыс. образцов янтаря с перьями. Как указано в нашей статье (Gao et al., 2019), было найдено только два пера в двух кусках янтаря (AMBER No. 01 и AMBER No. 02) с прицепившимися к перьям насекомыми, и все эти 10 насекомых сходного строения были отнесены к М. епдеlі. Все остальные перья, изученные за последние три года, были почти совершенно лишены повре-

ждений. Только перо в AMBER No. 01 с девятью нимфами M. engeli несло повреждения (дырочки). Такие повреждения могли наносить какие-то членистоногие. Действительно, M. No. CNU-MA2016006 (Gao et al., 2019, рис. 1g) и CNU-MA2016007 (там же, рис. 1d) сохранились с ногами и/или антеннами, зафиксированными на бородочках, обломки пера найдены также под No. CNU-MA2016001, вокруг головы No. CNU-МА2016004 (там же, рис. 1с, красные стрелки) и CNU-MA2016005 и вблизи No. CNU-MA2016008 (напр., Gao et al., 2019, рис. 1b, 1e, 1f, 1i). Микроскопический и более или менее стандартный размер отверстий в пере, затрагивающих только бородочки, т.е., самые нежные элементы пера, указывают на очень мелкие размеры и избирательное поведение виновника этих повреждений, и исключает их возникновение под действием случайных факторов или обычных кератофагов, как это предполагает Щербаков (Щербаков, 2022, с. 105). Это делает наиболее правдоподобным предположение, что именно Mesophthirus был виновником этих повреждений. Все эти данные подтверждают, что описанные нами насекомые сохранились *in situ*, и случайное их попадание на перо представляется совершенно невероятным. Более того, ничего подобного не было до сих пор указано из бирманского янтаря, при том, что за последние два десятилетия сотни опытных специалистов и любителей просмотрели миллионы кусков янтаря и нашли там мириады крохотных насекомых (в т.ч. множество червецов), пауков, клещей, растений и т.п. В этих обстоятельствах шансы получить в результате случайного совпадения ДВА куска янтаря с ДЕСЯТЬЮ экземплярами Mesophthirus на двух перьях, одно из которых с явными следами многочисленных характерных повреждений, ниже любой мыслимой вероятности.

Основываясь на этих соображениях и на наблюдаемых и документированных морфологических признаках описанных нами нимф, мы считаем, что Mesophthirus engeli не является бродяжкой червеца и не обнаруживает близкого родства с Hemiptera. До получения нового материала, прежде всего по взрослому насекомому, позволяющего уточнить его положение в системе, М. епgeli следует рассматривать как насекомое неясного положения (Order incertae sedis), питавшееся перьями и, возможно, близкое к корням паразитической ветви сеноедообразных насекомых (Psocodea: Parasita), включающей пухоедов и вшей.

Авторы искренне благодарны Д.Е. Щербакову (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН) за аргументированную критику первоначальной версии этой статьи и помощь в подборе кокцидологической литературы, Р.А. Ракитову (ПИН РАН) за важную информацию по строению современных червецов, А.А. Полилову

(Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический ф-т) и Н.В. Голуб (Зоологический ин-т РАН) за консультации по морфологии сеноедов и помощь в получении соответствующей литературы. Мы признательны двум рецензентам за очень полезные критические замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Щербаков Д.Е. Личинки червецов Mesophthirus (Homoptera, Xylococcidae) на перьях в бирманском янтаре — перенос ветром или форезия на динозаврах? // Палеонтол. журн. 2022. № 3. С. 105-116.

Cook L.G., Gullan P.J., Stewart A.C. First-instar morphology and sexual dimorphism in the gall-inducing scale insect Apiomorpha Rubsaamen (Hemiptera: Coccoidea: Eriococcidae) // J. Natur. Hist. 2000. V. 34. № 6. P. 879–894.

Gao T.P., Yin X.C., Shih C.K. et al. New insects feeding on dinosaur feathers in mid-Cretaceous amber // Nat. Commun. 2019. V. 10. № 5424. P. 1–7.

Grimaldi D.A., Vea I.M. Insects with 100 million-year-old dinosaur feathers are not ectoparasites // Nat. Commun. 2021. V. 12. № 1469. P. 1–3.

Nel A., Procop J., Millet J. et al. New Psocoptera (Insecta) from the lowermost Eocene amber of Oise, France // J. Syst. Palaeontol. 2005. V. 3. № 4. P. 371–391.

Polilov A.A. At the Size Limit—Effects of Miniaturization in Insects. Cham: Springer, 2016. 325 p.

Price M.A., Graham O.H. Chewing and Sucking Lice as Parasites of Mammals and Birds. Washington, DC: US Dept. of Agriculture, 1997. 309 p.

Price R.D., Hellenthal R.A., Palma R.L. et al. The Chewing Lice: World Checklist and Biological Overview. Champaign: Illinois Natur. Hist. Survey, 2003. 501 p.

Singh S. Morphology of the head of Homoptera // Res. Bull. Punjab Univ. Sci., Hoshiarpur. 1971. V. 22. № 3–4. P. 261–316.

Xing L.D., McKellar R.C., Wang M. et al. Mummified precocial bird wings in mid-Cretaceous Burmese amber // Nat. Commun. 2016a. V. 7. № 12089. P. 1–7.

Xing L.D., McKellar R.C., Xu X. et al. A feathered dinosaur tail with primitive plumage trapped in mid-Cretaceous amber // Curr. Biol. 2016b. V. 26. P. 3352–3360.

Xing L.D., O'Connor J.K., Chiappe L.M. et al. A new enantiornithine bird with unusual pedal proportions found in amber // Curr. Biol. 2019. V. 29. P. 2396—2401.

Xing L.D., O'Connor J.K., McKellar R.C. et al. A mid-Cretaceous enantiornithine (Aves) hatchling preserved in Burmese amber with unusual plumage // Gondwana Res. 2017. V. 49. P. 264–277.

104 ГАО и др.

Reply to: "Insects with 100 Million-Year-Old Dinosaurfeathers are not Ectoparasites" and "Crawlers of the Scale Insect *Mesophthirus* (Homoptera Xylococcidae) on Feathers in Burmese Amber—Wind Transport or Phoresy on Dinosaurs?"

T. P. Gao¹, X. Ch. Yin², Ch. K. Shih^{1, 3}, A. P. Rasnitsyn^{4, 5}, A. F. Emeljanov⁶, X. Xu⁷, Sh. Chen¹, Ch. Wang⁸, D. Ren¹

¹College of Life Sciences and Academy for Multidisciplinary Studies, Capital Normal University, Beijing, 100048 China

²Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining, 810008 China

³National Museum of Natural History, Smithsonian Inst., Washington D.C., 20013-7012 USA

⁴Borissiak Palaeontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

⁵Natural History Museum, London, SW7 5BD UK

⁶Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St.-Petersburg, 199034 Russia
⁷Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100044 China
⁸School of Health Administration and Education, Capital Medical University, Beijing, 100069 China

We described ten nymph specimens of insect, *Mesophthirus engeli* of order Incertae sedis, from the mid-Cretaceous Myanmar (Burmese) amber preserved with partially damaged dinosaur feathers. Based on the ectoparasitic morphological features of these tiny insect nymphs, we concluded that *Mesophthirus engeli* was the earliest known feather-feeding insect and the integument-feeding behaviors of insects appeared during or before the mid-Cretaceous along with the radiations of feathered dinosaurs including birds. Grimaldi and Vea raised some concerns about these feather-feeding insects and supposed that the nymphs of *Mesophthirus engeli* are crawlers of scale insects, nymphal stages of Coccoidea, coincidentally co-occurring with damaged feathers. Shcherbakov (2022, this issue) have accepted and developed argumentation by Grimaldi and Vea (2021). We would like to address their concerns here.

Keywords: Mesophthirus, Myanmar amber, mid-Cretaceous, feather-feeding, ectoparasitic insect, fossil

РЕЦЕНЗИИ И НАУЧНЫЕ ДИСКУССИИ

УДК 565.753:551.763

Не обнажай меч против вши (китайская поговорка)

Что за важность, что вошь в пироге: хорошая стряпуха и две запечет (русская пословица — В.И. Даль)

ЛИЧИНКИ ЧЕРВЕЦОВ MESOPHTHIRUS (HOMOPTERA XYLOCOCCIDAE) НА ПЕРЬЯХ В БИРМАНСКОМ ЯНТАРЕ — ПЕРЕНОС ВЕТРОМ ИЛИ ФОРЕЗИЯ НА ДИНОЗАВРАХ?

© 2022 г. Д. Е. Щербаков*

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

*e-mail: dshh@narod.ru

Поступила в редакцию 21.10.2021 г.

После доработки 15.12.2021 г.

Принята к публикации 15.12.2021 г.

Мезорhthirus engeli Gao et al., 2019 (Mesophthiridae *incerti ordinis*), описанный как пероядный паразит динозавров, был недавно переопределен как личинка раннего возраста примитивного червеца. У мезофтируса нет специфических признаков сходства с пухоедами, хотя обитание на перьях должно было наложить на паразитов сходный отпечаток. Изучение фотографий типовых экземпляров М. engeli позволяет отнести подсемейство Mesophthirinae stat. nov. к архаичному современному семейству Xylococcidae s.l. (известному с готерива) и сблизить с современными подсемействами Xylococcinae и Stigmacoccinae. Медвяная роса ксилококцид — важный пищевой ресурс для птиц и других древесных позвоночных. Подобно своим современным родичам, мезофтирины обитали под корой деревьев и выделяли обильную медвяную росу. Ею, как и самими червецами, вполне могли питаться ранние птицы и их предшественники — мелкие пернатые динозавры. Личинки 1-го возраста червецов приспособлены к переносу ветром и форезии на насекомых и позвоночных, так что попадание мезофтирусов на перья закономерно.

Ключевые слова: Sternorrhyncha, Соссотогрha, бродяжки, колюще-сосущие ротовые части, стилеты, хетотаксия, фитофагия, Psocoptera, Mallophaga, сеноеды, пухоеды, паразитизм, птицы, деревья, медвяная роса

DOI: 10.31857/S0031031X22030138

Т.-П. Гао и др. (Gao et al., 2019) описали Mesophthirus engeli Gao et al. (Mesophthiridae) как пероядного паразита динозавров, сходного с сеноедами и пухоедами, но неясного отрядного положения. Д. Гримальди и И. Веа (Grimaldi, Vea, 2021) показали, что мезофтирус — это нимфа раннего возраста (называемая бродяжкой, или просто личинкой) примитивных червецов.

Рассмотрим доводы в пользу первой и второй интерпретации, опираясь в том числе на оригинальные фото мезофтирусов, любезно предоставленные Тай-Пин Гао (Столичный педагогический ун-т, Пекин), оригинальные снимки и консультации по морфологии современных червецов, полученные от Р.А. Ракитова (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН; ПИН) и Сан-Ан Ву

(Пекинский ун-т лесного хозяйства), и консультации по перьям птиц и динозавров, полученные от Н.В. Зеленкова (ПИН РАН), за что я им весьма признателен.

Будем сравнивать мезофтируса, с одной стороны, с бродяжками, а с другой — с пухоедами, потомками сеноедов Liposcelididae, перешедшими к паразитизму на перьях и шерсти четвероногих. Паразитизм на перепонке крыла летучих мышей и птерозавров вызывает параллельные изменения в неродственных группах (Пономаренко, 1976; Щербаков, 2017). Обитание на перьях — не менее специфический вариант паразитизма, который тоже должен приводить к сходным преобразованиям у паразитов. Значит, если мезофтирусы перогрызущи, то должны быть хоть в чем-то похожи

на пухоедов, даже не будучи прямыми их родственниками.

Нелишне напомнить, что пухоеды (Mallophaga) теперь включаются в состав отряда вшей (Phthiraptera), куда относятся и всем известные паразиты человека. Червецы образуют инфраотряд Соссомогра (щитовками именуются представители одного из семейств этой группы) в подотряде Sternorrhyncha отряда равнокрылых (Homoptera, или более широкой группы — полужесткокрылых, Немірtera). В старину стерноринх называли растительными вшами (Phytophthires; Мордвилко и др., 1910), по сходству этих малоподвижных паразитов растений со вшами настоящими. И те, и другие принадлежат к высшей группе Paraneoptera.

Мезофтирус был отнесен к эктопаразитам животных по таким признакам, как бескрылое и дорсовентрально уплощенное тело, маленькие глаза, короткие усики, и короткие ноги с одним коготком (Gao et al., 2019). Однако все эти черты присущи и червецам — паразитам растений (Grimaldi, Vea, 2021).

Размеры личинок мезофтируса чрезвычайно мелкие, длина тела всего 0.14-0.23 мм - это поистине живая пыль! Даже для бродяжек червецов это очень малые размеры (столь же мелкие бродяжки, например, у Steingelia Nasonov, 1908 из Хуlococcidae s.l.). Сидячие или малоподвижные самки червецов производят обильное потомство, личинки отрождаются в больших количествах, очень мелкие, и у многих видов активно распространяются с токами воздуха (см. Обсуждение). Другое дело пухоеды: они приклеивают крупные яйца (гниды), длиной 0.5 мм и более (Благовещенский, 1959), к перьям или волосам хозяина, соответственно личинка вылупляется довольно крупной. У сеноедов (липосцелидид и им подобных) яйца тоже более крупные, длиной не менее 0.3 мм (Kučerova, 2002). Таким образом, размеры однозначно свидетельствуют в пользу кокцидной интерпретации (Grimaldi, Vea, 2021).

Ротовые части мезофтирусов были описаны как грызущие, с зазубренными мандибулами и членистыми максиллярными щупиками (Gao et al., 2019), но наличие таких мандибул и щупиков не подтвердилось (Grimaldi, Vea, 2021). У пухоедов ротовые органы грызущие, иногда колюще-сосущие, но короткие, при сохранении общей формы головы и тела (Clay, 1949). Если нет грызуших мандибул — то значит, нет и оснований предполагать для мезофтируса питание бородочками перьев. Вместо этого на голотипе и некоторых паратипах видны: 1) обширный клипеус (точнее, клипеолабрум – Koteja, Liniowska, 1976) между глазами и передними тазиками, 2) длинные тонкие колющие стилеты, заключенные в карман (крумену) и образующие петлю в груди и брюшке,

и 3) небольшой лабиум (Grimaldi, Vea, 2021; рис. 1). Кроме того, у паратипа CNU-MA2016001 различимы 4) склеротизованный тенториум (внутренний скелет головы), две пары рук которого соединены с боковыми сторонами клипеолабрума, и 5) основания двух пар стилетов, мандибулярных и максиллярных, и, видимо, даже рычаги, на которых эти основания подвешены (рис. 2). У червецов клипеолабрум вместе с тенториумом, крыльями гипофаринкса и максиллярными пластинками образует жесткое коробчатое основание ротовых частей (тенториальную коробку; Foldi, 1997b), которое, несмотря на значительную редукцию краниума, обеспечивает надежную опору для пучка стилетов при проникновении его в ткани растения. У мезофтируса клипеолабрум большой и сильно склеротизован. Стилеты мезофтируса чрезвычайно длинные, примерно втрое длиннее тела, и во втянутом состоянии средняя часть пучка стилетов образует петлю, свернутую в спираль внутри крумены (у голотипа спираль с двумя витками расположена в горизонтальной плоскости, а у некоторых паратипов - почти в вертикальной). Все перечисленное вполне соответствует ротовому аппарату личинок и самок червецов (самцы их не питаются). Обнаруженное у мезофтируса строение сосущего ротового аппарата присуще только червецам, и уже оно одно, без анализа прочих признаков, однозначно свидетельствует о принадлежности данного рода к этой группе равнокрылых.

Форма тела. Тело у мезофтирусов дорсовентрально уплощено, продолговатое, со слабыми перетяжками между сегментами, несколько более сильными между головой, грудью и брюшком однако эти перетяжки не всегда отчетливы (ср. напр., правую и левую стороны паратипа CNU-MA2016002; рис. 3, б), т.е. тело было довольно мягким. Грудь длинная и широкая, переднегрудь большая, пары ног расставлены, а брюшко короткое, так что задние тазики расположены далеко за серединой длины тела. У пухоедов и их предков, сеноедов липосцелидид, тело сужено в области груди (особенно переднегруди), пары ног сближены, брюшко длиннее и более или менее расширено, голова отделена от груди отчетливым сужением, а увеличенные виски вмещают жевательную мускулатуру. У червецов грудь остается широкой и переднегрудь велика, поскольку между передними ногами располагается главная часть сосущего ротового аппарата. Сама форма тела мезофтирусов говорит о том, что эти насекомые были сосущими. Соотношение отделов тела и расположение оснований ног вдоль его продольной оси постоянны, тогда как степень выраженности перетяжек между сегментами и отделами тела может меняться — например, в микропрепаратах прижатые покровным стеклом червецы становятся более округлыми, чем были при жиз-

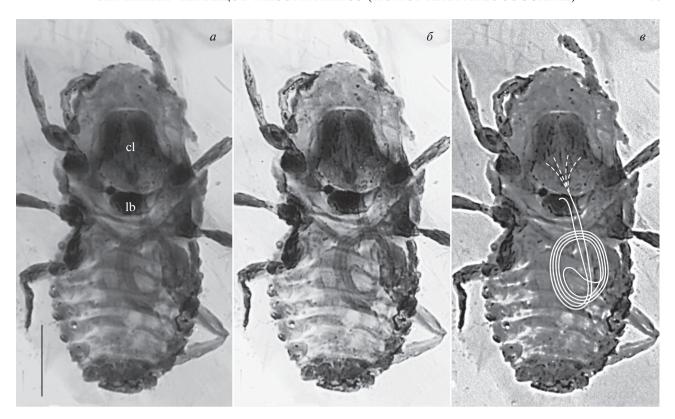


Рис. 1. Mesophthirus engeli Gao et al., 2019, голотип CNU-MA2016009: a — исходное фото (оттенки серого; фото: Т.-П. Гао); δ — повышены контраст и резкость; a — прорисованы пучок стилетов и (пунктиром) их основания; бирманский янтарь середины мела. Обозначения: cl — клипеолабрум, lb — лабиум. Длина масштабной линейки 50 мкм.

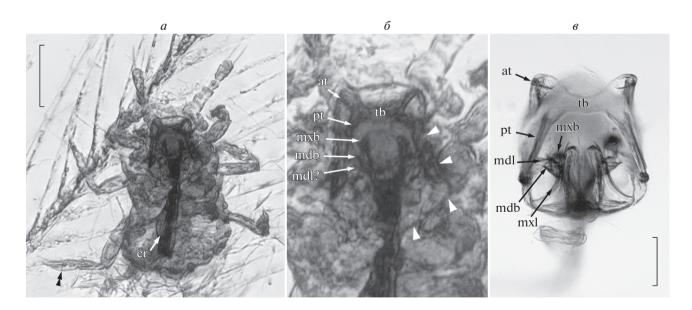


Рис. 2. a, δ — Mesophthirus engeli Gao et al., 2019, паратип CNU-MA2016001, бирманский янтарь середины мела (красный канал; фото: Т.-П. Гао): a — общий вид, δ — ротовые части; ϵ — Orthezia urticae (L., 1758), нимфа раннего возраста, современная, отпрепарированное основание ротовых частей, вид сзади (красный канал; фото: Р.А. Ракитов). Обозначения: короткие стрелки — границы клипеолабрума, двойная стрелка — темная линия поперек лапки; аt — передняя рука тенториума, сг — крумена с петлей стилетов, mdb — основание мандибулярного стилета, mdl — мандибулярный рычаг, mxb — основание максиллярного стилета, mxl — максиллярный рычаг, pt — задняя рука тенториума, tb — мост тенториума. Длина масштабной линейки 50 (a), 100 мкм (ϵ).



Рис. 3. Mesophthirus engeli Gao et al., 2019, паратипы (фото: Т.-П. Гао): a — CNU-MA2016005; δ — CNU-MA2016002; ϵ — CNU-MA2016003; стрелки: длинные — бедренные щетинки и головчатые щетинки при основании коготка, короткие — щетинки на вершине брюшка и на лапках, двойные — темная линия поперек лапки; бирманский янтарь середины мела. Длина масштабной линейки 50 мкм.

ни, а при подготовке к СЭМ нимфы одного возраста ссыхаются в различной степени (рис. 4). По форме тела мезофтирусы более всего похожи на бродяжек из раннемелового ливанского янтаря, особенно на ?Palaeosteingelia Koteja et Azar, имеющую намек на шею и талию (Koteja, Azar, 2008).

Глаза мезофтирусов из одного омматидия (Grimaldi, Vea, 2021), выступающие, как и у многих современных бродяжек.

Усики мезофтирусов довольно длинные (примерно равны ширине головы), из шести(?) члеников неравной длины; последний членик равен двум предыдущим, поперечно морщинистый и несет на вершине специализированные щетинки — две длинных и одну более короткую, как у некоторых червецов (Grimaldi, Vea, 2021). У пухоедов усики короче, их последний членик не столь удлинен, без длинных щетинок.

Ноги мезофтирусов довольно длинные (примерно 1/2 длины тела), без расширенных или иначе модифицированных члеников, оканчива-

ются единственным коготком, при основании которого отходит пара длинных головчатых щетинок, характерных для червецов (Grimaldi, Vea, 2021). Предполагалось, что эти щетинки вместе с щетинками антенн помогали мезофтирусам держаться на перьях (Gao et al., 2019). Пухоеды для фиксации на хозяине приобрели мощные мандибулярные или ножные зажимы, различного строения в разных группах; головчатых щетинок у пухоедов нет. Ноги пухоедов укорочены (много короче 1/2 длины тела), обычно с расширенными сегментами (хотя бы бедрами), цепкие, с 1- или 2-члениковой лапкой и двумя коготками, а если коготок один, то он равен лапке по длине и прижимается к отросткам голени, или же укорочен и вся когтевидная лапка прижимается к вертлугу (Благовещенский, 1959).

Щетинки. Вопреки утверждению о том, что у мезофтирусов щетинки есть только на вершинах усиков и лапок (Gao et al., 2019), у них развиты также чрезвычайно длинные торчащие щетинки на дорсальной стороне бедра перед вершиной,

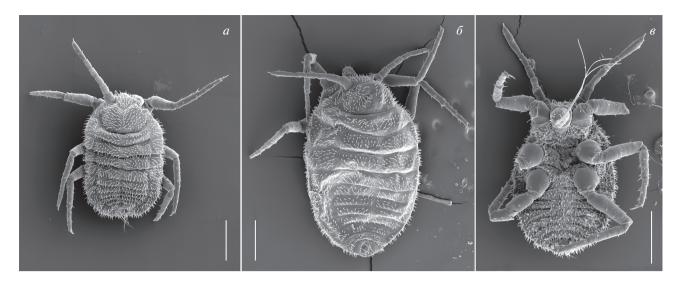


Рис. 4. Orthezia urticae (L., 1758), нимфы раннего возраста, современные (собраны в спирт, очищены от воска ультразвуком, обезвожены в растворах этанола возрастающей концентрации вплоть до 100%, обработаны гексаметилдисилазаном, напылены золотом; фото: P.A. Ракитов), СЭМ (SE): a, b — вид сверху, b — снизу. Длина масштабной линейки 200 мкм.

равные по длине самому бедру, и довольно короткие щетинки в средней части лапки и на вершине брюшка, сидящие в отчетливых углублениях; эти углубления видны даже тогда, когда сами щетинки неразличимы (рис. 3). Эти щетинки также находят свои соответствия у червецов. Современные бродяжки путешествуют вместе с ветром, используя очень длинные щетинки на вершине брюшка (иногда еще и на усиках) или восковые нити (Hanks, Denno, 1998). Крошечные бродяжки мезофтируса могли использовать для этой цели шесть длиннющих бедренных щетинок, расставив их во все стороны подобно лучам снежинки.

Расчленение лапки мезофтируса интерпретировалось по-разному. Исходно лапка описана как 3-члениковая с длинным 1-м члеником (Gao et al., 2019), поскольку коготок голотипа был ошибочно принят за 3-й сегмент, а теперь авторы таксона считают лапку 2-члениковой (Гао и др., 2022; этот номер). Альтернативное мнение — все лапки 1-члениковые, как у червецов (Grimaldi, Vea, 2021). В действительности у многих самцов и некоторых самок червецов лапки 2-члениковые с очень коротким первым члеником (Lobdell, 1937). В литературе удалось обнаружить рисунки червецов, где изображены 2-члениковые лапки с неукороченным первым члеником: бродяжка Суclolecanium hyperbaterum Morrison (Morrison, 1929, рис. 9: передние и средние лапки, а задние при этом 1-члениковые) и самки Mesolecanium inquilinum Morrison, Saissetia auriculata Morrison (Morrison, 1929, рис. 2, 8), Acanthococcus azaleae (Comstock), Phenacoccus acericola King и Toumeyella liriodendri (Gmelin) (Dietz, Morrison, 1916, с. 223, 225, 250). Хотя в тексте эти отклонения от

нормы не упомянуты и могут быть не более чем индивидуальными аберрациями, к данной информации надо отнестись со всем вниманием, поскольку Р. Снодграсс, превосходный рисовальщик и впоследствии великий морфолог насекомых, делавший рисунки для работы 1916 г., не стал бы изображать то, чего не видит. На некоторых лапках некоторых паратипов мезофтируса видна темная поперечная линия, делящая лапку примерно пополам (рис. 2, a; 3, a). Может быть, расчленение лапок в данном случае варьировало, как это иногда бывает у червецов. Возможно также, что за границу члеников лапки мы ошибочно принимаем щетинку, почти поперечно налегающую на лапку, подобно тому, как изображено для некоторых червецов (Борхсениус, 1957, рис. 71).

Дыхальца. У мезофтируса описаны дыхальца на средне- и заднегруди и брюшных сегментах (включая 1-й и 2-й; Gao et al., 2019). Альтернативное мнение — это не дыхальца, а маленькие щетинконосные склериты, развитые у многих червецов (Grimaldi, Vea, 2021). Более вероятно, что эти образования представляют собой дыхальца с увеличенным атриумом, несущим поры, как у бродяжек Хуlососсіпае (см. ниже; Morrison, 1928, рис. 5).

Изменчивость в типовой серии Mesophthirus engeli. 10 экз. мезофтируса при описании были разделены на две группы (отличающиеся по размерам, форме головы, последнего членика усиков и брюшка), интерпретированные как два последовательных нимфальных возраста (Gao et al., 2019). Различия между этими группами по большей части можно отнести на счет разного характера сохранности: брюшко и конечности вздуты или

ссохлись, конец брюшка и голова выпячены или подогнуты. Особенно сильно вздут голотип, имеющий наибольшую длину: между сегментами брюшка видны широкие мембраны, а передние тазики отодвинуты от средних. Вероятно, две эти группы бродяжек представляют личинок одного и того же (1-го) возраста, но разного пола, при этом более мелкие и к тому же ссохшиеся экземпляры — это личинки самцов (см. ниже). Необычайно сильный половой диморфизм червецов (крылатые непитающиеся самцы и личинкоподобные самки) нередко начинает проявляться уже в 1-м возрасте, иногда затрагивая не только размеры, но и форму тела, относительную длину ног и усиков, развитие щетинок и специализированных кожных желез (Cook et al., 2000).

Возрастной состав типовой серии. Показательно, что все известные экземпляры мезофтируса — личинки 1-го возраста. Такой состав янтарной выборки хорошо согласуется с репродуктивной биологией червецов (массовый выход мелких личинок из многочисленных яиц в яйцевом мешке) и не вяжется с таковой пухоедов — при откладке крупных яиц поодиночке или небольшими группами должны были захораниваться вместе личинки разных возрастов, а уж если в янтарь попала целая группа молодых личинок, то почти наверняка на этом же пере должны были быть и яйца.

Таким, образом, все особенности мезофтируса говорят о том, что это личинка червеца 1-го возраста, и нет никаких специфических признаков сходства его с пухоедами — единственными насекомыми, живущими на перьях. А червецы паразитами животных не бывают.

Систематическое положение. Бродяжки редко привлекают внимание палеоэнтомологов и подробно описаны только в статьях Я. Котейи (Koteja, 1988a, 1988b, 1998, 2000, 2008; Koteja, Azar, 2008), хотя в янтарях они довольно многочисленны (более 10% экз. янтарных червецов: Koteja, 1998). Поэтому бродяжки недоучитываются в янтарных коллекциях, даже как сининклюзы, а одиночных мезофтирусов из-за их чрезвычайно мелких размеров могут просто не замечать. Видимые на фотографиях признаки позволяют уточнить систематическое положение и реконструировать образ жизни мезофтируса, объяснить попадание бродяжек на перья и выдвинуть интересные предположения относительно образа жизни мелких пернатых динозавров середины мела.

ОТРЯД НОМОРТЕКА ИНФРАОТРЯД СОССОМОРРНА

Coccidomorpha: Heslop-Harrison, 1952, с. 688. Coccomorpha: Родендорф, 1962, с. 8.

НАДСЕМЕЙСТВО ORTHEZIOIDEA AMYOT ET SERVILLE, 1843 (=ARCHAEOCOCCOIDEA BODENHEIMER, 1952)

СЕМЕЙСТВО XYLOCOCCIDAE PERGANDE, 1898, S.L.

Состав. Подсемейства Xylococcinae Pergande, 1898; Kuwaniinae MacGillivray, 1921; Matsucoccinae Morrison, 1927; Steingeliinae Morrison, 1927; Stigmacoccinae Morrison, 1927; Pityococcinae McKenzie, 1942; Mesophthirinae Gao, Shih, Rasnitsyn et Ren, 2019, stat. nov. (см. Обсуждение).

ПОДСЕМЕЙСТВО MESOPHTHIRINAE GAO, SHIH, RASNITSYN ET REN, 2019, STAT. NOV.

Типовой род — Mesophthirus Gao, Shih, Rasnitsyn et Ren, 2019.

Пересмотренный диагноз. Личинка 1-го возраста. Усики длинные, последний членик удлинен. Бедро перед вершиной сверху с очень длинной щетинкой; при основании коготка две длинные головчатые щетинки. Хвостовые щетинки довольно короткие; анальное отверстие на вершине брюшка.

Состав. Типовой род.

С р а в н е н и е. Сходно с подсемейством Хуюсоссіпае (включающим два современных рода, Хуюсоссив Loew, 1882 и Хуюсоссивиз Morrison, 1927, и раннемеловой род Baisococcus Koteja, 1989), отличается более длинными усиками с более вытянутым вершинным члеником и наличием чрезвычайно длинной щетинки на ноге дистальнее вертлуга. По этим признакам напоминает подсемейство Stigmacoccinae, однако у личинок последнего нет длинных головчатых щетинок при основании коготка, развита пара длинных хвостовых щетинок и анальное отверстие смещено на спинную сторону.

Род Mesophthirus Gao, Shih, Rasnitsyn et Ren, 2019

Mesophthirus: Gao et al., 2019, c. 2.

Типовой вид — Mesophthirus engeli Gao, Shih, Rasnitsyn et Ren, 2019; бирманский янтарь середины мела.

Пересмотренный диагноз. Личинки 1-го возраста. Очень мелкие, длина тела менее 0.25 мм. Тело продолговатое, с перетяжками между сегментами. Усики расставлены, длинные (длиннее ширины головы), 6-члениковые, последний членик удлинен (не короче двух предыдущих), поперечно морщинистый, на вершине с двумя длинными и одной более короткой щетинкой. Клипеолабрум с прилежащими структурами очень большой, более 1/2 ширины головы, заходит далеко за передние тазики. Стилеты очень длинные, примерно втрое длиннее тела, крумена заходит за середину брюшка, пучок стилетов в ней образует петлю, свернутую в плоскую спираль с несколькими витками. Лабиум очень ко-

роткий, отходит между средними тазиками, направлен вниз. Ноги длинные, длиннее ширины груди; бедро перед вершиной сверху с очень длинной торчащей щетинкой, равной бедру по длине; лапка примерно равна голени, 1-члениковая (у некоторых экземпляров на некоторых ногах выглядит 2-члениковой, но это может быть артефактом), с короткими щетинками; коготок простой, тонкий, изогнутый, примерно равен 1/2 лапки, при основании с двумя головчатыми щетинками, намного превышающими длину коготка. Брюшко короткое, два последних сегмента более склеротизованы, на вершине закруглено и с довольно короткими хвостовыми щетинками; анальное отверстие расположено апикально. Дыхальца развиты на 1-8-м брюшных сегментах, увеличены (вероятно, с порами в атриуме).

Видовой состав. Типовой вид.

ОБСУЖДЕНИЕ

Объем и систематическое положение семейства Xylococcidae. Подсемейство Xylococcinae было установлено в семействе Coccidae для родов Xylococcus Loew, 1882 и Coelostoma Maskell, 1880 (сейчас Coelostomidia Cockerell, 1900) (Hubbard, Pergande, 1898). Т. Кокерелл (Cockerell, 1899) рассматривал эту группу как трибу в Margarodinae s.str. и включал в нее Callipappus Guérin-Méneville, 1841. Затем подсемейство Xylococcinae было принято в расширенном объеме (включая трибы Stigmacoccini и Matsucoccini) в составе Margarodidae s.l. (Morrison, 1927). Впоследствии ранг подсемейства был повышен до семейства (Zahradník, 1959), как и у прочих подсемейств Margarodidae s.l. Эта точка зрения, поддержанная различиями в строении самцов, получила развитие в работах по ископаемым червецам (см. Vea, Grimaldi, 2015), так что Margarodidae s.l. были разбиты на 11 семейств, в основном олиготипных. И.А. Гаврилов-Зимин (Gavrilov-Zimin, 2018) восстановил Margarodidae s.l., объединив шесть из этих 11 семейств (в ранге триб) в подсемействе Xylococcinae s.l., и еще три в Callipappinae s.l. В настоящей статье принят промежуточный вариант системы, с Xylococcidae s.l. и Callipappidae s.l. в ранге семейств. К семейству Xylococcidae s.l. следует отнести также Mesophthirinae и, вероятно, еще несколько ископаемых групп, известных по самцам.

Хуlососсіdae s.l. — одна из самых примитивных групп червецов. Подсемейства Хуlососсіпае и Маtsucoccinae известны, начиная с раннего мела (по крылатым самцам; Vea, Grimaldi, 2015). Род Stigmacoccus Hempel, 1900 стоит первым по порядку в классификации маргародид Г. Моррисона (Morrison, 1928) и образует самую базальную ветвь на одной из кладограмм червецов (Foldi, 1997а).

Систематическое положение и ранг Mesophthiriпае. По устройству сосущего ротового аппарата и всем остальным признакам Mesophthirus несомненно является личинкой (нимфой) червеца 1-го возраста (см. выше). По полному набору брюшных дыхалец, отсутствию длинных хвостовых щетинок, длинным усикам и ногам этот род относится к археококкоидам (Orthezioidea). По строению глаз и усиков Mesophthirus напоминает Ortheziidae (Grimaldi, Vea, 2021), однако у личинок последних клипеолабрум короткий, стилеты гораздо короче, лабиум крепится между передними тазиками, длинная щетинка на вершине усика бывает только одна, а анальное отверстие сдвинуто на спинную сторону и окружено кольцом щетинок. Mesophthirus сходен с типовым подсемейством семейства Xvlococcidae s.l. по очень длинному клипеолабруму, очень короткому лабиуму, отходящему между средними тазиками, очень длинным стилетам, петля которых свернута в несколько витков внутри тела, двум длинным щетинкам на вершине усика, длинным ногам, наличию при основании коготка двух головчатых щетинок, превосходящих его по длине, и восьми парам увеличенных брюшных дыхалец. Mesophthirus отличается от Xylococcinae только более длинными усиками с длинным вершинным члеником и наличием очень длинной щетинки на ноге дистальнее вертлуга, и по этим признакам напоминает близкое монотипное подсемейство Stigmacoccinae (хотя у Stigmacoccus щетинка развита не на вершине бедра, а на вершине голени). Хвостовые щетинки Mesophthirus на некоторых экземплярах выглядят очень короткими (три пары? — паратип CNU-MA2016004; Gao et al., 2019, suppl. fig. 2a), как у Xylococculus macrocarpae (Coleman, 1908) (см. Gill, 1993) и у некоторых Киwaniinae (Neosteingelia Morrison, 1927), у других они слегка удлинены (паратипы CNU-MA2016002, CNU-MA2016005; рис. 3, a, δ), как у большинства Xylococcinae. У некоторых представителей близкого семейства Callipappidae s.l. (включая Соеlostomidiinae Morrison, 1927 и Cryptokermesinae Foldi et Gullan, 2014, stat. nov.) тоже бывают очень короткие хвостовые щетинки (у Marchalina Vayssière. 1923. Coelostomidiinae) или длинная шетинка на бедре [при основании, у Platycoelostoma compressum (Maskell, 1892), Callipappinae]. Очень короткие хвостовые щетинки встречаются и у бродяжек неококкоидов, например, Puto Signoret, 1876 (подрод Ceroputo Šulc, 1898) (Leonardi, 1920). По признакам личинки семейство Mesophthiridae заслуживает не более чем ранга подсемейства в семействе Xylococcidae s.l., а незначительность отличий Mesophthirus от Xylococcus наводит на мысль о возможной синонимии соответствующих подсемейств.

Котейя (Koteja, 2008) объединял Xylococcidae s.str. и родственных им Matsucoccidae, Kuwanii-

dae, Callipappidae s.str., Margarodidae s.str., Ortheziidae и еще пять вымерших семейств, описанных им по самцам из эоценовых янтарей, в неформальную группу, для которой характерны фасеточные глаза и пучок восковых нитей на вершине брюшка самца. Среди меловых семейств такая комбинация признаков свойственна Jersicoccidae, Hammanococcidae и Kozariidae (Koteja, 2000; Koteja, Azar, 2008; Vea, Grimaldi, 2015). Из них только Kozariidae из бирманского янтаря напоминают ксилококцид (а именно Matsucoccinae) и сходны с Mesophthirus по чрезвычайно мелким размерам (длина тела самца 1.02-1.13 мм) и наличию двух длинных головчатых щетинок при основании коготка. Таким образом, подсемейство Mesophthirinae может оказаться синонимом Xvlococcinae или Kozariidae.

Биология Xylococcidae, в том числе Mesophthiri**пае.** Червецы почти всех семейств (кроме Diaspididae) питаются соком флоэмы и выделяют из анального отверстия медвяную росу (Kunkel, 1997). Питание медвяной росой червецов отмечено для разнообразных насекомых, а также пауков, птиц, ящериц, сумчатых, летучих мышей и грызунов, особенно в тропиках и южном полушарии (Grandi, 1951; Smith, 1982; Gaze, Clout, 1983; Roberts, Seabrook, 1989; Taylor, Foster 1996; Latta et al., 2001; Towns, 2002; Teixeira, Azevedo, 2013). Библейская манна, которой сорок лет питались сыны Израиля в пустыне – застывшая медвяная роса червецов (Shemesh, 2021). Хорошо известно питание муравьев медвяной росой тлей, но тли преимущественно севернополушарная группа (Heie, 2013; Perkovsky, Wegierek, 2018), а в южном полушарии столь же обычны подобные взаимоотношения между червецами, с одной стороны, и насекомыми, птицами и прочими мелкими древесными позвоночными, с другой.

Особенно длинные стилеты бывают у бродяжек червецов, связанных с древесными растениями (Gullan, Cook, 2001). Чрезвычайно длинные стилеты Mesophthirus в несколько раз превышают длину тела, что свидетельствует о жизни на деревьях, но не на дереве-источнике бирманского янтаря (вероятно, Agathis из Araucariaceae; Poinar et al., 2007), поскольку мезофтирусы в бирмите довольно редки. Современные Xylococcidae и Coelostomidiinae связаны с древесными растениями, как хвойными, так и покрытосеменными, среди последних с такими древними, известными с мела группами как Nothofagus, Fagaceae, Betulaceae. Platanaceae. Fabaceae и др. (García Morales et al., 2016). Середина мела была временем бурной диверсификации цветковых и появления их современных семейств (Liu et al., 2018). В бирмите найдены цветки, отнесенные к Cunoniaceae, Rhamnaceae и близкие к Atherospermataceae (Poinar et al., 2020, 2021; Wang et al., 2021), а также хвойные семейства Cupressaceae (Shi et al., 2012) —

с этими семействами связаны и некоторые современные целостомидиины и ксилококцины.

Сидячие питающиеся стадии развития Xylococcus, Stigmacoccus и подобных им червецов живут под корой и выделяют обильную медвяную росу через длинную восковую анальную трубочку, возвышающуюся над корой на несколько сантиметров. Эти червецы могут достигать очень высокой численности, и кора бывает покрыта их трубочками словно шерстью, так что индейцы должны были отправляться за 60 миль от оз. Верхнее за берестой для каноэ, поскольку вокруг озера береста вся была испорчена Xylococculus betulae (Hubbard, Pergande, 1898). Продукция медвяной росы такими червецами очень велика и у Stigmaсоссиѕ может достигать 70 тыс. л на гектар за год (Martins-Mansani et al., 2021). Избыток этой медвяной росы служит питательным субстратом для развития на коре деревьев сажистых грибков, которыми питаются некоторые жуки, например, мезозойские реликты Cyclaxyridae, известные из Новой Зеландии, и эоценовых и бирманского янтарей, что свидетельствует о меловом возрасте таких трофических ассоциаций (Gimmel et al., 2019).

Медвяная роса ксилококцид и целостомидиин, особенно в малокормный сезон, является критически важным пищевым ресурсом для гекконов и десятков видов птиц разного размера, от трехграммового колибри в Бразилии до полукилограммового новозеландского попугая (Köster, Stoewesand, 1973; Beggs, Wilson, 1991; Gardner-Gee, Beggs, 2010; Lara et al., 2011), и эти птицы защищают деревья, заселенные червецами (Reichholf, Reichholf, 1973; Greenberg et al., 1993; Gamper, Koptur, 2010). Некоторые птицы, например, дятлы, активно питаются также и самими ксилококцидами (Kilham, 1970). Поскольку Хуюcoccidae уже в мелу приобрели все характерные для них черты и должны были выделять обильную медвяную росу, надо полагать, что она представляла собой важный пищевой ресурс и для меловых птиц и их предшественников - разнообразных мелких пернатых динозавров, населявших бирманский янтарный лес (Xing et al., 2020).

Тафономия. Авторы рода Mesophthirus выдвигают как чуть ли не самый важный аргумент в пользу паразитизма этих насекомых нахождение их на перьях и рядом с перьями динозавров, причем в одном из двух кусков янтаря заключено девять экз. вместе с пером, имеющим микроскопические проедания (Gao et al., 2019). Сторонники кокцидной интерпретации объяснили это простым совпадением, а повреждение приписали личинкам кожеедов, погрызшим выпавшее перо на земле или в гнезде (Grimaldi, Vea, 2021). Тафономия порой укладывает в один кусок янтаря созданий, диаметрально противоположных по образу

жизни, например, летающих насекомых вместе с водными и даже морскими беспозвоночными (Yu et al., 2019). Но в случае с личинками червецов, летающими по воздуху, в том числе и на птицах, нет нужды предполагать столь чудесное стечение обстоятельств.

Перенос ветром — наиболее вероятная причина попадания мезофтирусов вдевятером на одно перо. Самки почти всех червецов и некоторых семейств тлей ведут сидячий или малоподвижный образ жизни, а функция расселения перешла к их личинкам первого возраста, называемым бродяжками. Бродяжки многих видов червецов, в том числе Xylococcidae s.l., не найдя подходящего места для питания на родном растении, отправляются в путешествие с токами воздуха (Stephens, Aylor, 1978; Greathead, 1997). У видов червецов, практикующих воздухоплавание, бродяжки собираются на концах веточек и колючках и встают на задние лапки, чтобы быть унесенными ветром (Washburn, Washburn, 1984; Hanks, Denno, 1998). Крайне малые даже для бродяжек размеры личинок мезофтируса и чрезвычайно длинные бедренные щетинки были именно приспособлением для воздушного транспорта.

Мезофтирусы в янтарном лесу могли скучиться на зацепившемся за кору и трепещущем на ветру пере и потом путешествовать на нем от одного ствола к другому, как на ковре-самолете. После полета на прилипшем к натеку смолы пере некоторые бродяжки (в первую очередь, более мелкие личинки самцов) успели погибнуть от истощения и ссохлись, а остальные были залиты заживо следующим потоком смолы и сохранились в янтаре с брюшком естественной формы или даже вздутым, как у голотипа. Что же касается крошечных кружевных выгрызов (0.2–0.3 мм в поперечнике) на бородочках упомянутого пера, то столь филигранная работа не могла быть произведена на шустром теплокровном животном насекомыми, не имеющими надежных приспособлений для фиксации на его перьях. Напротив, перо, упавшее на землю или застрявшее в трещине коры, неспециализированные сапрофаги (напр., личинки жуков) могли не спеша выедать сколь угодно ажурным образом. Сам характер повреждений указывает на то, что они были нанесены на перо, потерянное хозяином.

Форезия. Помимо ветра, "большое значение в расселении кокцид имеют также... другие насекомые, птицы и прочие животные, переносящие личинок-бродяжек на своей поверхности" (Борхсениус, 1950, с. 13). Такая транспортировка называется форезией (Reynolds et al., 2015). Отмечен перенос бродяжек червецов и тлей-хермесов насекомыми, пауками, млекопитающими и птицами (Cockerell, Bueker, 1930; Stephens, Aylor, 1978; Washburn, Frankie, 1981; McClure, 1990; Poinar,

2004; Russo et al., 2016). Расширенные вершины головчатых щетинок лапки — это микроскопические присоски, такие же, как у клещиков, форезирующих на насекомых, а вставание на цыпочки бродяжек, готовящихся подняться в воздух, в точности соответствует позе этих клещиков, поджидающих переносчика (Magsig-Castillo et al., 2010).

Неспецифичность насекомого к позвоночному. Мезофтирусы были обнаружены на двух маленьких (12–14 мм) перьях различного строения, интерпретированных как принадлежащие двум разным группам пернатых динозавров (не-пеннарапторные целурозавры и пеннарапторные динозавры), поэтому для мезофтируса предполагался широкий круг хозяев (Gao et al., 2019). Это важное отличие от пухоедов (известных своей узкой специфичностью к хозяину), но оно хорошо согласуется с предположением о форезии, для которой существенны небольшие размеры и оперенность переносчика, а не его систематическое положение. Нужно добавить, что различать ранних птиц и близких к ним динозавров по перьям, если это не какие-то необычные виды перьев, пока не получается (Lefèvre et al., 2020; O'Connor, 2020; Н.В. Зеленков, личн. сообщ.).

Таким образом, находки бродяжек червецовмезофтирусов на перьях неудивительны, хотя и не имеют ничего общего с паразитизмом. Перо с девятью бродяжками и ажурными повреждениями носил ветер, а перо с одной бродяжкой может оказаться свидетельством форезии личинок червецов на мелких древесных пернатых динозаврах или архаичных птицах. В случае питания медвяной росой и самими червецами-мезофтирусами динозавры и ранние птицы могли на своем оперении переносить бродяжек на еще не заселенные ими деревья. По всей видимости, несмотря на многочисленные различия в строении, некоторые нептичьи динозавры по своему образу жизни были не столь далеки от птиц, этих динозавров современности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Благовещенский Д.И. Насекомые пухоеды (Mallophaga). М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 202 с. (Фауна СССР. № 72).

Борхсениус Н.С. Червецы и щитовки СССР (Coccoidea). М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 250 с. (Определители по фауне СССР. Вып. 32).

Борхсениус Н.С. Насекомые хоботные. Подотряд червецы и щитовки (Coccoidea). Семейство подушечницы и ложнощитовки (Coccidae). М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 494 с. (Фауна СССР. № 66).

Гао Т.-П., Йинь С.-Ч., Ших Ч.-К. и др. Ответ на публикации "Насекомые на перьях древних (100 млн лет) динозавров не эктопаразиты" и "Личинки червецов Mesophthirus (Homoptera, Xylococcidae) на перьях в бирманском янтаре — перенос ветром или форезия на динозаврах?" // Палеонтол. журн. 2022. № 3. С. 99—104.

Мордвилко А.А., Штейнгель Ф.Р., Шульц К. Инструкция для собирания и сохранения тлей (Aphidae), червецов (Coccidae), листовых блох (Psyllidae) и алейродид (Aleurodidae). С.Пб.: Наставления для собирания зоол. коллекций, издаваемые Зоол. музеем Имп. Акад. наук, 1910. 100 с.

Пономаренко А.Г. Новое насекомое из мела Забайкалья — возможный паразит летающих ящеров // Палеонтол. журн. 1976. № 3. С. 102-106.

Щербаков Д.Е. Меловые Saurophthiridae (Aphaniptera) — куклородные протоблохи ныряющих птерозавров // Палеонтол. журн. 2017. № 2. С. 73—75.

https://doi.org/10.7868/S0031031X17020155

Beggs J.R., Wilson P.R. The kaka Nestor meridionalis, a New Zealand parrot endangered by introduced wasps and mammals // Biol. Conserv. 1991. V. 56. P. 23–38. https://doi.org/10.1016/0006-3207(91)90086-O

Clay T. Piercing mouth-parts in the biting lice (Mallophaga) // Nature. 1949. V. 164. P. 617. https://doi.org/10.1038/164617a0

Cockerell T.D.A. Tables for the determination of the genera of Coccidae // Can. Entomol. 1899. V. 31. P. 273–279, 330–333.

Cockerell T.D.A., Bueker E.D. Some geophilous mealy-bugs from Australia (Homoptera, Coccoidea) // Amer. Mus. Novit. 1930. № 441. P. 1–7.

Cook L.G., Gullan P.J., Stewart A.C. First-instar morphology and sexual dimorphism in the gall-inducing scale insect Apiomorpha Rubsaamen (Hemiptera: Coccoidea: Eriococcidae) // J. Natur. Hist. 2000. V. 34. P. 879—894. https://doi.org/10.1080/002229300299291

Dietz H.F., Morrison H. The Coccidae or scale insects of Indiana // Ann. Rep. State Entomol. Indiana. 1916. V. 8. P. 195–321.

Foldi I. Defense strategies in scale insects: phylogenetic inference and evolutionary scenarios (Hemiptera, Coccoidea) // Mém. Mus. nat. Hist. natur. (N.S.) Ser. A, Zool. 1997a, V. 173. P. 203–230.

Foldi I. Internal anatomy of the adult female // Soft Scale Insects: Their Biology, Natural Enemies and Control / Eds Ben-Dov Y., Hodgson C.J. Elsevier, 1997b. P. 73–90 (World Crop Pests. V. 7A).

https://doi.org/10.1016/S1572-4379(97)80045-0

Gamper H.A., Koptur S. Honeydew foraging by birds in tropical montane forests and pastures of Mexico // J. Trop. Ecol. 2010. V. 26. P. 335–341.

https://doi.org/10.1017/S0266467409990654

Gao T.P., Yin X.C., Shih C.K. et al. New insects feeding on dinosaur feathers in mid-Cretaceous amber // Nat. Commun. 2019, V. 10, № 5424, P. 1–7.

https://doi.org/10.1038/s41467-019-13516-4

García Morales M., Denno B.D., Miller D.R. et al. ScaleNet: A literature-based model of scale insect biology and systematics. Database. 2016. http://scalenet.info. https://doi.org/10.1093/database/bav118

Gardner-Gee R., Beggs J.R. Challenges in food-web restoration: an assessment of the restoration requirements of a honeydew-gecko trophic interaction in the Auckland region, New Zealand // Restor. Ecol. 2010. V. 18. P. 295—303

https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2010.00650.x

Gavrilov-Zimin I.A. Ontogenesis, morphology and higher classification of archaeococcids (Homoptera: Coccinea: Orthezioidea) // Zoosyst. Ross. 2018. Suppl. 2. P. 1–260.

Gaze P.D., Clout M.N. Honeydew and its importance to birds in beech forests of South Island, New Zealand // N. Zeal. J. Ecol. 1983. V. 6. P. 33–37.

Gimmel M.L., Szawaryn K., Cai C., Leschen R.A. Mesozoic sooty mould beetles as living relicts in New Zealand // Proc. R. Soc. B. 2019. V. 286. 20192176.

https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2176

Grandi G. Introduzione allo studio dell'entomologia. Organizzazione, sviluppo, vita. Apterigoti ed Esopterigoti. V. 1. Bologna: Edizioni agricole, 1951. xxiii+950 p.

Greathead D.J. Crawler behaviour and dispersal // Soft Scale Insects: Their Biology, Natural Enemies and Control / Eds Ben-Dov Y., Hodgson C.J. Elsevier, 1997. P. 339–342 (World Crop Pests. V. 7A).

https://doi.org/10.1016/S1572-4379(97)80063-2

Greenberg R., Caballero C.M., Bichier P. Defense of homopteran honeydew by birds in the Mexican highlands and other warm temperate forests // Oikos. 1993. V. 68. P. 519–524

https://doi.org/10.2307/3544920

Grimaldi D.A., Vea I.M. Insects with 100 million-year-old dinosaur feathers are not ectoparasites // Nat. Commun. 2021. V. 12. № 1469. P. 1–3.

https://doi.org/10.1038/s41467-021-21751-x

Gullan P.J., Cook L.G. Phenacoleachia Cockerell (Hemiptera: Coccoidea: Phenacoleachiidae) re-visited // Boll. Zool. Agrar. Bachic. 2001. V. 33. P. 163–173.

Hanks L.M., Denno R.F. Dispersal and adaptive deme formation in sedentary coccoid insects // Genetic Structure and Local Adaptation in Natural Insect Populations. Boston: Springer, 1998. P. 239–262.

https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0902-5 11

Heie O.E. Why are there so few aphid species in the temperate areas of the southern hemisphere? // Eur. J. Entomol. 2013. V. 91. P. 127–133.

Hubbard H.G., Pergande T. A new coccid on birch // USDA Entomol. Bull. (N.S.). 1898. № 18. P. 13–26.

Kilham L. Feeding behavior of downy woodpeckers. I. Preference for paper birches and sexual differences // Auk. 1970. V. 87. P. 544–556.

https://doi.org/10.2307/4083797

Köster F., Stoewesand H. Schildläuse als Honigtaulieferanten für Kolibris und Insekten // Bonn. Zool. Beitr. 1973. Bd 24. S. 15–23.

Koteja J. Eriococcid crawlers (Homoptera, Coccinea) from Baltic amber // Pol. Pis. Entomol. 1988a. V. 58. P. 503–524.

Koteja J. Succinikermes kulickae gen. et sp. n. (Homoptera, Coccinea) from Baltic amber // Pol. Pis. Entomol. 1988b. V. 58. P. 525–535.

Koteja J. Essays on coccids (Homoptera): Sudden death in amber? // Pol. Pis. Entomol. 1998. V. 67. P. 185–218.

Koteja J. Scale insects (Homoptera, Coccinea) from Upper Cretaceous New Jersey amber // Studies on Fossils in Amber, with Particular Reference to the Cretaceous of New Jersey / Ed. Grimaldi D. Leiden: Backhuys, 2000. P. 147–229.

Koteja J. Xylococcidae and related groups (Hemiptera: Coccinea) from Baltic amber // Pr. Muz. Ziemi. 2008. V. 49. P. 19–56.

Koteja J., Azar D. Scale insects from Lower Cretaceous amber of Lebanon (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccinea) // Alavesia. 2008. V. 2. P. 133–167.

Koteja J., Liniowska E. The clypeolabral shield in the taxonomy of the Coccinea (Homoptera) // Pol. Pis. Entomol. 1976. V. 46. P. 653–681.

Kučerová Z. Stored product psocids (Psocoptera): External morphology of eggs // Eur. J. Entomol. 2002. V. 99. P. 491–503.

https://doi.org/10.14411/eje.2002.066

Kunkel H. Scale insect honeydew as forage for honey production // Soft Scale Insects: Their Biology, Natural Enemies and Control / Eds Ben-Dov Y., Hodgson C.J. Elsevier, 1997. P. 291–302 (World Crop Pests. V. 7A). https://doi.org/10.1016/S1572-4379(97)80059-0

Lara C., Martínez-García V., Ortiz-Pulido R. et al. Temporal-spatial segregation among hummingbirds foraging on honeydew in a temperate forest in Mexico // Curr. Zool. 2011. V. 57. P. 56–62.

https://doi.org/10.1093/czoolo/57.1.56

Latta S.C., Gamper H.A., Tietz J.R. Revising the convergence hypothesis of avian use of honeydew: evidence from Dominican subtropical dry forest // Oikos. 2001. V. 93. P. 250–259.

https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.930208.x

Lefèvre U., Cau A., Hu D., Godefroit P. Feather evolution in Pennaraptora // The Evolution of Feathers: from Their Origin to the Present / Eds Foth C., Rauhut O. Cham: Springer, 2020. P. 103–118.

https://doi.org/10.1007/978-3-030-27223-4 7

Leonardi G. Monografia delle Cocciniglie Italiane. Portici: Della Torre, 1920. 555 p.

Liu Z.J., *Huang D.*, *Cai C.*, *Wang X*. The core eudicot boom registered in Myanmar amber // Sci. Rep. 2018. V. 8. 16765. https://doi.org/10.1038/s41598-018-35100-4

Lobdell G.H. Two-segmented tarsi in coccids: other notes (Homoptera) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1937. V. 30. P. 75–80.

https://doi.org/10.1093/aesa/30.1.75

Magsig-Castillo J., Morse J.G., Walker G.P. et al. Phoretic dispersal of armored scale crawlers (Hemiptera: Diaspididae) // J. Econ. Entomol. 2010. V. 103. P. 1172–1179. https://doi.org/10.1603/EC10030

Martins-Mansani M., Faita M.R., Orth A.I. et al. Production of honeydew by scale insects associated with bracatinga (Mimosa scabrella Benth) in Serra Catarinense, Southern Brazil // Rev. Bras. Entomol. 2021. V. 65. e20200072. https://doi.org/10.1590/1806-9665-RBENT-2020-0072

McClure M.S. Role of wind, birds, deer, and humans in the dispersal of hemlock woolly adelgid (Homoptera: Adelgidae) // Environ. Entomol. 1990. V. 19. P. 36–43. https://doi.org/10.1093/ee/19.1.36

Morrison H. Descriptions of new genera and species belonging to the coccid family Margarodidae // Proc. Biol. Soc. Wash. 1927. V. 40. P. 99–109.

Morrison H. A classification of the higher groups and genera of the coccid family Margarodidae // USDA Tech. Bull. 1928. V. 52. P. 1–239.

Morrison H. Some neotropical scale insects associated with ants (Hemiptera-Coccidae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1929. V. 22. P. 33–60.

https://doi.org/10.1093/aesa/22.1.33

O'Connor J. The plumage of basal birds // The Evolution of Feathers: from Their Origin to the Present / Eds Foth C., Rauhut O. Cham: Springer, 2020. P. 147–172. https://doi.org/10.1007/978-3-030-27223-4 9

Perkovsky E., Wegierek P. Aphid—Buchnera—Ant symbiosis; or why are aphids rare in the tropics and very rare further south? // Earth Environ. Sci. Trans. R. Soc. Edinb. 2018. V. 107. P. 297–310.

https://doi.org/10.1017/S1755691017000147

Poinar G.O. Jr. Fossil evidence of scale phoresy on spiders // Beitr. Araneol. 2004. V. 3. P. 1878–1880.

Poinar G.O. Jr., Chambers K.L., Vega F.E. Tropidogyne euthystyla sp. nov., a new small-flowered addition to the genus from mid-Cretaceous Myanmar amber // J. Bot. Res. Inst. Texas. 2021. V. 15. P. 113–119.

https://doi.org/10.17348/jbrit.v15.i1.1053

Poinar G.O. Jr., Iwaniec U.T., Chambers K.L., Vega F.E. Valviloculus pleristaminis gen. et sp. nov., a Lauralean fossil flower with valvate anthers from mid-Cretaceous Myanmar amber // J. Bot. Res. Inst. Texas. 2020. V. 14. P. 359–366. https://doi.org/10.17348/jbrit.v14.i2.1014

Poinar G.O. Jr., Lambert J.B., Wu Y. Araucarian source of fossiliferous Burmese amber: spectroscopic and anatomical evidence // J. Bot. Res. Inst. Texas. 2007. V. 1. P. 449–455.

Reichholf H., Reichholf J. "Honigtau" der Bracaatinga-Schildlaus als Winternahrung von Kolibris (Trochilida) in Süd-Brasilien // Bonn. Zool. Beitr. 1973. Bd 24. S. 7–14.

Reynolds D.R., Reynolds A.M., Chapman J.W. Non-volant modes of migration in terrestrial arthropods // Anim. Migr. 2015. V. 2. P. 8–28.

https://doi.org/10.2478/ami-2014-0002

Roberts P., Seabrook W.A. A relationship between black rats (Rattus rattus), Seychelles fruit bats (Pteropus seychellensis aldabrensis) and the coccoid (Icerya seychellarum) (Insecta, Homoptera) on Aldabra Atoll, Seychelles // J. Zool. 1989. V. 218. P. 332–334.

https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1989.tb02543.x

Russo N.J., Cheah C.A.J., Tingley M.W. Experimental evidence for branch-to-bird transfer as a mechanism for avian dispersal of the hemlock woolly adelgid (Hemiptera: Adelgidae) // Environ. Entomol. 2016. V. 45. P. 1107—1114. https://doi.org/10.1093/ee/nvw083

Shemesh A.O. 'He said that the manna is that called taranjebin': Ibn Ezra against Hiwi al-Balkhi's interpretation of the biblical story of the manna // HTS Theol. Stud. 2021. V. 77. \mathbb{N} 4. P. 1–8.

https://doi.org/10.4102/hts.v77i4.6342

Shi G., Grimaldi D.A., Harlow G.E. et al. Age constraint on Burmese amber based on U–Pb dating of zircons // Cret. Res. 2012. V. 37. P. 155–163.

https://doi.org/10.1016/j.cretres.2012.03.014

Smith A.P. Diet and feeding strategies of the marsupial sugar glider in temperate Australia // J. Anim. Ecol. 1982. V. 51. P. 149–166.

https://doi.org/10.2307/4316

Stephens G.R., Aylor D.E. Aerial dispersal of red pine scale, Matsucoccus resinosae (Homoptera: Margarodidae) // En-

viron. Entomol. 1978. V. 7. P. 556–563. https://doi.org/10.1093/ee/7.4.556

Taylor R.M., Foster W.A. Spider nectarivory // Amer. Entomol. 1996. V. 42. P. 82–86. https://doi.org/10.1093/ae/42.2.82

Teixeira F.D., Azevedo F.C.C. de. Honeydew foraging by birds in an Atlantic Forest fragment of Minas Gerais State, Brazil // Biota Neotrop. 2013. V. 13. P. 391–394. https://doi.org/10.1590/S1676-06032013000400035

Towns D.R. Interactions between geckos, honeydew scale insects and host plants revealed on islands in northern New Zealand, following eradication of introduced rats and rabbits // Turning the Tide: The Eradication of Invasive Species. Proc. Intern. Conf. on eradication of island invasives / Eds Veitch C.R., Clout M.N. Gland—Cambridge: IUCN, 2002, P. 329—335.

Vea I.M., Grimaldi D.A. Diverse new scale insects (Hemiptera: Coccoidea) in amber from the Cretaceous and Eocene with a phylogenetic framework for fossil Coccoidea // Amer. Mus. Novit. 2015. № 3823. P. 1–15. https://doi.org/10.1206/3823.1

Wang S., Shi C., Cai H.H. et al. Cretaceous fire-resistant angiosperms. Preprint // Res. Sq. 2021. https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-494355/v1

Washburn J.O., Frankie G.W. Dispersal of a scale insect, Pulvinariella mesembryanthemi (Homoptera: Coccoidea) on iceplant in California // Environ. Entomol. 1981. V. 10. P. 724—727.

https://doi.org/10.1093/ee/10.5.724

Washburn J.O., Washburn L. Active aerial dispersal of minute wingless arthropods: exploitation of boundary-layer velocity gradients // Science. 1984. V. 223. P. 1088–1089. https://doi.org/10.1126/science.223.4640.1088

Xing L., Cockx P., McKellar R.C. Disassociated feathers in Burmese amber shed new light on mid-Cretaceous dinosaurs and avifauna // Gondwana Res. 2020. V. 82. P. 241–253

https://doi.org/10.1016/j.gr.2019.12.017

Yu T., Kelly R., Mu L. et al. An ammonite trapped in Burmese amber // PNAS. 2019. V. 116. P. 11345—11350. https://doi.org/10.1073/pnas.1821292116

Zahradník J. Scale insects – Coccinea // Klíč zvířeny ČSR. 1959. V. 3. P. 527–552. [In Czech].

Crawlers of the Scale Insect *Mesophthirus* (Homoptera Xylococcidae) on Feathers in Burmese Amber—Wind Transport or Phoresy on Dinosaurs?

D. E. Shcherbakov

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

Mesophthirus engeli (Mesophthiridae incerti ordinis), described as a feather-feeding parasite of dinosaurs, has recently been reinterpreted as the early instar larva of a primitive scale insect. Mesophthirus has no specific similarities to chewing lice, although the life on feathers should have modify the parasites in a similar way. Based on re-examination of photographs of the type specimens of M. engeli, the subfamily Mesophthirinae stat. nov. is assigned to the archaic extant family Xylococcidae s.l. (recorded since Hauterivian), next to the extant subfamilies Xylococcinae and Stigmacoccinae. Xylococcid honeydew is an important food resource for birds and other arboreal vertebrates. Like their modern relatives, Mesophthirinae lived under the bark of trees and produced copious honeydew. Early birds and their precursors, small feathered dinosaurs, may well have fed on honeydew and the mesophthirines themselves. Scale crawlers are adapted to the wind transport and phoresy on insects and vertebrates, so finding Mesophthirus on feathers is not suprising.

Keywords: Sternorrhyncha, Coccomorpha, crawlers, piercing-sucking mouthparts, stylets, chaetotaxy, phytophagy, Psocoptera, Mallophaga, booklice, chewing lice, parasitism, birds, trees, honeydew

ЕВГЕНИЯ КОНСТАНТИНОВНА СЫЧЕВСКАЯ (1936-2021)

DOI: 10.31857/S0031031X22030102



Отечественная наука понесла тяжелую утрату: 9 ноября 2021 г. скоропостижно скончалась Евгения Константиновна Сычевская, доктор биологических наук, один из ведущих мировых специалистов по ископаемым пресноводным рыбам и один из старейших и горячо любимых сотрудников Палеонтологического института. Она родилась в Киеве в семье офицера Красной Армии, репрессированного перед войной и умершего в лагере (позже он был реабилитирован). Мать работала инструктором в ДСО "Локомотив". Первые годы своего военного детства Евгения Константиновна провела в оккупации.

Научную работу в ПИНе Евгения Константиновна начала в 1959 г. после окончания биологопочвенного факультета МГУ (кафедра ихтиологии). В 1973 г. под руководством своего университетского учителя проф. В.Д. Лебедева защитила кандидатскую диссертацию по щуковидным рыбам кайнозоя СССР и Монголии, а в 1991 г. – диссертацию доктора биологических наук по истории пресноводной ихтиофауны кайнозоя Северной Евразии. Эта тема стала одним из главных направлений ее исследований, результаты которых, обобщенные в серии важнейших монографий, включая работы "Пресноводная палеогеновая ихтиофауна СССР и Монголии" (1986), "Пресноводная ихтиофауна неогена Монголии" (1989) и ряд других, пролили новый свет на состав и зоогеографическую эволюцию кайнозойских рыбных сообществ северного полушария.

Одна из наиболее ярких страниц в этих исследованиях относится к прояснению вопроса о характере палеогеновой ихтиофауны Северной Азии. Прежде о ней не было известно почти ничего, и представления о ее особенностях в основном опирались на данные о позднейших биотических событиях, связанных с обособлением палеарктической и неарктической областей суши. И лишь работы Евгении Константиновны впервые прояснили состав и время существования этого сообщества. Они показали, что, в отличие от последующих эпох, основу дифференциации бореальных пресноводных ихтиофаун в палеоцен-эоцене составляли Амфиатлантическая и Амфипацифическая зоогеографические области. Причем биота второй (включавшей в себя Северную Азию) до сих пор сохраняет следы в составе современной ихтиофауны Северной Америки.

Евгения Константиновна также впервые установила, что переход к неогеновой картине дифференциации рыбных сообществ начался в Евразии в раннем олигоцене и был связан с экспансией на запад новых азиатских доминантов. Кроме того, она показала, что состав неогеновых рыб Алтая, Восточного Казахстана и Западной Монголии говорит о существовании в это время единой Внутриазиатской зоогеографической области, переходной между бореальной Евросибирской и Сино-индийской областями. И что современная Амурская переходная область является реликтом этого ареала.

Предметом особенно детальных многолетних исследований Евгении Константиновны в пределах Внутренней Азии стал западномонгольский регион, ныне населенный бедной ихтиофачной, отнесенной Л.С. Бергом к Нагорноазиатской подобласти. Здесь была вскрыта ранее неизвестная предыстория этого сообщества, а именно, его исходная близость к Евросибирской неогеновой ихтиофауне, и последующее поэталное обеднение — сначала за счет теплолюбивых, а затем и вообще равнинных элементов, достигшее кульминации уже в плейстоцене.

Эти открытия составляют лишь часть того бесценного вклада в познание жизни прошлого, который оставила в нашей науке Е.К. Сычевская. Среди ее работ, посвященных эволюции лучеперых рыб, особо выделяется исследование по глобальной истории развития шуковидных, до сих пор не имеющее аналогов. Были также впервые параллельно изучены эндемичные пресноводные

ихтиофауны из нижнего триаса Тунгусского бассейна и верхнего триаса Ферганской впадины, для которых выявилась неожиданно высокая степень сходства группового состава. Другими объектами исследования среди триасовых ихтиофаун стали ассоциации рыб из раннеоленекских отложений Северной Сибири и позднего триаса Южной Африки. Евгенией Константиновной был далее опубликован наиболее содержательный на сегодня анализ теории фаунистических комплексов Г.В. Никольского с оценкой возможностей ее применения. Было, кроме того, начато изучение состава и зоогеографических особенностей мезозойских ихтиофаун Монголии, но целиком завершить его уже не удалось.

Еще одной областью исследований Евгении Константиновны стал анализ комплексов пресноводных и морских рыб из палеоген—неогена Северного Перитетиса, послуживший ей основой для выводов о режиме и биотических связях локальных бассейнов, населявшихся данными сообществами. Эти результаты стали важной составной частью в ряде коллективных монографических сводок с ее участием. В последние годы Е.К. Сычевская уделила также много внимания изучению и описанию ранее неизвестных таксонов морских рыб из кайнозоя Кавказа и Туркмении.

С самого начала работы в Палеонтологическом ин-те и до последних дней жизни Евгения Константиновна была также постоянно востребована в еще одной сфере исследований, связанной с изучением остатков рыб из археологических памятников — от собранных в культурных слоях средневековых городов до материала из пещерных палеолитических стоянок. Оценка систематического и возрастного состава этих выборок позволяли ей делать содержательные выводы об условиях и орудиях лова, а иногда даже о социальной принадлежности потребителей. Итоги этих исследований нашли отражения во многих ее публикациях — личных и коллективных.

Бесценные научные результаты, которые оставила нам Е.К. Сычевская, опирались прежде всего на плоды ее собственных полевых изысканий. Огромный массив ископаемых остатков, собранных ею, нередко при самых неблагоприятных организационных условиях (а иногда и вообще без всякой поддержки), может показаться немыслимым для усилий одного человека. Этот итог стал возможным лишь благодаря трудолюбию, самоотверженности и несгибаемому упорству Евгении Константиновны при достижении поставленной научной цели; причем полевые исследования она считала одной из своих важнейших задач. В их проведении особенно ярко проявлялся ее талант организатора и наставника молодых коллег.

За годы работы в Палеонтологическом ин-те Евгения Константиновна провела более 40 экспедиций, причем почти во всех полевых отрядах она была их организатором и руководителем; кроме

того, в 1993 г. она возглавляла всю отечественную часть Российско-Монгольской палеонтологической экспедиции. География ее экспедиционных исследований очень обширна, она включает в себя Сибирь, Дальний Восток, Алтай, Туву, Казахстан, Кавказ, Среднюю Азию и Карпаты. Отдельно в этом ряду следует назвать Монголию, которую она очень любила, где провела множество полевых сезонов, начиная с 1971 г., и оставила о себе благодарную память среди местных коллег.

К особым заслугам Евгении Константиновны надо отнести воспитание ею целого ряда талантливых учеников—палеоихтиологов, включающих сегодняшних докторов наук и успешно работающих в научных учреждениях Москвы, С.-Петербурга и Саратова. Нельзя также пройти мимо ее выдающегося вклада в разработку и создание музейных экспозиций, связанных с древними рыбами. Это относится не только к Палеонтологическому музею Академии наук, но и в еще большей степени — к музею Казанского Кремля, где Е.К. Сычевской практически в одиночку был создан целый экспозиционный зал, посвященный рыбам и их эволюции.

Евгения Константиновна широко известна не только как ученый, но и как яркий творческий человек. На протяжении долгих лет и до последнего времени она занималась авторской песней и руководила хором биологического факультета МГУ; ее узнаваемый голос останется в памяти не только у выпускников биофака, но и у многих других, кому довелось его слышать. Она участвовала во многих факультетских агитпоходах, увлеченно рисовала и писала стихи, всецело проявляя свои яркие дарования. Евгения Константиновна была примером для подражания для нескольких поколений отечественных палеонтологов, душой и опорой коллектива, прирожденным лидером, способным увлечь и повести за собой как в полевых экспедициях, так и в лабораторной работе. Она до последнего была предана делу своей жизни, но искренне любила не только свои объекты изучения, но и всех нас — коллег и друзей, о которых никогда не переставала заботиться. Она не могла пройти мимо чужой беды и всегда старалась помочь — даже людям, мало ей знакомым. И всегда с благодарностью вспоминала своих учителей — профессоров Г.В. Никольского и В.Д. Лебедева в университете и первого наставника в полевой геологии Е.В. Девяткина.

Нам будет очень не хватать привычной для нас поддержки от Евгении Константиновны, ее жизненной уверенности и высочайшего профессионализма. Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН и вся отечественная наука понесли невосполнимую утрату. С безвременным уходом Е.К. Сычевской мы осиротели, но благодарная память о ней навсегда останется в наших сердцах.

Сотрудники Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН