СОДЕРЖАНИЕ

Номер 3, 2020

Железобактерии Gallionella (?) в архее Индии	
М. М. Астафьева	5
Представители рода Anmarginulina (Lagenida, Foraminifera) из позднего плинсбаха (ранняя юра) Арктики	
Б. Л. Никитенко	11
Раннемеловые устрицы Мангышлака: таксономический состав, стратиграфическое и палеобиогеографическое распространение	
И. Н. Косенко, Е. К. Метелкин	20
Новые данные о байос-батских Parkinsoniidae (Ammonoidea, Perisphinctoidea)	
В. В. Митта, Ю. А. Бакарюкина	32
Новые виды рода Filites Počta in Barrande (мшанки) из эмского яруса нижнего девона Салаира	
О. П. Мезенцева, Ю. В. Удодов	43
Новые ринхонеллиды и атрипиды (Brachiopoda) из нижнедевонских отложений северо-востока Евразии	
В. В. Баранов	52
Новый вид мисхоптеридовых рода Aspidothorax Brongniart, 1893 (Insecta: Mischopterida = Megasecoptera: Aspidothoracidae) из средней перми Пермского края, Россия	
Н. Д. Синиченкова, Г. Ю. Пономарева, Д. С. Аристов	61
Новые таксоны жуков малашек (Coleoptera, Malachiidae) из балтийского янтаря	
С. Э. Чернышев	67
Новый вид конодонтов Scythogondolella dolosa sp. nov. из зоны Anasibirites nevolini (нижний триас) Южного Приморья	
Л. Г. Бондаренко, А. М. Попов	76
Новый вид Leptoropha (Kotlassiidae, Seymouriamorpha) из верхнеуржумских отложений Европейской России	
В. В. Буланов	80
Самый молодой триасовый комплекс наземных позвоночных в России: состав и датировка	
В. П. Твердохлебов, А. Г. Сенников, И. В. Новиков, Н. В. Ильина	87
Первая находка базилозаврид (Mammalia, Cetacea) в верхнеэоценовых отложениях Прибалтики (Калининградская область)	
Э. В. Мычко, К. К. Тарасенко	103

Вопросы номенклатуры

Palmatolepis subperlobata tatarica nom. nov. — новое подвидовое название для фаменского (верхний девон) подвида Palmatolepis subperlobata helmsi Ovnatanova, 1976 (Conodonta)

Н. С. Овнатанова, Ю. А. Гатовский

Riabininohadros — новый род для птицетазового динозавра Orthomerus weberae (Ornithopoda, Iguanodontia) из позднего мела Крыма

А. В. Лопатин, А. О. Аверьянов	112
* * *	
Юрий Михайлович Губин (1950–2018)	115
Максим Георгиевич Миних (1942–2019)	117

Contents

No. 3, 2020

Iron Bacteria Gallionella (?) in Indian Archean	
M. M. Astafieva	5
Species of the Genus Anmarginulina (Lagenida, Foraminifera) from the Late Pliensbachian (Early Jurassic) of Arctic	
B. L. Nikitenko	11
Early Cretaceous Oysters from Mangyshlak: Taxonomic Composition, Stratigraphic and Palaeobiogeographic Distribution	
I. N. Kosenko, E. K. Metelkin	20
New Data on the Bajocian–Bathonian Parkinsoniidae (Ammonoidea, Perisphinctoidea)	
V. V. Mitta, Ju. A. Bakaryukina	32
New Species of the Genus <i>Filites</i> Počta in Barrande (Bryozoa) of the Emsian Stage of the Lower Devonian of Salair	
O. P. Mesentseva, Yu. V. Udodov	43
New Rhynchonellids and Atrypids (Brachiopoda) from the Lower Devonian Beds of Northeast Eurasia	
V. V. Baranov	52
A New Megasecopteran Species of the Genus <i>Aspidothorax</i> Brongniart, 1893 (Insecta: Mischopterida = Megasecoptera: Aspidothoracidae) from the Middle Permian of Perm Region, Russia	
N. D. Sinitshenkova, G. Y. Ponomareva, D. S. Aristov	61
New Taxa of Soft-Winged Flower Beetles (Coleoptera, Malachiidae) in Baltic Amber	
S. E. Tshernyshev	67
New Species <i>Scythogondolella dolosa</i> sp. nov. from Anasibirites Nevolini Zone (Lower Triassic) of Southern Primorye	
L. G. Bondarenko, A. M. Popov	76
A New Species of the Genus <i>Leptoropha</i> (Kotlassiidae, Seymouriamorpha) from the Upper Urzhumian of European Russia	
V. V. Bulanov	80
The Youngest Triassic Land Vertebrate Assemblage of Russia: Composition and Dating	
V. P. Tverdokhlebov, A. G. Sennikov, I. V. Novikov, N. V. Ilyina	87
The First Finding of Basilosauridae (Mammalia: Cetacea) in the Upper Eocene of Baltic States (Russia, Kaliningrad Region)	
E. V. Mychko, K. K. Tarasenko	103

Questions of Nomenclature

Palmatolepis subperlobata tatarica nom. nov.—a New Subspecies Name for the Famennian (Upper Devonian) Subspecies *Palmatolepis subperlobata helmsi* Ovnatanova, 1976 (Conodonta)

N. S. Ovnatanova, Yu. A. Gatovsky

	Riabininohadros, a New Gen	us for the Ornithischian	Dinosaur Orthomerus weberae
(Ornithopoda, Iguanodontia) from the Late Cretace	ous of Crimea

A. V. Lopatin, A. O. Averianov	112
* * *	
Yuriy Mikhailovich Gubin (1950–2018)	115
Maxim Georgiyevich Minikh (1942–2019)	117

УДК 56.01;551.72

ЖЕЛЕЗОБАКТЕРИИ GALLIONELLA (?) В АРХЕЕ ИНДИИ

© 2020 г. М. М. Астафьева*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия *e-mail: astafieva@paleo.ru Поступила в редакцию 17.06.2019 г. После доработки 12.07.2019 г. Принята к публикации 12.07.2019 г.

Фоссилизированные волокна, похожие на волокна стебельков у современных Gallionella ferruginea Ehrenberg, 1838, впервые обнаружены в архейских полосчатых марганцевых кварцитах зеленокаменного пояса Читрадурга (2.8 млрд лет, Южная Индия). Делается вывод, что скопления и переплетения волокон стебельков следует рассматривать как косвенное доказательство бактериального присутствия и биогенного минералообразования, но не как собственно мкроорганизмы.

Ключевые слова: архей, полосчатые марганцевые кварциты, железистые кварциты, бактерии, микроорганизмы, стебельки, волокна, Gallionella ferruginea, минералообразование, осаждение железа и марганца

DOI: 10.31857/S0031031X20030022

введение

Роль бактерий в породообразовании широко обсуждается, но до сих пор остается дискуссионной. Роль биоты в образовании железистых кварцитов также неясна.

Настоящая статья посвящена обнаруженным в маркирующем горизонте полосчатых марганцевых кварцитов (2.8 млрд лет, Южная Индия, зеленокаменный пояс Читрадурга, субгруппа Дудгуни, средняя часть разреза кварцевых конгломератов) интересным образованиям, имеющим, по нашему мнению, биогенное происхождение. Образцы (IND-90 7/26) были отобраны в карьере и любезно переданы нам А.Б. Вревским (ИГГД РАН).

Бактериально-палеонтологические исследования пород проводили с помощью сканирующего электронного микроскопа Zeiss EVO 50 ("Carl Zeiss", Германия) с рентгеновским микроанализатором Inca Oxford 350 ("Oxford Instruments", Великобритания) при напряжении 20 кВ с применением EDX (энергодисперсионного рентгеновского микроанализа). Исследовались свежие сколы породы. Поверхность изучаемых образцов напыляли золотом.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характерной особенностью исследуемых пород явилось обилие многочисленных тонких переплетающихся нитей-волокон. Диаметр волокон намного меньше 0.1 мкм. Длина может существенно превышать 40 мкм. Иногда создается впечатление, что на концах волокон присутствуют небольшие (≪0.1 мкм) округлые образования (табл. І, фиг. 1, белые стрелки). О характере поверхности волокон из-за их мелкого размера судить трудно, но, по всей видимости, она отмечена небольшими узелками-гранулами. Волокна плавно изгибаются, переплетаются. Часто волокна, сплетаясь между собой, образуют своеобразные покровы или пленки, скорее всего, биопленки. Мощность пленок может достигать 1 мкм и даже больше (это при толщине волокон ≪0.1 мкм). Волокна в пленках спрессованы. так что пленки достаточно плотные. Слагают они целые фрагменты образца (табл. І, фиг. 1). Частично образец наполнен хаотично расположенными переплетениями волокон, создавая впечатление, что вся порода буквально пронизана такими нитями. В некоторых случаях (табл. I, фиг. 2) (правый верхний и левый нижний углы снимка) нити могут быть спрессованы настолько сильно, что создается некое подобие породы, состоящей из многочисленных плотно уложенных нитей. Мощность таких образований может превышать 10 мкм.

Подобные нити-волокна в архее обнаружены прежде не были. Поскольку переплетениями подобных нитей сложены целые фрагменты породы, говорить о контаминации не приходится. Все нити захоронены *in situ*. Химический элементный анализ показал, что нити-волокна содержат повышенное количество железа и марганца по сравнению с фоном. Таким образом, видно, что переплетения волокон способствуют накоплению металлов – железа и марганца.



Среди нитей иногда отмечаются удлиненноовальные или бобовидные отверстия размером от 2.0–2.5 до 0.75–1.0 мкм, по всей видимости, оставленные микроорганизмами (табл. І, фиг. 1). Изредка встречаются небольшие скопления округло-овальных, скорее всего, бобовидных форм, размер которых соответствует размеру отверстий, о которых шла речь выше (табл. І, фиг. 2). Вероятно, это фоссилизированные остатки бактерий. Интересно, что в химическом составе бобовидных форм доминирует железо, а в составе спрессованных нитей – марганец (табл. І, фиг. 2, табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

От предположения, что волокна могут быть фоссилизированными остатками актиномицет, мы отказались. Мысль о минеральной природе этих образований также была отвергнута. Это подтвердили следы предполагаемых бактерий, находки округло-овальных или бобовидных, по всей видимости, биогенных форм, а также небольшие округлые образования на концах нитей.

Тонкие нити, обнаруженные нами, удивительно схожи с изображениями волокон, из которых состоят стебельки (так называют перекрученные пучки волокон, диаметр волокон около 2 нм – Ankrah, Søgaard, 2009) Gallionella ferruginea (Vatter, Wolfe, 1956, фиг. 1–14; Ridgway et al., 1981, фиг. 2; Lütters-Czekalla, 1990, фиг. 3; Hallberg, Ferris, 2004, фиг. 1; Suzuki et al., 2011, фиг. 1–4; 2012, фиг. 1) (рис. 1). Gallionella ferruginea – это бактерии бобовидной формы, процветающие в железистых водах. Зачастую они образуют смесь железистых осадков и стебельков, что вызывает дополнительные затруднения при поиске самих клеток (Hallbeck, Pedersen, 1990).

Клетки Gallionella ferruginea очень хрупкие, поэтому в естественных условиях сохраняются крайне редко. В большинстве случаев наблюдаются стебельки, лишенные клеток. Отделение клеток от стебельков наиболее четко выражено в старых колониях (Vatter, Wolfe, 1956). Довольно часто исследования, посвященные минерализации под воздействием Gallionella, проводятся ис-

Таблица 1. Элементный химический состав (в атомных %) фрагмента образца, изображенного на табл. I, фиг. 2: спектры 1, 2 – бобовидно-овальных образований, предположительно бактерий; спектры 3, 4 – сильно спрессованных волокон. Изображение на электронном микроскопе Zeiss № 8511 от 11 мая 2018 г.

-		-						
Спектр	С	Mg	Al	Si	K	Mn	Fe	0
1	16.3		0.7	1.9		4.3	17.6	59.2
2	9.8			2.2		9.0	23.0	56.0
3	8.8			3.1	0.4	23.3	8.5	55.9
4	23.3	1.1			0.7	13.0	0.6	61.5

Все результаты в атомных %.

ключительно на стебельках, поскольку обнаружить саму клетку Gallionella в естественных условиях очень трудно. Мало того, разделение на виды G. ferruginea и G. filamenta проводилось по числу волокон в стебельке: G. ferruginea может иметь >40 волокон, a G. filamenta – от 3 до 8 волокон (Hallberg, Ferris, 2004).

Gallionella относятся к железобактериям, которые осаждают растворенное железо из водных растворов. Присутствие закисного железа (Fe²⁺) стимулирует рост этих микроорганизмов. Однако бактерии встречаются с серьезной проблемой. Закисное железо является донором электронов, но если окисное железо (Fe³⁺) будет осаждаться на самих стенках клетки, оно станет препятствием для транспортировки метаболического материала через мембрану клетки. Существует два способа решения этой проблемы. По первому пути пошли Leptothrix. Эти бактерии продуцируют вокруг клеток слой экзополисахаридной слизи гликокаликс. Железо осаждается на слое слизи, оставляя стенку клетки свободной от осадков. По другому пути пошли Gallionella. Они продуцируют внеклеточный материал в виде спирально закрученного стебелька. Минерализация начинается внутри волокон стебелька и контролируется не только органической природой стебелька, но и неорганическими процессами (Hallberg, Ferris, 2004). Интересно, что естественное (природное) органическое вещество менее подвержено разру-

Объяснение к таблице І

Все изображенные экземпляры происходят из маркирующего горизонта полосчатых марганцевых кварцитов в аренитах, в средней части разреза кварцевых конгломератов, зеленокаменного пояса Читрадурга, субгруппы Дудгуни, Южной Индии. Образец 7/26 отобран в карьере. Возраст 2.8 млрд лет.

Фиг. 1. Тонкие переплетающиеся нити, образующие плотный покров. В центре снимка и в правой нижней его части видны отверстия, оставленные, по-видимому, микроорганизмами. Белыми стрелками указаны небольшие (≪0.1 мкм) округлые образования на концах волокон. Изображение на электронном микроскопе Zeiss № 8503 от 11 мая 2018 г. Фиг. 2. В центре снимка скопление округло-овальных форм (2.5–2.0 × 1.5–1.0 мкм). В левом верхнем углу – перепле-

Фиг. 2. В центре снимка скопление округло-овальных форм (2.5–2.0 × 1.5–1.0 мкм). В левом верхнем углу – переплетение многочисленных нитей-волокон, расположенных довольно хаотично. Создается впечатление, что на снимке ближе к центральной его части волокна оплетают некие более мелкие (1.0 × 0.5 мкм) округло-овальные формы. В правом верхнем и левом нижнем углах – сильно спрессованные нити-волокна. Цифрами обозначены места проведения химических анализов. Изображение на электронном микроскопе Zeiss № 8511 от 11 мая 2018 г.



Рис. 1. Стебелек Gallionella ferruginea, сложенный примерно 20 волокнами. По всей видимости, это более молодой сегмент стебелька, приближенный к месту его роста, где отложения железа рассеяны (редки). (Hallberg, Ferris, 2004, фиг. 1. Снимок опубликован с любезного разрешения авторов – Р. Халлберга и Г. Феррис).

шению, если оно адсорбирует окислы и гидроокислы железа, особенно слабо кристаллизованный материал, такой как ферригидрит (Chan et al., 2009). Значит, минерализованные, или фоссилизированные, волокна и стебельки Gallionella имеют хорошую сохранность, и наша находка не должна вызывать удивления.

В начале прошлого века именно перекрученные (витые) пучки волокон гидроксида окисного железа (Fe³⁺) описывались как живые организмы рода Gallionella. Позднее было показано, что в действительности эти перекрученные пучки волокон являются фрагментами инертных стебельков, выделяемых бобовидными клетками. Каждый стебелек может содержать примерно до 80 тонких волокон. При больших увеличениях (>×62000) можно наблюдать сегментарное строение волокон (Vatter, Wolfe, 1956, фиг. 3–5).

Изучение поперечного сечения клетки Gallionella ferruginea показало, что волокна стебельков (и, соответственно, сами стебельки) происходят из вогнутой части клеточной стенки с низкой электронной плотностью (напоминаю – клетка имеет бобовидную форму) (Lütters-Czekalla, 1990, фиг. 3). Волокна чрезвычайно тонки в области их выхода из клетки, но на расстоянии около 500 нм утолщаются и продолжают рост уже с более-менее постоянной толщиной. Отчетливо линейная структура волокон предполагает, что внеклеточный полимерный материал, слагающий волокна, имеет достаточную вязкость, чтобы противостоять диффузии в окружающий раствор. Средняя длина стебелька клетки при количестве клеток менее $6 \times 10^5 \text{ мл}^{-1}$ около 3 мкм. При увеличении количества клеток выше $6 \times 10^5 \text{ мл}^{-1}$ длина стебельков возрастает от 3 до 34 мкм. Максимальная длина стебельков достигает 60 мкм. Таким образом, длина стебельков возрастает с увеличением концентрации клеток в растворе. Длина нитей в наших образцах, как указывалось, существенно превышает 40 мкм (Hallbeck, Pedersen, 1990). Соответственно, логично предположить, что колония Gallionella ferruginea, которая могла бы оставить после себя многочисленные переплетающиеся фоссилизированные волокна, должна была быть достаточно крупной, с высокой плотностью бактерий.

Длина стебелька зависит и от pH раствора. При pH около 6 она составляет 4–2 мкм, увеличиваясь до 33 мкм при pH выше 6. Благоприятные значения pH для Gallionella находятся в диапазоне 6–7.6. В восстановительных условиях стебелек может и отсутствовать (Hallbeck, Pedersen, 1990; Ankrah, Søgaard, 2009). Соответственно, условия образования исследуемых пород не могли быть резко окислительными или резко восстановительными; т.к. длина многочисленных исследуемых волокон \geq 40 мкм, то pH среды их обитания должна превышать 6.

Оптимальная температура роста бактерий около 20°С. Однако Gallionella прекрасно себя чувствуют и при 5–10°С. Следует отметить, что при более высоких температурах увеличивается ско-

8

рость образования стебельков. Формирование "колоний", а точнее скоплений стебельков, начинается при 12°C, заканчивается при 30°C, максимально при 25°C (Hallbeck, Pedersen1990). Поскольку в исследуемых породах мы имеем колоссальные скопления стебельков, то говорить о высоких температурах в то время не представляется возможным. Следуя методу аналогии, температура в бассейне обитания должна быть порядка $20-25^{\circ}$ C.

Биологическое окисление двухвалентных ионов Mn(II) и Fe(II) может осуществляться железоокисляющими и марганец окисляющими бактериями, и осаждать их в окисленной форме Fe(III) и Mn(IV). Некоторые группы бактерий, обычно относимых к железоокисляющим бактериям, такие как стебельковые Gallionella, покрытые чехлом Leptothrix и одноклеточные Siderocapsa, способны окислять не только железо, но также и марганец (Qin et al., 2009; Piazza et al., 2019). Однако ряд авторов, признавая за покрытыми чехлом Leptothrix и одноклеточными Siderocapsa способность окислять как марганец, так и железо, отрицают такую способность у стебельковых бактерий (Katsoyiannis, Zouboulis, 2004; Pacini et al., 2005). Другие же авторы, не сомневаясь в способности Gallionella ferruginea окислять марганец, пишут о них просто – Fe/Mn окисляющие бактерии (Suzuki et al., 2011). Результаты наших исследований также подтверждают возможность окисления галлионеллами не только железа, но и марганца.

Бактерии, окисляющие и железо и марганец, часто используются при очищении воды. Одно из таких исследований (Li et al., 2016) показало, что наибольший окислительный эффект достигается не при использовании бактериальных культур в чистом виде, а при смеси различных штаммов. Оптимальная температура роста культур около 20°С. Значит следует ожидать, что в исследуемых породах будут еще обнаружены представители других минерализованных микроорганизмов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обнаруженные нами в архейских полосчатых марганцевых кварцитах зеленокаменного пояса Читрадурга (2.8 млрд лет, Ю. Индия) тончайшие переплетающиеся волокна, которые образуют настоящие покровы или, можно сказать, войлок, по всей видимости, представляют собой минерализованные стебельки железобактерии Gallionella. Жили эти бактерии, скорее всего, в крупных скоплениях. Температура в бассейне обитания этих бактерий, вероятно, должна была быть порядка 20–25°С, рН 6–7.6. Минерализация происходила по стебелькам Gallionella. Стебельки, по всей видимости, играли роль гликокаликса – внеклеточного полисахаридного вещества у других бактерий. Поэтому мы делаем вывод, что скопления и переплетения волокон стебельков следует рассматривать как опосредованное доказательство бактериального присутствия и биогенного минералообразования, но не как собственно микроорганизмы.

Автор признателен А.Ю. Розанову, Е.А. Жегалло, О.С. Самылиной, Г.Т. Ушатинской и всем, кто помогал в проведении этой работы и участвовал в обсуждении ее результатов. Особая благодарность – А.Б. Вревскому, передавшему образцы пород для изучения, и Л.В. Зайцевой за помощь при работе на электронном микроскопе Zeiss EVO 50.

Работа выполнена по Программе Президиума РАН № 17 "Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов" (подпрограмма I "Развитие жизненных и биосферных процессов"), поддержана грантом РФФИ № 20-04-00043 и Министерством высшего образования и науки РФ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ankrah D.A., Søgaard E.G. A review of biological iron removal // Thirteenth International Water Technology Conference, IWTC 13 2009. Hurghada, Egypt. P. 999–1005.

Chan C.S., Fakra S.C., Edwards D.C. et al. Iron oxyhydroxide mineralization on microbial extracellular polysaccharides // Geochim. Cosmochim. Acta. 2009. V. 73. P. 3807– 3818.

Hallberg R., Ferris F.G. Biomineralization by Gallionella // Geomicrobiol. J. 2004. V. 21. P. 325–330.

Hallbeck L., Pedersen K. Culture parameters regulating stalk formation and growth rate of Gallionella ferruginea // J. General Microbiology. 1990. V. 136. P. 1675–1680.

Katsoyiannis I.A., Zouboulis A.I. Biological treatment of Mn(II) and Fe(II) containing groundwater: kinetic considerations and product characterization // Water Research. 2004. V. 38. P. 1922–1932.

Li Ch., Wang Sh., Du X. et al. Immobilization of iron- and manganese-oxidizing bacteria with a diofilm-forming bacterium for the effective removal of iron and manganese from groundwater // Bioresource technol. 2016. V. 220. P. 76–84.

Lütters-Czekalla S. Lithoautotrophic growth of the iron bacterium Gallionella ferruginea with thiosulfate or sulfide as energy source // Microbiology. 1990. V. 154. P. 417–421.

Qin S., Ma F., Huang P., Yang J. Fe(II) and Mn(II) removal from drilled well water: a case study from a biological treatment unit in Harbin // Desalination. 2009. V. 245. P. 183–193.

Pacini V.A., Ingallinella A.M., Sanguinetti G. Removal of iron and manganese using biological roughing up flow filtration technology // Water Research. 2005. V. 39. P. 4463–4475.

Piazza A., Casalini L.C., Pacini V.A. et al. Environmental bacteria involved in manganese(II) oxidation and removal from ground water // Frontiers in microbiol. 2019. V. 10. Art. 119. P. 1–13.

Ridgway H.F., Means E.G., Olson B.H. Iron bacteria in drinking-water systems: Elemental analysis of Gallionella stalks, using X-ray energy-dispersive microanalysis // Applied and Environm. Microbiol. 1981. V. 41. \mathbb{N} 1. P. 288–297.

Suzuki T., Hashimoto H., Matsumoto N. et al. Nanometerscale visualization and structural analysis of the inorganic/organic hybrid structure of Gallionella ferruginea twisted stalks // Applied and Environm. Microbiol. 2011. V. 77. \mathbb{N} 9. P. 2877–2881.

Suzuki T., Hashimoto H., Itadani A. et al. Silicon and phosphorus linkage with iron via oxygen in the amorphous matrix of Gallionella ferruginea stalks // Applied and Environm. Microbiol. 2012. V. 78. № 1. P. 236–241.

Vatter A.E., Wolfe R.S. Electron microscopy of Gallionella ferruginea // J. Bacteriol. 1956. V. 72. P. 248–252.

Iron Bacteria Gallionella (?) in Indian Archean

M. M. Astafieva

Fossilized fibers similar to the fibers of the stalks of *Gallionella ferruginea* were first found in Archean banded manganese quartzites of the greenstone belt of Chitradurga (2.8 billion years, South India). It is concluded that the accumulation and interweaving of stalk fibers should be considered as indirect evidence of bacterial presence and biogenic mineral formation, but not as microorganisms themselves.

Keywords: Archaean, banded manganese quartzites, BIF formations, microorganisms, bacteria, *Gallionella ferruginea*, stalks, fibers, mineral formation, iron and manganese precipitation

УДК 563.12:551.762.2(571.1/5)

ПРЕДСТАВИТЕЛИ РОДА ANMARGINULINA (LAGENIDA, FORAMINIFERA) ИЗ ПОЗДНЕГО ПЛИНСБАХА (РАННЯЯ ЮРА) АРКТИКИ

© 2020 г. Б. Л. Никитенко^{а, b, *}

^аИнститут нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск, Россия ^bНовосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия

> *e-mail: NikitenkoBL@ipgg.sbras.ru Поступила в редакцию 03.07.2019 г. После доработки 24.10.2019 г. Принята к публикации 29.11.2019 г.

Представители рода Anmarginulina широко распространены в позднеплинсбахских арктических бассейнах. Группа имеет важное значение для биостратиграфии, межрегиональных корреляций и палеобиогеографии. Впервые проведено монографическое исследование позднеплинсбахских видов Anmarginulina из разрезов Арктической Сибири.

Ключевые слова: фораминиферы, ревизия таксонов, номенклатурные изменения, поздний плинсбах, Арктика

DOI: 10.31857/S0031031X20030137

ВВЕДЕНИЕ

В юрских и меловых Арктических бассейнах обычно преобладали агглютинирующие таксоны фораминифер, численность отдельных видов иногда могла достигать десятков тысяч экземпляров на образец. Но на отдельных временных уровнях юры и мела, обычно связанных с глобальными событиями: потеплениями климата и эвстатическим подъемом уровня Мирового Океана, значительную роль в сообществах фораминифер Арктических бассейнов начинали играть представители Lagenida (Foraminifera). На эти моменты обычно резко вырастало их таксономическое разнообразие и количественная представительность.

Многие виды некоторых родов отряда Lagenida были широко распространены в Арктических бассейнах, относительно быстро эволюционировали (рис. 1) и поэтому имеют высокое значение для биостратиграфических исследований и разработки зональных шкал.

Одна из таких групп в юре представлена видами рода Anmarginulina. Первоначально эти формы включались в состав рода Marginulina. На начальном этапе микропалеонтологических исследований юры Сибири отмечалось своеобразие гладких маргинулин с многослойной стенкой, в значительной степени объемлющими и быстро увеличивающимися в размерах, по мере роста, камерами, отсутствием ребристых форм и своеобразной "кубаревидной" формой раковины на ранних этапах развития (Герке, 1961а), что резко отличало их от типичных маргинулин. В эту группу входили новые виды: Marginulina arctica Schleifer, M. commaeformis Schleifer и M. turbiformis Schleifer. Особо отмечалась узкая стратиграфическая приуроченность этих форм только к среднему лейасу (плинсбаху) (Герке, 1961а). В конце 50-х и начале 60-х годов поступало огромное количество первых данных по микропалеонтологии мезозоя Арктики. В объемной и информативной монографии А.А. Герке (1961а) приоритет отдавался массовому изображению новых видов, была описана только часть новых видов и составлен микропалеонтологический атлас, состоящий из 122 палеонтологических таблиц с изображениями практически всех позднепалеозойских и раннемезозойских фораминифер, включая виды рода Marginulina. Монографические описания остальных основных изученных форм по техническим причинам не могли быть включены в данную монографию (Герке, 1961а) и предполагалось, что они будут приведены в последующих работах, тогда как изображения и фототаблицы уже опубликованы в данной сводке. В последующем были опубликованы монографические описания ряда видов (Герке, 1961б, 1962 и др.), ранее изображенных в этой монографии Герке (1961а). К сожалению, монографические исследования представителей сибирских Mar-

НИКИТЕНКО



Рис. 1. Стратиграфическое (*a*) и палеогеографическое (*б*) распространение представителей рода Anmarginulina в позднем плинсбахе.

ginulina и стратиграфически важной группы видов arctica — commaeformis — turbiformis, так и остались неопубликованными, хотя были приведены детальные изображения как их внешней морфологии, так и внутреннего строения (Герке, 1961а).

В последующие годы изучение типового вида (Marginulina raphanus d'Orbigny) рода Marginulina, а также многочисленных представителей этого рода из юры разных бассейнов показало, что эти формы обладают значительным полиморфизмом, связанным как с внутривидовой (чередование разных поколений) и межвидовой изменчивостью, так и с существенной неоднородностью состава самого рода (Басов, Яковлева, 1975). Недооценка полиморфизма вела к значительным проблемам в систематике, возникали сложности в разграничении разных генераций некоторых видов родов Marginulina, Marginulinopsis, Dentalina, Nodosaria. Многие формы, относимые к маргинулинам, имели признаки, существенно отклоняющиеся от таковых у типового вида и авторского диагноза рода. Это привело к тому, что из состава рода Marginulina были обособлены формы, описанные как новые родовые таксоны, например, Marginulinita (Кузнецова, 1972). Внутри рода Marginulina были выделены четыре основные группы видов рода Marginulina, встречающиеся в юрских и меловых бассейнах бореальных регионов (Басов, Яковлева, 1975).

Одна из этих групп рода Marginulina представляет виды arctica – commaeformis – turbiformis из верхнего плинсбаха Сибири. К ним добавился вид suprajurensis из верхов средней и верхней юры. Из всех видов этой группы видов только M. suprajurensis Gerke et Scharovskaja имел опубликованное монографическое описание (Шаровская, 1961) и полностью соответствовал требованиям Международного кодекса зоологической номенклатуры (2004). По мнению исследователей, статус этой группы видов мог иметь подродовое или родовое значение (Басов, Яковлева, 1975). Однако на тот момент времени еще не сложилось устоявшейся точки зрения на уровень ранга признаков этой группы видов.

Таким образом, очевидно, что виды рода Marginulina нужлаются в серьезной ревизии. Детальное исследование выборок группы видов arctica commaeformis – turbiformis, с учетом внутреннего строения раковин, современных представлений о диморфизме и изменчивости, из разрезов верхнего плинсбаха севера Сибири позволило обосновать обособление этой группы в новый род Anmarginulina (Никитенко, 1992, 2009; Никитенко и др., 2000; Nikitenko, Mickey, 2004, 2009). В качестве типового вида рода был предложен вид Marginulina arctica Schleifer. Для рода Anmarginulina характерны высокие, сильно объемлющие, быстро увеличивающиеся в размерах камеры, типа псевдонодозариевых, лучистое устье, слаборазвитый изогнутый отдел. Выделенный род, по-видимому, следует относить к нодозариидам.

Анализ вертикального и латерального распределения этих форм показал, что в выборках "виды" arctica, commaeformis и turbiformis практически всегда встречаются совместно в разных соотношениях. Экземляры, идентичные "виду" arctica, обладают морфологическими особенностями, характерными для мегасферических генераций: крупный пролокус (60-140 мкм), крайне слабо проявленный изогнутый отдел, хорошо развитый выпрямленный отдел (Герке, 1961а, табл. 80, фиг. 4-6; Никитенко, 2009, табл. f-30, фиг. 13-17, табл. f-31, фиг. 1-3). Тогда как "виды" commaeformis и turbiformis имеют изогнуто-субтреугольную форму раковины, маленький пролокус (30-56 мкм), вогнутую брюшную сторону (Герке, 1961а, табл. 78, фиг. 2-8; табл. 80, фиг. 1-3; Никитенко, 2009, табл. f-31, фиг. 4), что позволяет относить их к микросферическим особям. Таким образом, "виды" commaeformis – turbiformis и "вид" arctica являются разными генерациями одного вида. Проведенная ревизия позволила рассматривать "виды" commaeformis и turbiformis в качестве младших синонимов Anmarginulina arctica (Schleifer).

Микропалеонтологические исследования плинсбаха Сибири позволили выявить предковую форму вида Anmarginulina arctica (Schleifer), которая появляется в первой половине позднего плинсбаха (рис. 1, *a*). Эта форма была обособлена в самостоятельный вид A. gerkei Nikitenko, который был также только изображен в публикациях (Никитенко, 1992, 2009).

Анализ вертикального распределения этих видов в разных бассейнах показал. что они имеют четкую стратиграфическую приуроченность (рис. 1, *a*). Anmarginulina gerkei Nikitenko распространен в верхней части аммонитовой зоны Amaltheus stokesi и в большей части зоны Amaltheus margaritatus. Тогда как вид Anmarginulina arctica (Schleifer) встречается в верхней части аммонитовой зоны Amaltheus margaritatus и низах зоны Amaltheus viligaensis. Позднеплинсбахские представители Anmarginulina имеют широкое географическое распространение и являются маркерами для межрегиональных корреляций, их находки отмечаются в разных Арктических бассейнах, на севере Западной и Восточной Сибири, Арктической Аляске (рис. 1, б). Все это обусловило широкое использование этих видов в стратиграфии (Стратиграфия..., 1976; Решения..., 1981; Шурыгин и др., 2000; Решение, 2004; Никитенко, 2009 и др.).

Относительно высокие темпы эволюции, частота встречаемости, широкое географическое распространение позволили рассматривать виды Anmarginulina gerkei Nikitenko и A. arctica (Schleifer) в качестве видов-индексов верхнеплинсбахских фораминиферовых зон комплексного обоснования JF7 и JF8 (рис. 1, *a*) (Никитенко, 1992, 2009). На "закрытых" территориях (Западная Сибирь, Северная Аляска) столь дробное расчленение этой части разреза пока еще вряд ли возможно, из-за редкости отбора керна и, иногда, специфических фаций. Тем не менее, на севере Западной Сибири и на севере Аляски удается распознавать нерасчлененные слои с Anmarginulina arctica, A. gerkei JF7-JF8 (рис. 1).

В последние годы активно создаются электронные базы данных морских организмов, например, такие как World Register of Marine Species (WoRMS) или World Foraminifera Database. В эти базы включены род Anmarginulina и входящие в него виды (Hayward et al., 2018, 2019). За долгую историю исследований самостоятельность этих таксонов, высокий биостратиграфический потенциал и широкое географическое распространение признается специалистами по раннеюрским фораминиферам. Однако отсутствие опубликованных монографических описаний этих видов, особенно A. arctica (Schleifer), выбранного в качестве типового вида рода Anmarginulina, согласно Международному кодексу зоологической номенклатуры (2004) позволяет рассматривать эти таксоны только в категории nomen nudum. Таким образом, несмотря на многолетнюю историю использования этих таксонов в таксономии, биостратиграфии, межрегиональных корреляциях, палеобиогеографии, полноценное их использование невозможно без публикации подробного монографического описания видов. Для этого необходима валидизация видов и рода Anmarginulina путем проведения монографического исследования и публикации первого подробного описания этих таксонов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для монографических исследований послужили коллекции фораминифер из разрезов верхнего плинсбаха арктических регионов Западной (п-ов Ямал, Усть-Енисейский район) и Восточной Сибири (Восточный Таймыр, п-ов Юрюнг-Тумус, Анабарский залив, нижнее течение бассейна р. Оленек, междуречья рр. Оленек и Лена, Приверхоянского прогиба, Вилюйского бассейна). Для сравнения привлекались топотипические коллекции фораминифер (НИИГА – ВНИИОкеангеология) из разрезов, вскрытых скважинами в Нордвикском р-не, побережье Хатангского залива (сопка Кожевникова, р. Тигян). Также привлекались результаты микропалеонтологических исследований разрезов верхнего плинсбаха, вскрытого скважинами в Арктической Аляске (рис. 1) (Никитенко, 2009).

Исследуемые представители Anmarginulina в выборках обычно представлены 3-10 экз., реже 10-15 экз. Раковины фораминифер в изучаемых и сравниваемых выборках разных местонахождений имеют хорошую сохранность, следы сортировки или транспортировки во многих случаях отсутствуют или слабо представлены. В выборках также обычно многочисленны ювенильные особи. Все это позволяет предположить, что исследуемые выборки сделаны из ископаемых автохтонных или незначительно перемещенных захоронений и происходят из ископаемых популяций. Морфология раковин одного и того же вида фораминифер может значительно различаться, в зависимости от принадлежности к микро- или мегасферической генерации. Поэтому анализируемые выборки видов рода Anmarginulina оценивались с учетом современных представлений о диморфизме фораминифер. Это позволило провести ревизию и синонимизацию ряда таксонов.

Фораминиферы изучались под стереомикроскопом Discovery V20 (Carl Zeiss), микрофотографирование проводилось при помощи электронного сканирующего микроскопа Zeiss LEO-1430 vp и на световом микроскопе Discovery V20 с использованием фотокамеры AxioCamMRc5 (Carl Zeiss Microscopy).

При описании видов использована система высших таксонов фораминифер, предложенная

А. Лебликом и Х. Таппан (Loeblich, Tappan, 1987, 1992). При исследовании видов и их замеров применялись следующие сокращения: dp — диаметр начальной камеры, L — длина раковины, B — ширина раковины, L/B — степень удлиненности раковины, N — общее количество камер. Коллекция хранится в лаб. микропалеонтологии и ЦКП "Коллекция ГЕОХРОН" Ин-та нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН.

Автор искренне признателен В.С. Вишневской за ценные комментарии и замечания, способствовавшие улучшению статьи. Работа выполнена по планам исследований ФНИ № 0331-2019-0005, при поддержке проектов РНФ № 19-17-00091 и РФФИ № 18-05-70035.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

СЕМЕЙСТВО NODOSARIIDAE EHRENBERG, 1838

ПОДСЕМЕЙСТВО NODOSARIINAE EHRENBERG, 1838

Род Anmarginulina Nikitenko, 2000

Магginulina (рагt.): Герке, 1961а, табл. 78, фиг. 2–8; табл. 80, фиг. 1–6; табл. 81, фиг. 1, 2; табл. 82, фиг. 1–7; табл. 84, фиг. 7, 8; Басов, Яковлева, 1975, с. 87–91 (рагt.).

Аптагginulina: Никитенко, 1992, с. 10, табл. 2, фиг. 9; Никитенко и др., 2000, с. 95, рис. 3, табл. II, фиг. 15; Nikitenko, Mickey, 2004, fig. 6 i–k; Никитенко, 2009, табл. f-30, фиг. 10– 17; табл. f-31, фиг. 1–10.

Типовой вид – Marginulina arctica Schleifer, 1961; верхний плинсбах; север Средней Сибири, Нордвикский район.

Д и а г н о з. Раковина билатерально-симметричная, на ранней стадии в разной степени изогнутая на брюшную сторону, поздний отдел обычно слабоизогнутый или прямолинейный; сечение округло-овальное. Камеры сильно объемлют друг друга и быстро увеличиваются в диаметре (рис. 2). Септальные швы поверхностные, наклонные. Поверхность камер гладкая; устье лучистое, смещенное к спинному краю. Стенка раковины толстая, многослойная.

Видовой состав. А. mirifica (Gerke) (карний Сибири), А. gerkei Nikitenko (средняя часть верхнего плинсбаха Сибири и Арктической Аляски, рис. 1), А. arctica (Schleifer) (верхняя часть верхнего плинсбаха Сибири, рис. 1), А. suprajurensis (Gerke et Scharovskaja) (бат — основание верхнего оксфорда Сибири и Арктической Аляски) (Герке, 1961а; Шаровская, 1961; Никитенко, 2009).

С р а в н е н и е. От наиболее близкого рода Pandaglandulina Loeblich et Tappan, 1955 отличается сильным изгибом сериальной оси, расположением устья, смещенным к спинному краю, и не параллельными боковыми сторонами. От Marginulina d'Orbigny, 1826 отличается сильно объемлющими, быстро увеличивающимися в диаметре камерами.

З а м е ч а н и я. Изображенные и описанные виды (Герке, 1961а; Шаровская, 1961) относились ранее к роду Marginulina, но типовой вид рода – Marginulina raphanus d'Orbigny из плиоцена характеризуется практически не объемлющими камерами, постепенно и равномерно увеличивающимися как в диаметре, так и в высоту.

Возможно, к роду Anmarginulina следует относить кайнозойский вид Marginulina glabra d'Orbigny (=M. similis d'Orbigny), характеризующийся слабым развитием спирали и, возможно, сильно объемлющими камерами (Басов, Яковлева, 1975). Однако последний признак иллюстрируется схематичными рисунками, или фотографиями раковины без деталей внутреннего строения. Поэтому включать этот вид в состав рода Anmarginulina без исследований и ревизии оригинального материала представляется пока преждевременным.

Anmarginulina gerkei Nikitenko, 1992

Табл. II, фиг. 1-7 (см. вклейку)

Магginulina terquemi: Герке, 1961а, табл. 81, фиг. 1, 2; табл. 82, фиг. 1–7; табл. 84, фиг. 7, 8.

Anmarginulina gerkei: Никитенко, 1992, с. 10, табл. 2, фиг. 9; 2009, табл. f-30, фиг. 10–12; табл. f-31, фиг. 5.

Голотип – ИНГГ СО РАН, № 1048/101; западный берег Анабарского залива, обн. 12, сл. 50, обр. 1; верхний плинсбах, верхи аммонитовой зоны Amaltheus stokesi, фораминиферовая зона Anmarginulina gerkei.

О п и с а н и е. Раковина от маленькой до средней по размерам, удлиненная, в очертании вытянуто-эллипсоидная, каплевидная, толстая, в начальной части быстро расширяющаяся, постепенно в поздней, почти прямая или слабоизогнутая в начальной части на брюшную сторону. Брюшной край в начальной части слабо изогнут, в поздней

Размеры в мм:



Рис. 2. Внутреннее строение Anmarginulina arctica (Schleifer, 1961), вид сбоку, продольный срез; мегасферическая особь; Нордвикский фациальный район, п-ов Юрюнг-Тумус, обн. 5, пачка 9, сл. 1, обр. 4; верхний плинсбах, фораминиферовая зона Anmarginulina arctica JF8, аиркатская свита.

части прямой, широко округлый. Спинной край прямой, широко округлый. Поперечное сечение выпрямленной части округлое. Начальная часть раковины приостренно-округлое. Раковина состоит из 5-9 камер. Начальная камера от сферической до эллипсоидальной, 28-60 мкм в диаметре. Камеры в начальной части сильно объемлющие, быстро увеличивающиеся в диаметре. Последующие камеры более высокие, менее объемлющие, рост в диаметре практически прекращается и увеличивается длина камер. Камеры практически невыпуклые, лишь у взрослых экземпляров последние 2-3 слабовыпуклые. Септальные швы поверхностные, прямые. Устьевая поверхность последней камеры округлая или округло-треугольная. Устье лучистое, смещенное к спинному краю последней камеры. Поверхность раковины гладкая. Стенка раковины толстая, многослойная.

Экз. №	dp	L	В	Н	L/B	Ν
		Мегасферическа	ая генерация			
1048/101, голотип	0.042	1.02	0.32	0.32	3.18	9
1048/102	0.042	0.97	0.37	0.34	2.62	8
1048/190	0.042	1.03	0.42	0.42	2.46	6
1048/185	0.056	0.69	0.31	0.26	2.22	6
1048/193	0.056	1.05	0.39	0.35	2.69	8
1048/194	0.056	0.73	0.21	0.21	3.46	6
1048/195	0.056	0.63	0.28	0.28	2.25	5
1048/203	0.07	1.02	0.39	0.38	2.61	7

НИКИТЕНКО

Экз. №	dp	L	В	Н	L/B	Ν
Пределы изменений	0.042 - 0.07	0.52-1.05	0.2-0.43	0.21-0.42	2.22-3.46	3–9
		Микросферическ	кая генерация			
1048/200	0.02	0.4	0.23	0.18	1.7	5
1048/103	0.042	0.55	0.19	0.18	2.89	7
1048/196	0.028	0.7	0.25	0.25	2.8	5
1048/191	0.04	0.92	0.28	0.28	3.3	7
Пределы изменений	0.02 - 0.042	0.3–1.0	0.19-0.28	0.18-0.28	1.7-3.3	3-8

И з м е н ч и в о с т ь. Проявлена в большей или меньшей изогнутости начального отдела и степени перекрывания камер. Микросферические формы имеют быстро расширяющиеся в ширину камеры по мере роста на начальных стадиях, что придает каплевидную форму раковине в очертании. Раковина в начальной части может быть приостренной, со слаборазвитым шипом в основании; диаметр начальной камеры составляет 20-40 мкм. Мегасферические экземпляры имеют сильно удлиненную вытянутую форму раковины. Раковина практически однорядная, в основном выпрямленная, первые две-три камеры нарастают по оси, очень слабоизогнутой на брюшную сторону. В основании раковины округлая начальная камера диаметром 42-80 мкм.

С р а в н е н и е. От А. mirifica (Герке, 1961а) из верхнего триаса севера Сибири отличается более крупными размерами, невыпуклыми камерами, прямыми поверхностными швами. От А. arctica (Герке, 1961а, табл. 78, фиг. 2–8; табл. 80, фиг. 1–6; Nikitenko, Mickey, 2004; Никитенко, 2009; настоящая работа) из верхнего плинсбаха севера Сибири отличается более крупной и вытянутой раковиной (L/B = 2.22–3.46 против 1.17–2.5), большим количеством камер в выпрямленной части раковины, менее объемлющими и более высокими камерами в поздней части раковины.

Распространение. Верхний плинсбах, верхняя часть аммонитовой зоны Amaltheus stokesi — зона Amaltheus margaritatus; фораминиферовая зона Anmarginulina gerkei JF7 — низы зоны Anmarginulina arctica JF8; север Западной и Восточной Сибири, Арктическая Аляска (рис. 1).

Материал. Более 70 раковин различной сохранности из разрезов западного берега Анабарского залива, обн.12 (Никитенко, 2009); п-ова Юрюнг-Тумус, обн. 4а, обн. 1, обн. 2, обн. 8 (Никитенко, 2009); Восточный Таймыр (м. Цветкова) обн. 7 (Никитенко, 2009); разрезы естественных выходов и скважин бассейна р. Оленек, междуречья рр. Оленек и Лена, Приверхоянский прогиб, Вилюйский бассейн; разрезы, вскрытые скважинами в арктической части Западной Сибири и Арктической Аляски (Никитенко, 2009).

Anmarginulina arctica (Schleifer, 1961)

Табл. II, фиг. 8-12; табл. III, фиг. 1-9 (см. вклейку)

Marginulina arctica: Герке, 1961а, табл. 80, фиг. 4-6.

Marginulina commaeformis: Герке, 1961а, табл. 80, фиг. 1-3.

Marginulina turbiformis: Герке, 1961а, табл. 78, фиг. 2-8.

Аптагginulina arctica: Nikitenko, Mickey, 2004, рис. 6 i–k; Никитенко, 2009, табл. f-30, фиг. 13–17; табл. f-31, фиг. 1–4.

Голотип — изображен в работе А.А. Герке (1961а), табл. 80, фиг. 4; север Средней Сибири, Нордвикский район, сопка Кожевникова, скв. К-115, глубина 305–306 м; средний лейас.

Описание (рис. 2). Раковина от маленькой до средней по размерам, в очертании от изогнутосубтреугольной, до неправильно-эллипсоидальной, короткая, толстая, быстро расширяющаяся по мере роста, изогнутая в начальной части на брюшную сторону (рис. 2). Брюшной край прямой или слабовогнутый, широко-округленный. Спинной край прямой или слабоизогнутый, от широко-округлого до притупленно-угловатого. Поперечное сечение выпрямленной части округло-овальное. Начальная часть раковин варьирует от округлой до приостренной с коротким шипиком. Боковые стороны не параллельны друг другу, сходящиеся у основания. Раковина состоит из 4-9 камер; в изогнутой части обычно 3-4 камеры, в выпрямленной части 1-5. Начальная камера от сферической до эллипсоидальной, 42-140 мкм в диаметре. Последующие камеры сильно объемлют предыдущие, быстро увеличиваются в диаметре. Камеры слабовыпуклые, лишь у взрослых экземпляров последняя камера заметно выпуклая. Септальные швы поверхностные, прямые, в начальной части скошенные. Устьевая поверхность последней камеры округло-треугольная, устье лучистое, расположено у спинного края последней камеры. Поверхность раковины гладкая. Стенка раковины толстая, многослойная, радиально-лучистая.

Экз. №	dp	L	В	Н	L/B	Ν
		Мегасферическ	кая генерация			
1048/99	0.08	0.35	0.21	0.22	1.66	4
1048/183	0.09	0.98	0.47	0.43	2.05	9
1048/96	0.084	0.7	0.42	0.42	1.66	8
1048/95	0.09	0.75	0.41	0.41	1.82	6
1048/185	0.11	0.57	0.39	0.40	1.46	5
1048/186	0.09	0.45	0.28	0.29	1.6	4
1048/187	0.084	0.39	0.22	0.22	1.75	4
1048/188	0.11	1.05	0.42	0.43	2.5	7
1048/98	0.06	0.28	0.24	0.21	1.17	4
Пределы изменений	0.06-0.14	0.35-1.05	0.21-0.47	0.22-0.43	1.46-2.5	3–9
		Микросферичес	кая генерация			
1048/184	0.042	0.43	0.196	0.18	2.21	4
1048/97	0.056	0.85	0.28	0.28	1.96	6
1048/100	0.042	0.53	0.26	0.24	2.03	5
1048/189	0.07	0.95	0.56	-	1.7	7
Пределы изменений	0.042-0.07	0.28-0.95	0.196-0.56	0.18-0.28	1.17-2.21	3-8

Размеры в мм:

И з м е н ч и в о с т ь. Микросферические особи обладают изогнуто-субтреугольной формой раковины в очертании. Раковина в начальной части приостренная, с шипиком в основании; диаметр начальной камеры 30–56 мкм; брюшная сторона вогнутая. Мегасферические экземпляры имеют неправильно эллипсоидную форму раковины. Изогнутый отдел развит очень слабо, часто практически прямой. Раковина в основании округлая, диаметр начальной камеры 60–140 мкм, брюшной и спинной края обычно прямые или слабоизогнутые; начальная камера не выдается на поверхности раковины.

С р а в н е н и е. От А. mirifica (Герке, 1961а) из верхнего триаса севера Сибири отличается большими размерами, более толстой и короткой раковиной, более объемлющими камерами, положением устья, расположенным у спинного края последней камеры.

Распространение. Верхний плинсбах, верхняя часть аммонитовой зоны Amaltheus margaritatus — нижняя половина зоны Amaltheus viligaensis; фораминиферовая зона Anmarginulina arctica JF8; север Западной и Восточной Сибири (рис. 1).

Материал. Более 90 раковин хорошей и удовлетворительной сохранности из разрезов западного берега Анабарского залива, обн. 12 (Никитенко, 2009); п-ова Юрюнг-Тумус, пачка 9, обн. 8, обн. 5 (Никитенко, 2009); разрезы скважин Нордвикского р-на (Герке, 1961); р. Анабар, обн. 3 (Никитенко, 2009); Восточный Таймыр (м. Цветкова) обн. 7 (Никитенко, 2009); разрезы естественных выходов и скважин бассейна р. Оленек, междуречья рр. Оленек и Лена, Приверхоянский прогиб, Вилюйская синеклиза; разрезы, вскрытые скважинами в арктической части Западной Сибири (Никитенко, 2009).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Басов В.А., Яковлева С.П. Группа Marginulina–Marginulinopsis–Saracenaria–Saracenella // Проблемы систематики спиральных нодозариид. Вильнюс: Минтис, 1975. С. 83–102.

Герке А.А. Фораминиферы пермских, триасовых и лейасовых отложений нефтеносных районов севера Центральной Сибири. Л.: Гостоптехиздат, 1961а. 579 с. (Тр. НИИГА. Т. 120).

Герке А.А. Ректогландулины из пермских и нижнемезозойских отложений севера Центральной Сибири // Сб. статей по палеонтологии и биостратиграфии. Вып. 1. Л.: Изд-во НИИГА, 19616. С. 5–34.

Герке А.А. Фрондикуларии из пермских, триасовых и лейасовых отложений севера Центральной Сибири // Проблемы нефтегазоносности Советской Арктики. Палеонтология и биостратиграфия. Л.: Гостоптехиздат, 1962. С.97–175.

Кузнецова К.И. Новый род Marginulinita K. Kuznetsova и некоторые его новые виды из поздней юры Русской

платформы // Вопр. микропалеонтол. 1972. Вып. 15. С. 91–102.

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

Никитенко Б.Л. Зональная шкала нижней и средней юры на севере Сибири по фораминиферам // Геол. и геофизика. 1992. № 1. С. 3–14.

Никитенко Б.Л. Стратиграфия, палеобиогеография и биофации юры Сибири по микрофауне (фораминиферы и остракоды). Новосибирск: Параллель, 2009. 680 с.

Никитенко Б.Л., Сапьяник В.В., Глинских Л.А. Раннесреднеюрские комплексы фораминифер и остракод северной и южной окраин Западно-Сибирской равнины // Новости палеонтологии и стратиграфии. Прилож. к журн. Геол. и геофизика. 2000. Т. 41. № 2–3. С. 87–109.

Решение 6-го межведомственного стратиграфического совещания по рассмотрению и принятию уточненных стратиграфических схем мезозойских отложений Западной Сибири, Новосибирск, 2003. Региональные стратиграфические схемы триасовых и юрских отложений Западной Сибири. Новосибирск: СНИИГГиМС, 2004. 113 с.

Решения 3-го Межведомственного регионального стратиграфического совещания по мезозою и кайнозою Средней Сибири. Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР, 1981. 91 с. Стратиграфия юрской системы севера СССР. М.: Наука, 1976. 436 с.

Шаровская Н.В. Некоторые виды фораминифер из верхнеюрских отложений Нордвикского района // Сб. статей по палеонтологии и биостратиграфии. Вып. 27. Л.: Изд-во НИИГА, 1961. С. 17–79.

Шурыгин Б.Н., Никитенко Б.Л., Девятов В.П. и др. Стратиграфия нефтегазоносных бассейнов Сибири. Юрская система. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал "Гео", 2000. 480 с.

Hayward B.W., Le Coze F., Gross O. World Foraminifera Database. Anmarginulina Nikitenko, 2000. 2018. http://www.marinespecies.org/foraminifera.../aphia.php?p=tax-details&id=1047733.

Hayward B.W., Le Coze F., Vachard D., Gross O. World Foraminifera Database. Anmarginulina Nikitenko, 2000. 2019. http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id= 1047733.

Loeblich A., Tappan H. Foraminiferal genera and their classification. N.Y., 1987. V. 1, 2. 1182 p.

Loeblich A.R., Tappan, H. Present status of foraminiferal classification, in Studies in Benthic Foraminifera // Proc. of the Fourth Intern. Symp. on Benthic Foraminifera, Sendai, 1990 (Benthos'90). Tokyo: Tokai Univ. Press, 1992. P. 93–102.

Nikitenko B.L., Mickey M.B. Foraminifera and ostracodes across the Pliensbachian-Toarcian boundary in the Arctic Realm // Geol. Soc. Spec. Publ. 2004. V. 230. P. 137–173.

Объяснение к таблице II

Фиг. 1–7. Anmarginulina gerkei Nikitenko: 1 – экз. № 1048/102, мегасферическая особь: 1а, б – вид сбоку; Нордвикский фациальный район, западный берег Анабарского залива, обн. 12, пачка 9, сл. 50, обр. 1; верхний плинсбах, фораминиферовая зона Anmarginulina gerkei JF7, аиркатская свита; 2 – голотип № 1048/101, мегасферическая особь: 2а, б – вид сбоку, 2в – вид с брюшной стороны, 2г – вид с спинной стороны; местонахождение и стратиграфическое положение те же; 3 – экз. № 32/73-1, микросферическая особь: вид с брюшной стороны; Анабаро-Ленский фациальный район, междуречье рр. Оленек-Лена, р. Усунку-Салата, скв. 32/0, глубина 73 м; верхний плинсбах, фораминиферовая зона Аптаrginulina gerkei JF7, кыринская свита; 4 – экз. № 32/73-2, мегасферическая особь: вид сбоку; местонахождение и стратиграфическое положение те же; 5 – экз. № 32/73-3, микросферическая особь: 5а, б – вид сбоку, 5в – вид с брюшной стороны, 5г – вид с спинной стороны, 5е – вид с устьевой поверхности; местонахождение и стратиграфическое положение те же; 6 – экз. № 2-2016/147-1, мегасферическая особь: вид с брюшной стороны; там же, р. Буор-Эекит, скв. 2-2016, глубина 147 м; стратиграфическое положение то же; 7 – экз. № 1048/103, микросферическая особь: 7а, б вид сбоку; 7в – вид с брюшной стороны, 7г – вид с спинной стороны; Восточно-Таймырский фациальный район, Восточный Таймыр, м. Цветкова, обн. 7, пачка 9, сл. 32, обр. 2; стратиграфическое положение то же, аиркатская свита. Фиг. 8–12. Anmarginulina arctica (Schleifer, 1961): 8 – экз. № N5/1-4, микросферическая особь: 8а – вид сбоку, 8б – вид с устьевой поверхности; Нордвикский фациальный район, п-ов Юрюнг-Тумус, обн. 5, пачка 9, сл. 1, обр. 2; верхний плинсбах, аммонитовая зона Amaltheus margaritatus, фораминиферовая зона Anmarginulina arctica JF8, аиркатская свита; 9 – экз. № N5/1-1, мегасферическая особь: 9а – вид сбоку, 9б – вид с брюшной стороны; местонахождение и стратиграфическое положение те же, обр. 1; 10 – экз. № 1048/99, мегасферическая особь: 10а – вид сбоку, 10б – вид с брюшной стороны, 10в – вид с спинной стороны; местонахождение и стратиграфическое положение те же; 11 – экз. № AZ12-57а, микросферическая особь: 11а – вид сбоку, 116 – вид с брюшной стороны; Нордвикский фациальный район, западный берег Анабарского залива, обн. 12, пачка 13, сл. 57а, обр. 1; верхний плинсбах, фораминиферовая зона Anmarginulina arctica JF8, аиркатская свита; 12 – экз. № АŽ12-58/2, микросферическая особь: 12а – вид сбоку, 126 – вид с брюшной стороны; местонахождение и стратиграфическое положение те же, сл. 58, обр. 2.

Объяснение к таблице III

Фиг. 1–9. Anmarginulina arctica (Schleifer, 1961): 1 – экз. № 1048/95-1, мегасферическая особь: 1а, б – вид сбоку, 1в – вид с брюшной стороны, 1г – вид с спинной стороны; Нордвикский фациальный район, п-ов Юрюнг-Тумус, обн. 5, пачка 9, сл. 1, обр. 1; верхний плинсбах, фораминиферовая зона Anmarginulina arctica JF8, аиркатская свита; 2 – экз. № AZ12-56/1, микросферическая особь: 2а – вид сбоку, 2б – вид с брюшной стороны; западный берег Анабарского залива, обн. 12, пачка 13, сл. 56, обр. 1; стратиграфическое положение то же; 3 – экз. № AZ12-57/1-1, мегасферическая особь: 3а – вид сбоку, 3б – вид с брюшной стороны, 3в – вид с устьевой поверхности; местонахождение и стратиграфическое положение те же, сл. 57, обр. 1; 4 – экз. № AZ12-57b/1, мегасферическая особь: 4а – вид сбоку, 4б – вид с брюшной стороны, 4в – вид с спинной стороны; местонахождение и стратиграфическое положение те же, сл. 57b,

ПРЕДСТАВИТЕЛИ РОДА ANMARGINULINA (LAGENIDA, FORAMINIFERA)

обр. 1; 5 – экз. № N5-1/1-2, мегасферическая особь: вид с брюшной стороны; п-ов Юрюнг-Тумус, обн. 5, пачка 9, сл. 1, обр. 2; стратиграфическое положение то же; 6 – экз. № N5-1/2-1, мегасферическая особь: 6а – вид сбоку, 6б – вид с брюшной стороны, 6в – вид со спинной стороны; местонахождение и стратиграфическое положение те же, обр. 1; 7 – экз. №2-2016/116-1, мегасферическая особь: 7а – вид с боковой стороны, 76 – вид с брюшной стороны; Анабаро-Ленский фациальный район, междуречье рр. Оленек-Лена, р. Буор-Эекит, скв. 2-2016, глубина 116 м; стратиграфическое положение то же, кыринская свита; 8 – экз. № AZ12-53/1, мегасферическая особь: вид с боку; Нордвикский фациальный район, западный берег Анабарского залива, обн. 12, пачка 12, сл. 53, обр. 2; стратиграфическое положение то же, аиркатская свита; 9 – экз. № N5-9/1-41, мегасферическая особь: внутреннее строение; п-ов Юрюнг-Тумус, обн. 5, пачка 9, сл. 1, обр. 4; стратиграфическое положение то же.

Species of the Genus Anmarginulina (Lagenida, Foraminifera) from the Late Pliensbachian (Early Jurassic) of Arctic

B. L. Nikitenko

Species of the genus *Anmarginulina* was widespread in the Late Pliensbachian Arctic basins. This group is important for biostratigraphy, global correlation and palaeobiogeography. For the first time, a monographic study of the Late Pliensbachian species of the genus *Anmarginulina* was make from the sections of the Arctic Siberia.

Keywords: Foraminifera, revision of the taxa, nomenclature changes, Late Pliensbachian, Arctic

УДК 564.121+551.763.1

РАННЕМЕЛОВЫЕ УСТРИЦЫ МАНГЫШЛАКА: ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ, СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ И ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

© 2020 г. И. Н. Косенко^{*a*, *b*, *, Е. К. Метелкин^{*b*, *c*}}

^аНанкинский институт геологии и палеонтологии Китайской академии наук, Нанкин, Китай ^bИнститут нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск, Россия ^cНовосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия *e-mail: ki-2009@mail.ru

Поступила в редакцию 22.05.2019 г. После доработки 18.07.2019 г. Принята к публикации 22.07.2019 г.

На основе изучения представительной коллекции берриас-барремских устриц Мангышлака уточнены сведения об их таксономическом составе, стратиграфическом и палеобиогеографическом распространении. Описан древнейший вид рода Gyrostrea – G. bogdanovae sp. nov. из кугусемской свиты (готерив–баррем), а также Aetostreon subsinuatum (Leymerie, 1842), впервые установленный на Мангышлаке и представленный здесь тремя морфотипами (типовым, falciformis и dorsatum).

Ключевые слова: Bivalvia, устрицы, нижний мел, Мангышлак, новые виды, Aetostreon, Gyrostrea

DOI: 10.31857/S0031031X20030071

ВВЕДЕНИЕ

Раннемеловые устрицы Мангышлака представляют собой интерес по двум причинам. Вопервых, раннемеловая фауна этого региона носит смешанный характер, сочетая в себе тетические и бореальные элементы. Это связано с палеогеографическим положением территории полуострова в раннем мелу, представлявшей из себя пролив, соединяющий северные акватории Тетиса с Русским морем (Барабошкин, 2003, 2007). В связи с этим, важно понять, какими таксонами по происхождению (тетическими или бореальными) представлены сообщества устриц. Во-вторых, на границе юры и мела и в самом начале мела происходит значительная таксономическая перестройка в сообществах устриц: практически повсеместно исчезают грифеи (за исключением арктических морей Сибири (Захаров, 1966; Kosenko, 2017), в самом начале берриаса появляются первые представители Pycnodonteinae (Kosenko, 2018), а среди Exogyrinae широкое распространение получают роды Aetostreon и Ceratostreon вместо доминировавших в поздней юре родов Nanogvra и Palaeogvra. Появление и распространение типичных для мела родов устриц в разных регионах происходило, по-видимому, не одновременно, и только к валанжину меловые таксоны получили широкое распространение. Детальная привязка представленных в коллекции устриц позволяет реконструировать, как менялся таксономический состав остреоидей на территории Мангышлака в раннем мелу, и в свою очередь уточнить особенности стратиграфического и палеобиогеографического распространения этой группы двустворчатых моллюсков.

Раннемеловые устрицы Мангышлака изучались В.П. Семеновым (1896, 1899), определения устриц присутствуют в статье Т.А. Мордвилко (1953), их описания даны в работах Т.Н. Богдановой (1978, 1980; Валанжин..., 1983; Берриас..., 1988). Из берриаса были описаны Deltoideum delta (Smith, 1817) (лона Neocosmoceras и Septaliphoria semenovi), Liostrea germaini mangyshlakensis (Bogdanova, 1988), Rhynchostreon? tombeckianum (d'Orbigny, 1848), Rastellum rectangularis (Roemer, 1839) (весь берриас). Из валанжина были описаны Ceratostreon minos (Coquand, 1869) (берриас-валанжин) и Rastellum ex gr. macroptera (J. de C. Sowerby, 1825) (лона Buchia keyserlingi). Из берриаса и валанжина Богдановой были описаны виды Ріспоdonte (=Pycnodonte) miranda Bogdanova, 1980, а из валанжина – Ceratostreon fragilis Bogdanova, 1980. Вместе с тем, по мере накопления во ВСЕГЕИ (Санкт-Петербург) новых коллекций становилось понятно, что таксономический состав раннемеловых устриц Мангышлака и их стратиграфическое распространение нуждаются в уточнении (Т.Н. Богданова, устн. сообщ.). В статье представлены результаты ревизии таксономического состава и стратиграфического распространения устриц в нижнем мелу Мангышлака; монографически описаны виды, ранее с его территории неизвестные.

МАТЕРИАЛ

Исследована представительная коллекция раннемеловых (берриас-барремских) устриц Мангышлака, переданная авторам из ВСЕГЕИ и состоящая из сборов Н.П. Луппова, Т.А. Мордвилко, В.Г. Кликушина, Т.Н. Богдановой, проводивших палеонтолого-стратиграфические исследования на этом полуострове. Коллекция происходит из 32 обнажений (рис. 1), насчитывает более 200 раковин, большинство из которых характеризуются очень хорошей сохранностью и точной стратиграфической привязкой: для берриаса и валанжина – к аммонитовым и бухиевым лонам, для готерива и баррема – к ярусу. Кроме того, авторами изучена коллекция берриас-валанжинских устриц Мангышлака, хранящаяся в Центральном научноисследовательском геологоразведочном музее им. акад. Ф.Н. Чернышева (ЦНИГР музее). Изученная коллекция устриц передана на хранение в центр коллективного пользования "Геохрон" ИНГГ СО РАН (колл. № 2087).

СВЕДЕНИЯ ПО СТРАТИГРАФИИ НИЖНЕГО МЕЛА МАНГЫШЛАКА

Полуостров Мангышлак расположен на восточном побережье Каспийского моря в Казахстане (рис. 1). На территории Мангышлака широко развиты нижнемеловые отложения (Стратиграфия..., 1986).

Ниже приводится краткий обзор сведений по стратиграфии нижнего мела (берриаса-баррема) Мангышлака, выполненный по материалам из нескольких ключевых работ (Валанжин..., 1983; Стратиграфия..., 1986; Берриас..., 1988).

Берриас-нижний готерив Мангышлака представлены разнообразными по литологическому составу мелководно-морскими прибрежными маломощными отложениями, фациально изменчивыми по площади. Верхний готерив и баррем представлены преимущественно континентальной кугусемской свитой, сложенной пестроцветными глинами с преобладанием красноватых и зеленоватых разностей с прослоями песчаников (Савельев, Василенко, 1963; Стратиграфия..., 1986). Стратиграфия берриаса и валанжина Мангышлака к настоящему времени детально разработана (Валанжин..., 1983; Берриас..., 1988). Берриасские отложения залегают со стратиграфическим несогласием на средне- и верхнеюрских, при этом нижний берриас, как и верхи берриаса, на Мангышлаке отсутствуют. Валанжин также залегает на берриасе со стратиграфическим несогласием. Берриасские и валанжинские отложе-

ния на Мангышлаке подразделены на местные стратиграфические подразделения – лоны (Валанжин..., 1983; Берриас..., 1988), выделенные по аммонитам и бухиям. Берриас подразделен на три лоны: Neocosmoceras и Septaliphoria semenovi, Buchia volgensis, и Riasanites и Pygurus rostratus (Берриас..., 1988). Валанжин также подразделен на три лоны: Buchia keyserlingi, Polyptichites spp. и Dichotomites sp. (Валанжин..., 1983). Готеривские морские отложения представлены на Мангышлаке небольшой пачкой (до 10 м) изменчивого на площади вещественного состава, характерной особенностью которой являются ракушняки с крупными двустворками Isognomon sp., устрицами, кораллами и брахиоподами. Эта пачка не охарактеризована ископаемыми, типичными только для готерива, поэтому граница между валанжином и готеривом проводится условно по смене комплексов ископаемых. Повсюду эта пачка согласно перекрывается кугусемской свитой. Схема соотношения стратиграфических подразделений берриаса – баррема Мангышлака показана на рис. 2.

В палеогеографическом отношении территория современного Мангышлака представляла часть Каспийского пролива, соединявшего Русское море с акваториями Тетис, и существовавшего на протяжении почти всего раннего мела, кроме раннего берриаса. Морские условия в проливе прекращались в позднем валанжине—раннем готериве, в конце готерива—барреме и начале апта, когда он заполнялся континентальными и лагунными осадками (Барабошкин, 2003, 2007).

ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенного исследования авторам удалось уточнить таксономический состав и стратиграфическое распространение устриц в берриасе—барреме Мангышлака (табл. 1).

Среди полученных новых данных следует отметить следующее:

1. В валанжин-барремском интервале Мангышлака широко представлены устрицы рода Aetostreon. Ранее его представители не описывались из Мангышлака, а в литературе (Валанжин..., 1983, Стратиграфия..., 1986) встречались лишь указания о присутствии A. subsinuatum (Leymerie, 1842) в валанжине и готериве.

2. Из кугусемской свиты (верхний готеривбаррем) описан новый вид устриц Gyrostrea bogdanovae sp. nov., являющийся к настоящему времени древнейшим представителем рода. Это позволило предложить новую гипотезу возникновения гирострей.



Рис. 1. Местонахождение полуострова Мангышлак (*a*) и местоположение разрезов, откуда происходят изученные раковины устриц (по: Берриас Мангышлака, 1988; с изменениями) (*б*).

РАННЕМЕЛОВЫЕ УСТРИЦЫ МАНГЫШЛАКА



Рис. 2. Стратиграфические подразделения берриаса баррема Мангышлака (по: Стратиграфия СССР, 1986; с изменениями).

ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ

НАДСЕМЕЙСТВО OSTREOIDEA RAFINESQUE, 1815

СЕМЕЙСТВО FLEMINGOSTREIDAE STENZEL, 1971

ПОДСЕМЕЙСТВО CRASSOSTREINAE SCARLATO ET STAROBOGATOV, 1978

Род Gyrostrea Mirkamalov, 1963

Gyrostrea bogdanovae Kosenko et Metelkin, sp. nov.

Название вида в честь палеонтолога Т.Н. Богдановой, специалиста по стратиграфии мела и меловым двустворчатым моллюскам и аммонитам ZooBank LSID: urn:lsid:zoobank.org:act: 897951AF-D9B3-44FA-B365-A7D67D162D42.

Голотип – ЦКП "Геохрон" (ИНГГ СО РАН) № 2087/4 (рис. 3, *д*, *ж*); Казахстан, п-ов Мангышлак, Джаман-Сауран; верхний готерив–баррем, кугусемская свита.



Рис. 3. Gyrostrea bogdanovae sp. nov.: *a* – экз. ЦКП "Геохрон" (ИНГГ СО РАН) № 2087/1, левая створка, вид на внутреннюю поверхность; *б* – экз. ЦКП "Геохрон" (ИНГГ СО РАН) № 2087/2, левая створка вид на внутреннюю поверхность; в, г – экз. ЦКП "Геохрон" (ИНГГ СО РАН) № 2087/3, сросток из двух раковин: в – правая створка, вид на внутреннюю поверхность, г – левая створка, приросшая к правой, вид на внутреннюю поверхность; *д*, *ж* – голотип ЦКП "Геохрон" (ИНГГ СО РАН) № 2087/4, левая створка с приросшими к ней ювенильными устрицами: д – вид на внешнюю поверхность; ж – вид на внутреннюю поверхность с приросшими к ней раковинами того же вида; е – экз. ЦКП "Геохрон" (ИНГГ СО РАН) № 2087/5, левая створка, приросшая к другой створке того же вида, вид на внутреннюю поверхность. Все экземпляры происходят из кугусемской свиты местонахождения Джаман-Сауран. Длина масштабных отрезков – 10 мм.

Ярус	Местное стратиграфическое подразделение	Таксономический состав устриц
Баррем	V	
_	Кугусемская свита	Actostreon subsinuatum, Gyrostrea bogdanovae sp. nov.
Готерив	Ракушняк с Isognomon	"Liostrea" germaini, Ceratostreon minos, A. subsinuatum, A. subsinuatum морфотип dorsatum
	Лона Dichotomites sp.	"Pycnodonte" miranda ^{*1} , Amphidonte? sp., A. subsinuatum,
Валанжин	Лона Polyptichites spp.	C. minos "P." miranda*, C. minos*, A. subsinuatum морфотип falciformis, A. subsinuatum
	Лона B. keyserlingi	"P." miranda*, Amphidonte? sp., Rastellum (Rastellum) ex gr. mac- roptera*, Ceratostreon fragilis*, C. minos*, A. subsinuatum, A. subsinuatum морфотип falciformis
	Лона Riasanites и P. rostratus	Rastellum (Arctostrea) rectangularis*, Rhynchostreon? tombeckia- num* "L" germaini C minos
Берриас	Лона B. volgensis	R. (A.) rectangularis*, Rh.? tombeckianum*, "L." germaini, C. minos
	Лона Neocosmoceras	Deltoideum delta*, R. (A.) rectangularis*, Rh.? tombeckianum*,
	и S. semenovi	"P." miranda*, "L." germaini, Amphidonte? sp., C. minos*

Таблица 1. Распространение устриц в берриасе—барреме Мангышлака. Местные стратиграфические подразделения даны по Стратиграфия..., 1986

¹ Знаком "*" отмечены таксоны, распространение которых указано по данным Т.Н. Богдановой (Богданова, 1978; 1980; Валанжин..., 1983; Берриас..., 1988).

Описание (рис. 3). Раковины от небольших до средних размеров, тонкостенные, слабо неравностворчатые, вытянутые в высоту, прямоугольно-овальных очертаний. Левая створка на ранних стадиях развития сильно выпуклая, с возрастом выполаживается, снаружи покрыта концентрическими чешуями роста, редко с нерегулярными радиальными ребрами и радиальными складками. Замочная площадка гиростреоидного типа: на ранних сталиях развития спирально закрученная. позднее – прямая. Ямка для связки глубокая, четко выраженная. Валики хорошо выраженные, развиты одинаково. Макушка спирально завернута назад в плоскости створки, не выступающая. Примакушечная полость хорошо выраженная, очень глубокая. Отпечаток мускула-замыкателя почковидной формы, выражен слабо, сильно смещен к заднему краю, чуть смещен к нижнему краю. Внутренняя полость створок гладкая, хоматы отсутствуют. Правые створки в коллекции отсутствуют. На сколах раковины вблизи замочной площадки заметны многочисленные пустые камеры.

Размеры в мм и отношения:

	№ экз.	В	Д	В/Д
Голотип	2087/4	43.1	36.7	1.17
	2087/2	32.6	33.5	0.97
	2087/5	19.7	15.6	1.26
	2087/6	24.0	26.0	0.92
	2087/7	34.2	29.2	1.17

Сравнение. От G. turkestanensis (Bobkova, 1949), G. akrabatensis Mirkamalov, 1966, G. ventricosa Mirkamalov, 1966, G. longa (Bobkova, 1961), описываемый вид отличается, в первую очередь, меньшими размерами раковин. Наибольшая высота раковины G. bogdanovae sp. nov. составляет чуть более 4 см, в то время как остальные виды характеризуются раковинами с высотой до 8–10 см. Другой характерной особенностью G. bogdanovae sp. nov. является то, что большинство экземпляров образует сростки из нескольких раковин, что не характерно для других гирострей.

Материал. 30 отдельных левых створок, включая ювенильные створки из сростков, из кугусемской свиты, местонахождение Джаман-Сауран.

СЕМЕЙСТВО GRYPHAEIDAE VIALOV, 1936

ПОДСЕМЕЙСТВО EXOGYRINAE VIALOV, 1936

Род Aetostreon Bayle, 1878

Aetostreon subsinuatum (Leymerie, 1842)

Табл. IV, фиг. 1-3; табл. V, фиг. 1-3 (см. вклейку)

Еходуга subsinuata: Leymerie, 1842, с. 17, табл. XII, фиг. 3–7; Эристави, 1957, с. 44; Прозоровский и др., 1961, с. 124, табл. IX, фиг. 3.

Еходуга subsinuata var. falciformis: Leymerie, 1842, с. 16, 17, табл. XII, фиг. 5; Ренгартен, 1926, с. 62, табл. IV, фиг. 5, табл. VI, фиг. 1; Атлас..., 1949, с. 158, табл. XXVI, фиг. 5, табл. XXVII, фиг. 1 a, b, с.

Ostrea (Exogyra) couloni: Семенов, 1899, с. 71.

Exogyra couloni: Wollemann, 1900, с. 8, табл. I, фиг. 1.

Еходуга subsinuata forma typica: Ренгартен, 1926, с. 61, табл. IV, фиг. 4, табл. V, фиг. 1.

Еходуга subsinuata var. falciformis: Ренгартен, 1926, с. 62, табл. IV, фиг. 5, табл. VI, фиг. 1.

Еходуга subsinuata var. crimica: Эристави, 1957, с. 44, табл. II, фиг. 1.

Exogyra aff. subsinuata: Эристави, 1957, с. 44.

Exogyra subsinuata aff. var. falciformis: Эристави, 1957, с. 44.

Атрhidonta subsinuata: Атлас..., 1960, с. 199, табл. XVI, фиг. 1–4; Атлас..., 2005, с. 257, табл. XLI, фиг. 5.

Еходуга sp. nov. inden.: Богданова, 1961, с. 138, табл. III, фиг. 1–4.

Еходуга sp.: Богданова, 1961, с. 140, табл. II, фиг. 5.

Еходуга falciformis: Прозоровский и др., 1961, с. 125, табл. Х, фиг. 1, табл. XI, фиг. 1.

Aetostreon latissimum: Pugaczewska, 1975, с. 51, табл.VII– IX; Dhondt, Dieni, 1988, с. 38, табл. VIII, фиг. 1–7, табл. IX, фиг. 1–6, рис. 18.

Аetostreon subsinuatum: Богданова в Берриас..., 2012, с. 250, табл. XLIV, фиг. 13.

Лектотип (выбран авторами) — экз. Exogyra subsinuata, изображенный в работе М. Леймери (Leimerie, 1842, табл. XII, фиг. 3, левая створка); Франция, департамент Верхняя Марна; нижний мел, готерив.

Описание. Раковины средних и крупных размеров (высотой до 108 мм и длиной до 80 мм), толстостенные, сильно неравностворчатые, вытянутые в высоту, от треугольных, треугольноовальных, овальных до серповидных очертаний. Левая створка обычно сильно, реже умеренно выпуклая, с невыступающей макушкой, прижатой к заднему краю, и килем, делящим створку на переднее и заднее поля. Площадка прирастания различного размера - от полного отсутствия до очень большого размера, иногда она занимает практически всю закилевую часть створки. Киль обычно хорошо выраженный, реже сглаженный. Некоторые левые створки имеют выраженный радиальный сулькус (параллельный килю приближенный к заднему краю створки желобок). Наружная поверхность створки покрыта концентрическими грубыми чешуями роста. Иногда наблюдается слабо выраженная радиальная ребристость. Замочная площадка экзогироидного типа, но передний валик не всегда редуцирован полностью. Примакушечная полость отсутствует. Правая створка плоская, редко слабо вогнутая, покрыта грубыми концентрическими пластинами роста. Внутренняя поверхность створки гладкая. Замочная площадка аркообразно изогнута. Задний валик не всегда редуцирован, иногда не до конца редуцирован и передний валик. Зубовидный выступ отсутствует. Отпечаток мускула-замыкателя большого размера, овальной или округлой формы, смещен к заднему краю, слегка приближен к верхнему краю створки. Хоматы отсутствуют.

Размерыв мм и отношения. Былиизмерены высота (В), длина (Д) и выпуклость (Вып) 33 левых створок из разных местонахождений и разных стратиграфических уровней, а затем посчитаны коэффициенты удлинения (Д/В) и выпуклости (Вып/В). Результаты измерений были обработаны с помощью программы Past 3, где были построены поля корреляции высоты и длины (рис. 4, *a*), выпуклости и высоты (рис. 4, *б*) и коэффициентов выпуклости и удлинения (рис. 4, *в*). На полях корреляции хорошо видно, что значения измеренных величин и коэффициентов морфотипа falciformis (обозначен знаком "+") не выбиваются из значений типового морфотипа, что свидетельствует в пользу рассмотрения морфотипа falciformis именно в качестве морфотипа, а не самостоятельного вида.

И з м е н ч и в о с т ь. При первоописании вида Леймери выделил несколько вариететов (Leymerie, 1842, табл. XII, фиг. 3–7). В качестве типового вариетета Леймери рассматривал относительно изометричные раковины субтреугольных очертаний. Вариететы falciformis и aquilina характеризуются вытянутыми в высоту раковинами, falcifomis – с резко выраженным килем и наличием радиального сулькуса, aquilina – с сильновыпуклой левой створкой без резко выраженного киля. Вариетет dorsata обладает изометричной раковиной субтреугольных очертаний с выраженными радиальными складками.

Нами встречены раковины, соответствующие трем вариететам, выделенным Леймери: типовому, falciformis и dorsata. Наиболее многочисленны раковины типового вариетета. Вместе с ними в валанжине присутствуют раковины вариетета falciformis, а в готериве — единственная раковина вариетета dorsata. Вариетет dorsata, по-видимому, редко встречается, о чем свидетельствует отсутствие его упоминаний в литературе. Вариетет falciformis, напротив, встречается относительно часто, и был неоднократно описан различными авторами либо как отдельный вид, либо под другими видовыми названиями.

В настоящей статье вариететы, выделенные Леймери, рассматриваются как морфотипы вида А. subsinuatum. В пользу этого свидетельствует совместная встречаемость раковин, относимых к разным вариететам, наличие промежуточных по морфологии раковин в изученной коллекции, а также совместная встречаемость нескольких "вариететов"-морфотипов, отмеченная в других регионах (Pugaczewska, 1975; Dhondt, Dieni, 1988).

С р а в н е н и е. Вытянутые в высоту раковины морфотипа falciformis имеют сходство с видом А. imbricatum (Krauss, 1843) из валанжина Южной Африки. Этот вид детально описан М. Купером (Cooper, 1995, с. 5, фиг. 1, 5–7, 8 А–С). А. subsinuatum морфотип falciformis отличается от А. imbricatum более резким килем и маленькой не грифоидной макушкой.



Рис. 4. Поля корреляции измеренных признаков раковин Aetostreon subsinuatum (Leymerie): длины и высоты (*a*), длины и выпуклости (δ) и отношений длины к высоте (Д/В) и выпуклости к высоте (Вып/В). Измерения произведены на 33 левых створках. Точки соответствуют типовому морфотипу, плюсы — морфотипу falciformis.

От вида A. pilmatuegrossum (Rubilar et Lazo, 2009) (с. 730, фиг. 3-14) из валанжина Аргентины отличается строением киля, который у аргентинского вида имеет сложное строение и делится на первичный и вторичный.

Некоторые авторы (Pugaczewska, 1975; Dhondt, Dieni, 1988) включают вид А. subsinuatum в синонимику широко понимаемого вида A. latissimum (Lamarck, 1801), являющегося типовым видом рода Aetostreon (лектотип этого вида происходит из апта Франции, хранится в Музее естественной истории Парижа: http://coldb.mnhn.fr/catalognumber/mnhn/f/a50176). Однако типовые экземпляры двух этих видов существенно отличаются очертаниями и степенью выпуклости раковины (субтреугольная, более узкая и выпуклая раковина у А. subsinuatum и субовальная, широкая раковина у А. latissimum) и степенью развития киля (у A. subsinuatum киль сильнее выражен за счет того, что переднее и заднее поля створки, разделенные килем, круче падают по сравнению с A. latissimum), и происходят из разных ярусов мела. Наблюдения авторов над аптскими устрицами A. latissimum из Туркменистана показали, что виды A. subsinuatum и A. latissimum имеют заметные отличия в морфологии раковин, позволяющие рассматривать их в качестве разных видов. Эти отличия заключаются в: 1) меньших размерах A. subsinuatum; 2) более выпуклой форме раковин A. subsinuatum; 3) более выраженном киле у A. subsinuatum, делящим переднее и заднее боковые поля под меньшим углом, чем в случае A. latissimum; 4) округлом отпечатке мускула-замыкателя vA. subsinuatum (vA. latissimum отпечаток мускула-замыкателя вдавленный, почковидной формы, с вогнутым верхним краем); 5) более архаичном строении замочной площадки у A. subsinuatum (прогрессивное строение замочной площадки у A. latissimum выражено в полной редукции заднего бугорка, а также наличии углубления под задним бугорком на левых створках). Перечисленные отличия и разные диапазоны стратиграфического распространения позволяют различать A. subsinuatum и A. latissimum, а также предположить происхождение A. latissimum от A. subsinuatum.

Замечания. Морфологически близки к А. subsinuatum экзогиры, описанные из неокома Мексики Р. Имлеем (Imlay, 1937), которые по морфологии раковин должны рассматриваться в составе рода Aetostreon: А. reedi (Imlay, 1937) (там же, с. 566, табл. 77, фиг. 1–6, табл. 78, фиг. 1–7), А. putnami (Imlay, 1937) (там же, с. 566, табл. 81, фиг. 1–8) и А. tamaulipana (Imlay, 1937) (там же, с. 567, табл. 79, фиг. 1–5). Они встречаются совместно, начиная с основания мела, а различия между ними напоминают различия между морфотипами вида А. subsinuatum и заключаются в степени выраженности киля, а также в форме и очертаниях раковины. Вид А. reedi соответствует морфотипу falciformis, вид А. putnami — морфотипу aquilina, а вид А. tamaulipana — типовому морфотипу вида А. subsinuatum, хотя и обладает менее выраженным килем. Это позволяет предположить, что описанные Имлеем виды являются младшими синонимами вида А. subsinuatum. Тем не менее, доказательство этой точки зрения требует изучения коллекций из нижнего мела Мексики.

Материал. Типовой морфотип: четыре левые створки из местонахождения Сорбулак, лоны В. keyserlingi; четыре левые створки из лоны В. keyserlingi Шаира; одна левая и одна правая створка из лоны В. keyserlingi Кугусема; две левые створки из лоны Dichotomites spp. Сорбулака; одна левая створка из валанжина – готерива Карашимрау; три левых створки из готерива Чага-Булака; две левых створки и одна правая створка из готерива Шаира; одна целая раковина, две левых створки и четыре правых створки из готерива Когоз-Булака: три левых створки из кугусемской свиты Чага-Булака; одна левая и две правых створки из кугусемской свиты Таспаса; четыре левых створки и пять правых створок из кугусемской свиты Агачты. Морфотип falciformis: пять левых створок и одна целая раковина из лон В. keyserlingi и Polyptichites spp. валанжина Мангышлака (Карашимрау, Сорбулак). Морфотип dorsatum: единственная левая створка из готерива Мангышлака.

Распространение. Берриас–готерив Крыма; валанжин–готерив Мангышлака, Франции, Германии, Польши, Кавказа, Средней Азии; (?) нижний мел Мексики.

ПОЛОЖЕНИЕ GYROSTREA В СИСТЕМЕ OSTREOIDEA

Род Gyrostrea был выделен Х.Х. Миркамаловым (1963) в составе подсемейства Exogyrinae и рассматривался вместе с родом Pseudogyra как регрессивная ветвь экзогирин (Миркамалов, 1966). Позднее С. Френе (Freneix, 1982) на основании изучения морфологии и микроструктуры раковины Gyrostrea delettrei (Coquand, 1862) отнесла Gyrostrea к подсемейству Crassostreinae. Н. Мальхус (Malchus, 1990) рассматривал Gyrostrea в составе трибы Flemingostreini подсемейства Liostreinae. По нашему мнению, главными признаками для определения положения Gyrostrea в системе Ostreoidea являются: наличие хорошо выраженной примакушечной полости. отпечаток мускула-замыкателя почковидной формы, смещенный к задне-нижнему краю, а также способность к образованию сростков из нескольких раковин. Все эти признаки характерны для подсемейства Crassostreinae. Наличие радиальных складок у некоторых представителей Gyrostrea также сближает их с родом Crassostrea. Кроме того, спиральное закручивание замочной площадки на ранних стадиях онтогенеза иногда наблюдается у современных устриц Crassostrea gigas (Thunberg, 1793) (Косенко, 2016). Все вышеперечисленные признаки рода Gyrostrea свидетельствуют о необходимости рассматривать его в составе подсемейства Crassostreinae семейства Flemingostreidae.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ РОДА GYROSTREA

Предположение о происхождении рода Gvrostrea от представителей рода Curvostrea в аптеальбе было высказано Мальхусом (Malchus, 1996). Находка Gyrostrea bogdanovae sp. nov. в кугусемской свите (верхний готерив-баррем) Мангышлака позволяет выдвинуть другую гипотезу. Среди широко распространенных берриас-готеривских устриц морфологически близок к роду Gyrostrea вид "Liostrea" germaini (Coquand, 1869). Эти устрицы присутствуют и в берриасе-готериве Мангышлака. Вид характеризуется неравностворчатыми раковинами с выпуклыми левыми створками, вытянутыми в высоту замочными плошалками от субтреугольной до прямоугольной формы с выраженной ямкой для связки, наличием примакушечной полости, почковидным отпечатком мускула-замыкателя, смещенным к задне-нижнему краю, способностью к образованию сростков из нескольких раковин, а также плохо выраженной нерегулярной радиальной скульптурой. Кроме того, некоторые изученные нами экземпляры имеют спирально завернутую на ранних стадиях замочную площадку. Все эти признаки сближают устриц "L." germaini с родом Gyrostrea и позволяют рассматривать их в качестве предкового таксона. Таксономическое положение вида "L." germaini на наш взгляд дискусионно. Наличие у этого вида нерегулярных радиальных ребер не позволяет однозначно относить его к роду Liostrea, характеризующегося гладкой поверхностью левых створок. В то же время, не вызывает сомнений принадлежность "L." germaini к Crassostreinae. Уточнение систематического положения этого вида требует отдельного исследования и выходит за рамки этой статьи.

ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КОМПЛЕКСОВ УСТРИЦ МАНГЫШЛАКА

Уточненные данные по таксономическому составу и стратиграфическому распространению устриц Мангышлака позволяют сравнить комплексы устриц этого района с близлежащими регионами.

Данные о берриас-валанжинских устрицах Русской плиты крайне немногочисленны. Нами обнаружено лишь описание вида Ostrea limaciforme Gerasimov, 1955 из берриаса Московской и Рязанской областей (здесь этот вид рассматрива-

косенко, метелкин

	Регион						
Таксон	Мангышлак	Крым	Польша	Русская платформа	Урал	Сибирь	
Deltoideum delta	×						
Rastellum rectangularis	×	v					
Rhynchostreon? tombeckianum	×	v					
Rhynchostreon? etalloni			×				
"Pycnodonte" miranda	~						
Pycnogryphaea weberae		v					
"Liostrea" germaini	~	×					
Ceratostreon minos	~	×					
C. tuberculiferum		v	v				
Aetostreon subsinuatum		v					
"Ostrea" sanctae crucis			v				
Praeexogyra limaciforme				v			
P. lyapinensis					v		
P. siberica					v		
Pernostrea uralensis					v		
Deltoideum (Boreiodeltoideum)						v	
anabarensis							

Таблица 2. Распространение устриц в берриасе Мангышлака и сопредельных регионов (по данным: Герасимов, 1955; Захаров, 1963, 1966; Захаров, Месежников, 1974; Pugaczewska, 1975; Берриас..., 2012; Kosenko, 2017)

ется в составе рода Praeexogyra Charles et Maubeuge, 1952). С другой стороны, имеются обобщающие сведения по берриас—валанжинским устрицам Крыма (Берриас..., 2012), Польши (Pugaczewska, 1975), Урала и Сибири (Захаров, 1963, 1966; Захаров, Месежников, 1974; Kosenko, 2017). Эти данные позволяют сравнить таксономический состав устриц Мангышлака и приведенных выше регионов (табл. 2, 3).

Сравнение таксономического состава берриасских устриц Мангышлака и сопредельных регионов показывает, что наибольшее сходство наблюдается между Мангышлаком и Крымом, присутствуют четыре общих вида: R. (A.) rectangularis, Rh.? tombeckianum, "L." germaini, C. minos, широко распространенных в Тетической надобласти. Стоит отметить присутствие в берриасе Мангышлака вида D. delta. Этот вид типичен для верхней юры суббореальных бассейнов (оксфордкимеридж Англии, севера Франции и Нормандии, волжский ярус Русской платформы), экотонного бореально-тетического Польского бассейна (кимериджский-волжский ярусы), а присутствие D. delta в берриасе Мангышлака является наиболее поздней находкой вида. Стоит также отметить присутствие A. subsinuatum в берриасе Крыма, как наиболее раннее точно задокументированное появление вида, получившего в валанжине широкое распространение. Кроме того, обращает на

себя внимание присутствие представителей Русnodonteinae в Крыму и на Мангышлаке. В Крыму подсемейство представлено многочисленными находками вида Русподгурhaea weberae, а на Мангышлаке — видом "Руспоdonte" miranda, точная родовая принадлежность которого на данный момент не определена, но принадлежность к Руспоdonteinae не вызывает сомнений. Находки пикнодонтин в берриасе Мангышлака и Крыма являются к настоящему времени наиболее ранними находками представителей этого подсемейства.

Валанжинский комплекс устриц Мангышлака отличается от берриасского, главным образом, появлением в нем рода Aetostreon. В валанжине сходство наблюдается между Мангышлаком, Крымом и Польшей. Отмечаются общие виды: С. minos, A. subsinuatum. В Крыму и на Мангышлаке также присутствуют виды рода Rastellum – в Крыму продолжает существование R. (A.) rectangularis, на Мангышлаке этот вид замещается близким видом R. (R.) ex gr. macroptera.

Анализ распространения устриц показывает, что устричная фауна Мангышлака в берриасе и валанжине являлась типично тетической. Бореальное влияние эта фауна на себе не испытывала. Ее основу составляют широко распространенные от Польши до Северной Африки раннемеловые виды – "L." germaini, C. minos, A. subsinuatum. Типичные для Бореальной надобласти устрицы

РАННЕМЕЛОВЫЕ УСТРИЦЫ МАНГЫШЛАКА

Таксон	Регион			
	Мангышлак	Крым	Польша	Сибирь
Rastellum rectangularis		v		
Rastellum ex gr. macroptera	v			
Rhynchostreon? tombeckianum			v	
"Pycnodonte" miranda	v			
"Liostrea" germaini		v	v	
Ceratostreon minos	v	v	v	
Aetostreon subsinuatum	v	v	v	
"Ostrea" sanctae crucis			v	
Gryphaeostrea cf. lateralis			v	
Gryphaeostrea? arduennensis			v	
"Lopha" cf. cotteaui			v	
"Lopha" cf. eos			v	
Pernostrea cucurbita				v
Deltoideum (Boreiodeltoideum) anabarensis				v
Gryphaea borealis				v

Таблица 3. Распространение устриц в валанжине Мангышлака и сопредельных регионов (по данным: Захаров, 1963, 1966; Pugaczewska, 1975; Берриас..., 2012; Kosenko, 2017)

на Мангышлаке отсутствуют. Исключение составляет только вид D. delta, характерный для верхней юры суббореальных бассейнов и встречающийся в берриасе Мангышлака. Однако и этот вид исчезает уже к верхам берриаса.

* * *

Авторы благодарны Т.Н. Богдановой за переданную для изучения коллекцию устриц, а также за полезные советы, помощь в подборе литературы и замечания при работе над мангышлакской коллекцией; О.С. Дзюба — за ценные советы при подготовке статьи; С.В. Попову за рецензию рукописи статьи и конструктивные советы и замечания.

Работа выполнена при поддержке Китайской академии геологических наук (проект DD20190009), Национального фонда естественных наук Китая (проект 41730317), гранта РНФ № 18-17-00038 и проекта ФНИ № 0331-2019-0004 "Палеонтология, стратиграфия, биогеография бореальных и смежных с ними палеобассейнов и комплексное обоснование усовершенствования региональных стратиграфических схем мезозоя и кайнозоя Сибири". Работа является вкладом в проект UNESCO-IUGS 679.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Том 10. Нижний отдел меловой системы. М.: Гос. изд-во геол. лит-ры, 1949. 328 с.

Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. М.: Гос. науч.-тех. изд-во нефт. и горно-топл. лит-ры, 1960. 702 с.

Атлас раннемеловой фауны Грузии // Тр. Геол. ин-та АН Грузии. Нов. Сер. 2005. Вып. 120. 1–788 с.

Барабошкин Е.Ю. Раннемеловые проливы Русской плиты // Бюлл. МОИП, отд. геол. 2003. Т. 78. Вып. 4. С. 35–48.

Барабошкин Е.Ю. Раннемеловые проливы Северного полушария // Проливы Северного полушария в мелу и палеогене. М.: Изд-во геол. ф-та МГУ, 2007. С. 11–59.

Богданова Т.Н. Пелициподы валанжина Копет-Дага и их стратиграфическое распределение // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. 1961. Т. 46. Вып. 2. С. 126–151.

Богданова Т.Н. Берриасские и валанжинские устрицы Мангышлака // Второй Всесоюзный симп. по морфологии, системе, филогении и экогенезу двустворчатых моллюсков. Тез. докл. Тирасполь: Изд-во ТГПИ, 1978. С. 8–10.

Богданова Т.Н. Новые раннемеловые устрицы Мангышлака // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Вып. 5. М.: Наука, 1980. С. 26–28.

Берриас Горного Крыма. СПб.: "ЛЕМА", 2012. 472 с. Берриас Мангышлака. Л.: Наука, 1988. 204 с.

Валанжин Мангышлака. М.: Наука, 1983. 120 с.

Герасимов П.А. Руководящие ископаемые мезозоя центральных областей европейской части СССР. Часть 1. М.: Госгеолтехиздат, 1955. 379 с.

Захаров В.А. О позднеюрских и раннемеловых устрицах в арктических морях Сибири // Палеонтол. журн. 1963. № 4. С. 44–52.

Захаров В.А. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири (отряд Anisomyaria) и условия их существования. М.: Наука, 1966. 190 с.

Захаров В.А., Месежников М.С. Волжский ярус Приполярного Урала. Новосибирск: Наука, 1974. 216 с.

Косенко И.Н. О позднеюрских-раннемеловых устрицах рода Deltoideum Rollier (Bivalvia, Ostreoidea) Сибири // Палеонтол. журн. 2016. № 4. С. 21–30.

Миркамалов Х.Х. Классификация экзогир // Бюлл. МОИП, отд. геол. 1963. Т. 38. Вып. 5. С. 152–153.

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

Мордвилко Т.А. Основные горизонты с фауной пелиципод в разрезах нижнего мела Мангышлака // Тр. ВНИГРИ. Нов. Сер. 1953. Вып. 73. С. 337–352.

Прозоровский В.А., Коротков В.А., Мамонтова Е.В. и др. Неоком Западной Туркмении // Тр. Всес. науч.-иссл. геол. ин-та. Нов. Сер. 1961. Т. 51. С. 1–234.

Ренгартен В.П. Фауна меловых отложений Ассинско-Камбилеевского района на Кавказе // Тр. Геол. ком. Н. сер. 1926. Вып. 147. С. 1–132.

Савельев А.А., Василенко В.П. Фаунистическое обоснование стратиграфии нижнемеловых отложений Мангышлака // Тр. ВНИГРИ. 1963. Вып. 218. С. 248–300.

Семенов В.П. Фауна юрских образований Мангышлака и Туаркыра // Тр. СПб. об-ва естествоиспыт. 1896. Т. 24. С. 1–79.

Семенов В.П. Фауна меловых образований Мангышлака и некоторых пунктов Закаспийского края // Тр. СПб. об-ва естествоиспыт. 1899. Т. 28. С. 1–178.

Стратиграфия СССР. Меловая система. Полутом 1. М.: Недра, 1986. 340 с.

Эристави М.С. Сопоставление меловых отложений Грузии и Крыма. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 83 с.

Cooper M.R. Exogyrid oysters (Bivalvia: Gryphaeoidea) from the Cretaceous of southeast Africa. Part 1 // Durban Mus. Novit. 1995. V. 20. P. 1–48.

Dhondt A.V., Dieni I. Early Cretaceous bivalves of Eastern Sardinia // Mem. Scienze Geol. 1988. V. 40. P. 1–97.

Freneix S. Disparité microstructurale du test entre Gryphaeostrea et Gyrostrea (huitres du Crétacé – Miocène). Novelle classification du genres // Ann. Paléontol. (Invertébr.). 1982. V. 66. № 3. P. 67–134.

Imlay R.W. Lower Neocomian fossils from the Miquihuana Region, Mexico // J. Paleontol. 1937. V. 11. № 4. P. 552–574.

Kosenko I.N. Late Jurassic–Early Cretaceous oysters from Siberia: A systematic review // Acta Palaeontol. Pol. 2017. V. 62. № 4. P. 759–778.

Kosenko I.N. The origin of the Pycnodonteinae and relationship between gryphaeas and true pycnodontes // Acta Palaeontol. Pol. 2018. V. 63. Nº 4. P. 769–778.

Leymerie M.A. Mémoire sur le terrain Crétacé de l'Aube. Partie 2 // Mém. Soc. géol. France. 1842. T. 5, pt. 1. P. 1–34.

Malchus N. Revision der Kreide-Austern (Bivalvia: Pteriomorphia) Ägyptens (Biostratigraphie, Systematik) // Berlin. Geowiss. Abh. Reihe A. 1990. Bd 125. S. 1–231.

Malchus N. Palaeobiogeography of Cretaceous oysters (Bivalvia) in the Western Tethys // Mitt. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Hamburg. 1996. H. 77. P. 165–181.

Pugaczewska H. Neocomian oysters from Central Poland // Acta Palaeontol. Pol. 1975. V. 20. № 1. P. 47–72.

Rubilar A.E., Lazo D.G. Description of Aetostreon pilmatuegrossum sp. nov. from the Lower Cretaceous of Argentina (Nequén Basin), and significance of the conservative left valve morphology in oysters of the genus Aetostreon Bayle // Cret. Res. 2009. V. 30. P. 727–748.

Wollemann A. Die Bivalven und Gastropoden des deutschen und holländischen Neocoms // Abh. König. Preuss. Geol. Landesanst. N. F. 1900. H. 31. S. 1–180.

Объяснения к таблице IV

Все изображения даны в натуральную величину.

Фиг. 1–3. Aetostreon subsinuatum (Leymerie): 1 – экз. ЦКП "Геохрон" (ИНГГ СО РАН) № 2087/21, морфотип falciformis, левая створка: 1а – вид на внешнюю поверхность, 1б – вид на внутреннюю поверхность; Казахстан, п-ов Мангышлак, Чага-Булак; готерив; 2– экз. ЦКП «Геохрон» (ИНГГ СО РАН) № 2087/22, типовой морфотип, левая створка: 2а – вид на внешнюю поверхность, 2б – вид на внутреннюю поверхность; Казахстан, п-ов Мангышлак, Шаир; готерив; 3 – экз. ЦКП "Геохрон" (ИНГГ СО РАН) № 2087/23, типовой морфотип, левая створка: 3а – вид на внешнюю поверхность; Казахстан, п-ов Мангышлак, Шаир; готерив; 3 – ность, 3б – вид на внутреннюю поверхность; Казахстан, п-ов Мангышлак, Шаир; готерив.

Объяснение к таблице V

Все изображения даны в натуральную величину.

Фиг. 1–3. Aetostreon subsinuatum (Leymerie): 1– экз. ЦКП "Геохрон" (ИНГГ СО РАН) № 2087/24, морфотип falciformis, левая створка: 1а – вид на внешнюю поверхность, 1б – вид на внутреннюю поверхность; Казахстан, п-ов Мангышлак, Сорбулак; валанжин, лона Buchia keyserlingi; 2 – экз. ЦКП "Геохрон" (ИНГГ СО РАН) № 2087/25, морфотип dorsatum, левая створка: 2а – вид на внешнюю поверхность, 2б – вид на внутреннюю поверхность; Казахстан, п-ов Мангышлак, точное местонахождение неизвестно; готерив; 3 – экз. ЦКП "Геохрон" (ИНГГ СО РАН) № 2087/26, морфотип falciformis, левая створка: 3а – вид на внешнюю поверхность, 3б – вид на внутреннюю поверхность; Казахстан, п-ов Манстан, п-ов Мангышлак, Шаир; валанжин, лона Buchia keyserlingi.

Early Cretaceous Oysters from Mangyshlak: Taxonomic Composition, Stratigraphic and Palaeobiogeographic Distribution

I. N. Kosenko, E. K. Metelkin

Based on the study of the representative collection of the Berriassian-Barremian oysters from Mangyshlak, information on their taxonomic composition, stratigraphic and palaeobiogeographic distribution was clarified. A new species, *Gyrostrea bogdanovae* sp. nov. from the Kugusem Formation (Hauterivian–Barremian), which is currently the oldest species of the genus *Gyrostrea*, as well as *Aetostreon subsinuatum* (Leymerie, 1842) (with three morphotypes: typical, falciformis and dorsatum) are described from Mangyshlak for the first time.

Keywords: Bivalvia, oysters, Lower Cretaceous, Mangyshlak, new species, Aetostreon, Gyrostrea

УДК 564.53:551.762

НОВЫЕ ДАННЫЕ О БАЙОС-БАТСКИХ PARKINSONIIDAE (AMMONOIDEA, PERISPHINCTOIDEA)

© 2020 г. В. В. Митта^{*a*, *c*, *, Ю. А. Бакарюкина^{*a*, *b*, **}}

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия ^bМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия ^cЧереповецкий государственный университет, Москва, Россия *e-mail: mitta@paleo.ru **e-mail: bakaryukina2010@yandex.ru Поступила в редакцию 18.06.2019 г. После доработки 24.06.2019 г.

Принята к публикации 24.06.2019 г.

Проанализированы некоторые особенности строения лопастной линии взрослых представителей сем. Parkinsoniidae. Установлено, что у родов Caumontisphinctes, Pseudocosmoceras, Sokurella и большинства Rarecostites вентральная лопасть (V) глубже первой боковой (U). У микроконхов поздних Rarecostites, а также у Parkinsonia и Oraniceras, напротив, лопасть V мельче лопасти U; у макроконхов они могут быть примерно равными по глубине. С учетом данных по морфогенезу раковины и скульптуры и хроностратиграфической последовательности таксонов предложена схема филогенеза семейства в объеме подсемейств Parkinsoniinae Buckman (роды Caumontisphinctes, Rarecostites, Parkinsonia и Oraniceras) и Pseudocosmoceratinae Sasonov (роды Pseudocosmoceras и Sokurella). Подтверждается правильность отнесения Djanaliparkinsonia к подсем. Garantianinae (Stephanoceratidae), на основе сходства строения лопастной линии.

Ключевые слова: Ammonoidea, Parkinsoniidae, Pseudocosmoceratinae, средняя юра, верхний байос, нижний бат, филогения

DOI: 10.31857/S0031031X20030101

введение

Аммониты семейства Parkinsoniidae распространены в позднем байосе и раннем бате по всей северной периферии океана Тетис от Центральной Азии до Западной Европы и имеют важное значение для подразделения и корреляции вмещающих отложений. Семейство было установлено С. Бакменом (Buckman, 1920). Изначально в его состав было вполне определенно включено восемь родов (Parkinsonia, Strenoceras, Garantiana, Baculatoceras, Subparkinsonia, Bigotites, Pseudobigotella, Caumontisphinctes) и, кроме этого, условно еще три рода (Choffatia, Leptosphinctes, Vermisphinctes).

За прошедшее столетие объем семейства неоднократно менялся, как за счет установления принадлежности части перечисленных родов к семействам Stephanoceratidae и Perisphinctidae, так и за счет отнесения к Parkinsoniidae вновь установленных родов. В итоге из первоначального перечня, помимо номинального рода Parkinsonia, в составе Parkinsoniidae к настоящему времени остался только род Caumontisphinctes. Неоднократно ставился под сомнение и ранг Parkinsoniidae – некоторые исследователи предпочитали рассматривать его как подсемейство, в составе сем. Stephanoceratidae или сем. Perisphinctidae. Различались также мнения о происхождении паркинсониид являются они непосредственными дериватами Stephanoceratoidea, или же должны относиться к Perisphinctoidea, как таксон, происходящий от Perisphinctidae (впрочем, последние тоже ведут свое начало от стефаноцератоидей). Указанные различия в понимании ранга таксона, его объема и происхождения обсуждались или приведены в многочисленных специальных публикациях и сводных работах (Arkell, 1957; Schindewolf, 1965; Donovan et al., 1981; Безносов, Кутузова, 1982; Schlegelmilch, 1985 и др.). В составе Parkinsoniidae было выделено также подсемейство Pseudocosmoceratinae с типовым родом Pseudocosmoceras Murashkin (Сазонов, 1960).

Мы понимаем Parkinsoniidae как семейство в объеме двух подсемейств: Parkinsoniinae и Pseudocosmoceratinae. В составе Parkinsoniinae Buckman, 1920 нами рассматриваются роды Caumontisphinctes Buckman, 1920 [M, m] (включая Infraparkinsonia Westermann, 1956, как младший субъективный синоним), Rarecostites Besnosov et Kutuzova, 1982 [M, m], Parkinsonia Bayle, 1878 [M, m] (включая Gonolkites Buckman, 1925 и Durotrigensia Buckman, 1928, как младшие субъективные синонимы) и Oraniceras Flamand, 1911 [M, m]. Сюда же относится очень плохо изученный, известный лишь из Грузии род Okribites Kakhadze, 1937. В составе Pseudocosmoceratinae Sasonov, 1960 нами рассматриваются роды Pseudocosmoceras Murashkin, 1930 [M, m] (включая Medvediceras Nikolaeva, 1967, как младший субъективный синоним) и Sokurella Mitta, 2004 [M, m].

Несмотря на долгую историю изучения, филогенетические взаимоотношения паркинсонииид остаются недостаточно ясными. Филетическая линия Caumontisphinctes
→ Raracostites → Parkinsonia \rightarrow Oraniceras номинального подсемейства, несмотря на некоторые лакуны, представляется вполне логичной и подтверждается хроностратиграфической последовательностью таксонов. Филогенез Pseudocosmoceratinae, ареал которых ограничен акваторией позднебайосского-раннебатского Южнорусского морского бассейна (южная часть Русской платформы от Нижнего Поволжья на востоке до Донбасса на западе и Северный Кавказ) изучен еще явно неполно. В статье предпринята попытка реконструкции филогенеза Parkinsoniidae с учетом особенностей строения лопастных линий взрослых раковин. Данные по изформы раковины и скульптуры менению паркинсониид в процессе их исторического развития присутствуют в большинстве процитированных работ и ниже рассматриваются лишь в необходимом объеме.

Цифровые фотографии аммонитов выполнены С.В. Багировым (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, ПИН), которому авторы выражают глубокую благодарность. Зарисовки лопастных линий выполнены одним из авторов, Ю.А. Бакарюкиной. Аммониты, чьи изображения и лопастные линии приведены в работе, хранятся в ПИН (Москва), Государственном геологическом музее им. В.И. Вернадского РАН (ГГМ, Москва) и Центральном научно-исследовательском геолого-разведочном музее им. акад. Ф.Н. Чернышева (ЦНИГРМ, С.-Петербург).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ ЛОПАСТНЫХ ЛИНИЙ

Детальные исследования онтогенеза лопастной линии различных таксонов Parkinsoniidae, проведенные предшествующими исследователями, не привели к консенсусу о систематическом составе и филогении паркинсониид. Мнение одного из крупнейших исследователей лопастных линий мезозойских аммонитов О. Шиндевольфа о принадлежности Parkinsoniidae к Stephanoceratoidea (Schindewolf, 1923, 1965) в последние несколько десятилетий поддерживалось только Р. Шлегельмильхом (Schlegelmilch, 1985). Немало сил отдал изучению онтогенезов и отдельных лопастных линий юрских аммонитов, в том числе паркинсониид, Н.В. Безносов, считавший несомненной их принадлежность к перисфинктоидеям (Безносов, Кутузова, 1982; Безносов, Митта, 1993, 1995).

Наши попытки изучить полный онтогенез лопастной линии позднебайосских-раннебатских аммонитов не увенчались успехом из-за сохранности материала, представленного преимущественно не-кальцитовыми ядрами, иногда с остатками раковины. Поэтому авторами проведено сравнительное изучение отдельных лопастных линий различных видов Parkinsoniidae и некоторых других одновозрастных таксонов, для возможного прояснения вопросов их филогении. Такие исследования уже проводились в истории изучения паркинсониид, когда зарисовки отдельных лопастных линий (Wetzel, 1911; Nicolesco, 1928) использовались для характеристики видов, что позволило в итоге проследить эволюционную линию паркинсониин ("Parkinsonia" s.l. у указанных авторов) от Caumontisphinctes до Oraniceras.

На рис. 1 представлены зарисовки лопастных линий северокавказских Rarecostites — взрослых микроконхов, молодого макроконха сходного с ними размера, и взрослого, судя по размерам, макроконха. На всех зарисовках видно, что глубина первой боковой лопасти (U) заметно меньше, чем вентральной лопасти (V). Это особенно выражено у микроконхов и молодого макроконха. Такое же соотношение наблюдается у следующего вида этого рода, R. donezianus (Borissjak) — вентральная лопасть заметно глубже у микроконха и почти равна по глубине первой боковой лопасти на взрослых стадиях макроконха (рис. 2).

Литературные данные не совсем совпали с нашими наблюдениями. Так, В. Ветцель (Wetzel, 1911, рис. 31-35) изобразил лопастные линии установленных им видов Parkinsonia subarietis и P. acris (относимых нами к роду Rarecostites, при этом второе видовое название является младшим субъективным синонимом первого; см. Митта, 2017). На этих зарисовках соотношение глубины лопастей V и U варьирует – то одна из них глубже, то они равны. К сожалению, из работы Ветцеля остается неясным, с каких экземпляров (макроконхов или микроконхов) были зарисованы лопастные линии. Но, пересмотрев несколько десятков раковин северокавказских рарекоститов, мы все же нашли экземпляр микроконха, у которого лопасти V и U равны по глубине на взрослой раковине (рис. 3).

К. Николеско также изобразил лопастные линии "Parkinsonia subarietis" и "P. orbignyana" (Ni-



Рис. 1. Лопастные линии Rarecostites: *a* − R. sherstyukovi Mitta, взрослый микроконх, паратип ПИН, № 5546/67, при $B = 13 \text{ мм}; \delta - R.$ subarietis (Wetzel), взрослый микроконх, экз. ПИН, № 5546/36 (Митта и др., 2018, табл. II, фиг. 4), при B = 15 мм; e - R. kyafarensis Mitta, молодой макроконх, экз. ПИН № 5546/68 (изображен на табл. VI, фиг. 1; см. вклейку), при B = 16.5 мм; e - R. mutabilis (Nicolesco), взрослый макроконх, экз. ПИН, № 5546/145 (Митта и др., 2018, табл. II, фиг. 1), при B = 44 мм.



Рис. 2. Лопастные линии Rarecostites donezianus (Borissjak): *a* – микроконха (по: Борисяк, 1908, табл. IX, фиг. 6b); *δ* – макроконха (по: Борисяк, 1908, табл. IX, фиг. 6d; аммонит изображен там же, табл. VII, фиг. 1).



Рис. 3. Лопастная линия Rarecostites sherstyukovi Mitta, микроконх, экз. ПИН, № 5546/77 (изображен в: Митта, 2017, рис. 5, a-e), при B = 10 мм.



Рис. 4. Лопастная линия Caumontisphinctes aff. gruibingensis Dietl, микроконх, экз. ПИН, № 5546/190 (изображен на табл. VI, фиг. 8), при B = 7 мм.

colesco, 1928, рис. 9, 10), у которых лопасть U заметно глубже лопасти V. Аммониты, с которых зарисованы эти линии, изображены в работе Николеско и являются микроконхами; по нашему мнению, они относятся к Rarecostites rarecostatus (Buckman).

Предковым для Rarecostites (и всех остальных паркинсониид) считается род Caumontisphinctes. Нам удалось зарисовать лопастную линию лишь у одного микроконха этого рода, у которого глубина первой боковой лопасти оказалась заметно меньше глубины вентральной (рис. 4). Зарисовки лопастных линий нескольких макроконхов и микроконхов этого рода привел Г. Дитль (Dietl, 1980, рис. 3, 5), и у всех этих аммонитов лопасть V также глубже лопасти U.

На рис. 5 приведены зарисовки лопастных линий микроконха и макроконха рода Parkinsonia, не достигших еще зрелости. Хорошо видно, что глубина вентральной лопасти этих аммонитов заметно меньше глубины первой боковой. Раковины паркинсоний в нашей коллекции в большинстве своем оказались непригодными для изучения лопастной линии из-за своей сохранности, кроме нескольких экземпляров. Однако лопастные линии этого рода хорошо охарактеризованы в уже упомянутой выше работе Николеско (Nicolesco, 1928). Этим исследователем наглядно по-



Рис. 5. Лопастные линии Parkinsonia sp.: a – микроконх, экз. ПИН, № 5546/230 (изображен на табл. VII, фиг. 2; см. вклейку), при В = 14.5 мм; δ – молодой макроконх, экз. ПИН, № 5546/240 (изображен на табл. VII, фиг. 1), при В = 19 мм.

казано, что на ранних стадиях развития лопасть V глубже лопасти U, а по мере взросления это соотношение оказывается обратным.

Следующий представитель подсемейства Parkinsoniinae — род Oraniceras. Несмотря на достаточно хорошую выборку этого рода в наших коллекциях, удалось зарисовать лопастные линии микроконхов только фрагментарно, для одного вида (рис. 6). Но и по этим зарисовкам видно, что первая боковая лопасть у этих аммонитов заметно глубже, чем вентральная. Лопастные линии макроконхов Oraniceras зарисованы для нескольких видов (рис. 7), в этом случае лопасти U и V практически равны по глубине.

Зарисовки лопастных линий представителей рода Pseudocosmoceras хорошо представлены в работах А.А. Борисяка (1908, рис. 5, a-c), и П.К. Мурашкина (1930, рис. 6–8, 10, 12). Мы воспроизводим здесь часть этих рисунков, а также приводим наши собственные зарисовки лопастной линии различных таксонов этого подсемейства (рис. 8). Хорошо видно, что глубина первой боковой лопасти Pseudocosmoceras обычно вдвое меньше глубины вентральной – как у микроконхов, так и у макроконхов. У макроконха рода Sokurella, с мелкоразмерной раковиной, эта разница менее заметна (рис. 8, ∂).

Результаты изучения были бы недостаточно корректными без сравнения лопастных линий паркинсониид с таковыми близкородственных стефаноцератид и перисфинктид из сходных по возрасту отложений. Поэтому были сделаны зарисовки лопастных линий некоторых других аммонитин позднего байоса. У представителей рода Djanaliparkinsonia, изначально описанного как подрод рода Parkinsonia (Кутузова, 1975) в семей-



Рис. 6. Лопастные линии микроконхов Oraniceras scythicum Mitta: $a - 3\kappa_3$. ПИН, № 5546/141 (изображен в: Митта и др., 2017, табл. І, фиг. 1), при В = 13 мм; $\delta - 3\kappa_3$. ПИН, № 5546/4 (изображен в: Митта, 2015, табл. III, фиг. 3), при В = 14 мм; $a - 3\kappa_3$. ПИН, № 5546/232 (изображен на табл. VI, фиг. 2), при В = 22 мм; $a - 3\kappa_3$. ПИН, № 5546/3 (изображен в: Митта, 2015, табл. III, фиг. 2), при В = 22 мм; $d - 3\kappa_3$. ПИН, № 5546/6 (изображен в: Митта, 2015, табл. III, фиг. 2), при В = 24 мм; $d - 3\kappa_3$. ПИН, № 5546/6 (изображен в: Митта, 2015, табл. III, фиг. 5), при В = 24 мм.

стве Parkinsoniidae, лопастная линия имеет иные очертания. Сравнительно узкая первая боковая лопасть значительно глубже вентральной, особенно у макроконхов; кроме того, лопастные линии у этих аммонитов гораздо менее рассеченные, чем у паркинсониид при сходных размерах (рис. 9, a-e). В то же время контур лопастной линии джаналипаркинсоний очень сходен с таковым у рода Garantiana (подсем. Garantianinae семейства Stephanoceratidae) (рис. 9, d).

Гораздо ближе к паркинсониидам лопастная линия Leptosphinctes (Perisphinctidae, подсем. Leptosphinctinae). Отчетливо трехраздельная, как и у паркинсониид, первая боковая лопасть у этого рода значительно мельче вентральной (рис. 10).



Рис. 7. Лопастные линии макроконхов Oraniceras: *a* − O. mojarowskii (Masarowich), экз. ГГМ, № 09441 (изображен в: Мурашкин, 1930, табл. VII, фиг. 1–3; Гуляев, 2019, табл. I, фиг. 2), при B = 70.5 мм; δ − O. besnosovi Mitta et Seltzer, экз. ГГМ, № 09706 [CR-2779] (изображен в: Митта и др., 2004, табл. 2, фиг. 2), при B = 63.5 мм; *в* − O. gyrumbilicum (Quenstedt), экз. ПИН, № 5546/257 (изображен на табл. VII, фиг. 3), при B = 55.5 мм.



Рис. 8. Лопастные линии Pseudocosmoceratinae: *a*, δ – Pseudocosmoceras michalskii (Borissjak): *a* – ювенильная раковина (по: Борисяк, 1908, табл. IX, фиг. 5а; аммонит изображен там же, табл. III, фиг. 17), δ – макроконх (по: Борисяк, 1908, табл. IX, фиг. 5с); *в* – Р. inclarum Murashkin, экз. ГГМ, № 09447 [VI-62/9] (изображен в: Мурашкин, 1930, табл. 9, фиг. 18–20; Митта, 2004, табл. III, фиг. 8), при В = 9 мм; *е* – Р. masarowici Murashkin, макроконх, экз. ГГМ, № 09445 [VI-62/7] (изображен в: Мурашкин, 1930, табл. 9, фиг. 13, 14, 17; Митта, 2004, табл. IV, фиг. 1), при В = 25.5 мм; *д* – Sokurella galaczi Mitta, макроконх, экз. ГГМ, № 09673 [CR-2698a] (изображен в: Митта и др., 2004, табл. 1, фиг. 3; здесь, табл. VI, фиг. 3), при В = 16 мм.


Рис. 9. Лопастные линии Garantianinae: a-e — Djanaliparkinsonia alanica Mitta: a — взрослый микроконх, экз. ПИН, № 5546/224 (изображен на табл. VI, фиг. 6) при В = 19 мм; δ — молодой макроконх, экз. ПИН, № 5546/225 (изображен на табл. VI, фиг. 5) при В = 17 мм; e — взрослый макроконх, экз. ПИН, № 5546/223 (изображен на табл. VI, фиг. 4) при В = 43 мм; e — взрослый макроконх, экз. ПИН, № 5546/223 (изображен на табл. VI, фиг. 4) при В = 43 мм; e — взрослый макроконх, экз. ПИН, № 5546/140 (изображен на табл. VI, фиг. 7) при В = 16 мм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сходство лопастной линии Parkinsoniidae и Perisphinctidae свидетельствует о правильности объединения их в одном надсемействе Perisphinctoidea (Arkell, 1950; Westermann, 1956; и др.) и близком родстве первых паркинсониид с Leptosphinctes (Pavia, 1973; Безносов, Кутузова, 1982). Большие отличия лопастной линии Djanaliparkinsonia от таковой паркинсониид и несомненное сходство с лопастной линией Garantiana указывают на правильность выведения рода Djanaliparkinsonia из состава семейства Parkinsoniidae и отнесения к Stephanoceratoidea (Stephanoceratidae, Garantianinae) (Митта, 2018).

Суммируя полученные нами результаты с данными предшествующих исследователей, можно считать установленным, что соотношение глубины вентральной и первой боковой лопастей меняется как в онтогенезе отдельных таксонов, так и в филогенезе Parkinsoniidae, и является важным признаком для реконструкции эволюции этого семейства. На ранних стадиях развития раковины у всех паркинсониид вентральная лопасть глубже первой боковой. Это соотношение сохраняется и для лопастной линии взрослых раковин древнейших (pacцвет в хрон Niortense) представителей семейства, рода Caumontisphinctes – как для микроконхов, так и для макроконхов. У более молодых Rarecostites (расцвет в фазу Subarietis) в строении лопастной линии начинаются эволюционные изменения. У большинства микроконхов Rarecostites лопасть V все еще глубже лопасти U, но у микроконха последнего (западноевропейского) представителя рода, R. rarecostatus (Buckman) первая боковая лопасть на взрослой раковине становится заметно глубже вентральной. Отметим сразу, что такое изменение сохраняется у микроконхов Parkinsoniinae и далее, у родов Parkinsonia и Oraniceras; у макроконхов этих таксонов различия в глубине лопастей V и U несущественны, что можно объяснить большей природной консервативностью самок.

В эндемичной линии Pseudocosmoceratinae (Pseudocosmoceras \rightarrow Sokurella) соотношение глубины лопастей остается архаичным: лопасть V



Рис. 10. Лопастная линия Leptosphinctes sp., взрослый макроконх, экз. ПИН, № 5546/247 (изображен на табл. VI, фиг. 9), при В = 22.5 мм.



Рис. 11. Оригиналы к работе Борисяка (1908): a-e – Rarecostites donezianus (Borissjak), a-e – лектотип ЦНИГРМ, № 77/314: a – с устья, δ – сбоку, e – с вентральной стороны; e – паралектотип ЦНИГРМ, № 78/314, сбоку; ∂ , e – Pseudocosmoceras michalskii (Borissjak), лектотип ЦНИГРМ, № 71/314: ∂ – с вентральной стороны, e – сбоку.

всегда глубже лопасти U, независимо от принадлежности к микроконхам или макроконхам. Очевидно, что это дериваты рода Rarecostites, исходя в том числе из стратиграфического распространения, совпадающего с таковым Parkinsonia и Oraniceras (верхи хронозоны Parkinsoni – низы хронозоны Zigzag).

Типичные представители Rarecostites rarecostatus, завершающего филолинию микроконхов этого рода в Западной Европе, как показывают наши последние исследования, в Южнорусском бассейне отсутствуют. Место этого вида, по-видимому, здесь занимает R. donezianus, впервые описанный из Донбасса (Борисяк, 1908) и только недавно обнаруженный на Северном Кавказе (Митта и др., 2017). Тип этого вида не был до сих пор обозначен (обсуждение см.: Митта, 2017), поэтому мы обозначаем здесь как лектотип экземпляр, изображенный Борисяком (1908, табл. IV, фиг. 3), и приводим фотографии – его и одного из паралектотипов (рис. 11, $a-\epsilon$). Для R. donezianus характерны длинные первичные ребра, с бугорками в точке ветвления очень близко к наружной стороне; на вентральной стороне располагаются еще два ряда бугорков, отделенных срединной бороздой.

В верхней части подзоны Subarietis на р. Кяфар (Карачаево-Черкесия) изредка встречаются аммониты, отличающиеся от типичных R. subarietis (Wetzel) длинными и гуще расположенными первичными ребрами с бугорками в точке ветвления и гребневидно приподнятыми на вентральной стороне кончиками ветвей. Эта аберрация, скорее всего, и привела в итоге к появлению R. donezianus, найденных на Кяфаре выше по разрезу, в слоях с Parkinsonia djanelidzei.

Первые Pseudocosmoceras отличаются выраженным трендом к еще большему удлинению первичных ребер со слиянием латерального и вентрального ряда бугорков и трансформации их в мелкие зубчики, при этом на ядрах первичные ребра сглаживаются (ослабленная скульптура является диагностическим признаком для всего подсемейства Pseudocosmoceratinae). Типовой экземпляр для типового вида рода, P. michalskii (Borissjak), также не был до сих пор предложен. Мы обозначаем здесь как лектотип экземпляр, изображенный Борисяком (1908, табл. III, фиг. 18), и приводим его фотографии (рис. 11, ∂ , e).

Род Sokurella известен лишь по типовому виду, S. galaczi Mitta. В недавней работе Д.Б. Гуляева (2019) сокуреллы рассматриваются в ранге подрода рода Oraniceras в качестве микроконхов последнего, включенного Гуляевым в подсемейство Pseudocosmoceratinae. К сожалению, этот исследователь не обратил внимания, что голотип



Рис. 12. Филогенетическая схема семейства Parkinsoniidae Buckman, 1920.

Sokurella galaczi (Митта, 2004, табл. III, фиг. 1) представляет собой взрослую раковину с типичной для макроконхов паркинсониид жилой камерой со слабо выраженной скульптурой и простым (и хорошо сохранившимся) устьевым краем. Микроконхи сокурелл вдвое меньше в диаметре и сохраняют хорошо выраженные вторичные ребра и на жилой камере (там же, фиг. 2, экз. в нижней части конкреции). Рельефность скульптуры микроконхов на взрослой жилой камере (по сравнению с "лысеющими" с возрастом макроконхами) характерна и для других паркинсониид, да и среднеюрских перисфинктоидей в целом. Это подтверждается изображениями взрослых микроконхов Oraniceras (Hahn, 1970, табл. 3, фиг. 3-5, 11, 12; Dietl, 1977, табл. 5, фиг. 3; Callomon et al., 1987, табл. 2, фиг. 2; Dietze, Dietl, 2006, табл. 9, фиг. 1; Митта, 2015, табл. III, фиг. 2; табл. IV, фиг. 3). Впрочем, установленные Гуляевым новые виды "Sokurella" pletniovkae и "S." elshankae также сохраняют хорошо выраженную на жилой камере скульптуру. По всей вероятности, "S." pletniovkae представляет собой микроконх вида Oraniceras mojarowskii (Masarowich), а названия Oraniceras calvum Gulyaev и О. issae Gulyaev являются младшими субъективными синонимами О. mojarowskii, установленного А.Н. Мазаровичем (1923) по макроконху. Сохранность типового материала по новым таксонам в статье Гуляева оставляет желать лучшего, и экземпляры, указанные там как Sokurella elshankae Gulyaev, мы можем определить лишь как Parkinsonia ? sp.

Гуляев рассматривает род Oraniceras в составе Pseudocosmoceratinae, предполагая его происхождение от Pseudocosmoceras. Мы полагаем, что взрослые макроконхи первых представителей Oraniceras – O. scythicum на Сев. Кавказе (Митта, 2015) и O. "n. sp. aff. fretense" в Юж. Германии (Diеtze, Dietl, 2006) — еще очень близки к макроконхам, ранее выделявшимся как Gonolkites поздних Parkinsonia. Хорошо выраженная скульптура Oraniceras на ранних стадиях развития и приведенные выше данные по строению лопастной линии свидетельствуют в пользу отнесения этого рода к Parkinsoniinae. В качестве переходного звена от Parkinsonia к Oraniceras может рассматриваться форма, описанная из пограничных отложений байоса и бата Юж. Германии как Parkinsonia cf. vermicularis (Buckman) (Dietl et al., 1983, рис. 2, *a*).

Филогенетическая схема семейства Parkinsoniidae, составленная в соответствии с представлениями авторов, приведена на рис. 12.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Филогенез семейства Parkinsoniidae был в общих чертах выяснен в последние десятилетия и без изучения особенностей лопастной линии – на основе уточнения стратиграфической последовательности таксонов разного ранга и выявления эволюционных трендов в развитии внешней морфологии родов. Тем не менее, сравнительное изучение даже отдельных элементов лопастной линии взрослых (и не совсем взрослых) раковин оказалось довольно полезным для решения спорных вопросов систематики. При этом выявились и любопытные расхождения в эволюционных процессах по разным группам признаков.

Система паркинсониид выстроена, прежде всего, на основе различий в развитии скульптуры. У представителей подсемейства Parkinsoniinae скульптура рельефная и сохраняется обычно в том или ином виде практически до конца фрагмокона, a у Pseudocosmoceratinae ребра слабо выражены, начиная с ювенильных оборотов. Но если брать за основу систематики признак "лопасть V глубже лопасти U", то линия Caumontisphinctes \rightarrow \rightarrow Rarecostites \rightarrow Pseudocosmoceras \rightarrow Sokurella является основным стволом развития семейства. со стабильным сохранением "архаичного" строения лопастной линии, а линия Rarecostites rarecostatus \rightarrow Parkinsonia \rightarrow Oraniceras лишь боковой ветвью. Заметим, что правило "лопасть V глубже лопасти U" распространяется на многих, если не на всех, байос-батских перисфинктид, от которых, собственно, и происходят паркинсонииды. Важным наблюдением мы считаем некоторую консервативность макроконхов поздних Parkinsoniinae, у которых изменение контура лопастной линии происходит медленнее, чем у микроконхов. Возможно, что это еще одно подтверждение правильности отнесения макроконхов к самкам.

В микроэволюции паркинсониид остается еще достаточно много невыясненных вопросов. В

первую очередь, это проблема номинального рода семейства — является ли происхождение Parkinsonia монофилетическим, или же часть видов, относящихся в настоящее время к паркинсониям, произошла от других таксонов, в различных бассейнах? Какое место в филогении Parkinsoniidae занимает род Okribites? Мы надеемся со временем ответить хотя бы на часть этих вопросов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безносов Н.В., Кутузова В.В. Систематика паркинсониид (Ammonitida) // Палеонтол. журн. 1982. № 3. С. 41–52.

Безносов Н.В., Митта В.В. Позднебайосские и батские аммонитиды Северного Кавказа и Средней Азии. М.: Недра, 1993. 347 с.

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

Борисяк А. Фауна Донецкой юры. 1. Cephalopoda // Тр. Геол. ком. Нов. сер. 1908. Вып. 37. С. 1–94.

Гуляев Д.Б. Аммониты и инфразональная стратиграфия зоны besnosovi нижнего бата Русской плиты // Стратигр. Геол. корреляция. 2019. Т. 27. № 1. С. 103– 125.

Кутузова В.В. Djanaliparkinsonia — новый подрод рода Parkinsonia Bayle из верхнего байоса Юго-Западного Гиссара // Новые данные по стратиграфии мезозойских отложений нефтегазоносных регионов юга СССР. М.: ВНИГНИ, 1975. С. 89–92 (Тр. ВНИГНИ. Вып. 171).

Мазарович А.Н. Среднеюрские отложения реки Иловли // Вестн. Моск. горн. акад. 1923. Т. 2. № 1. С. 29-60. *Митта В.В.* Sokurella galaczi gen. et sp. nov. и другие среднеюрские Parkinsoniidae (Ammonoidea) Нижнего

Поволжья // Палеонтол. журн. 2004. № 3. С. 30–35.

Митта В.В. Род Oraniceras (Parkinsoniidae, Ammonoidea) в нижнем бате юга европейской части России // Палеонтол. журн. 2015. № 6. С. 38–42.

Митта В.В. О некоторых Rarecostites (Parkinsoniidae, Ammonoidea) зоны Parkinsoni верхнего байоса Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2017. № 5. С. 13–26.

Митта В.В. О первых находках Djanaliparkinsonia (Stephanoceratidae, Ammonoidea) в верхнем байосе Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2018. № 4. С. 29–37.

Митта В.В., Барсков И.С., Грюндель Й. и др. Верхний байос и нижний бат в окрестностях Саратова // VM-No-vitates. 2004. № 12. С. 1–39.

Митта В.В., Савельева Ю.Н., Федорова А.А., Шурекова О.В. Биостратиграфия пограничных отложений байоса и бата бассейна р. Большой Зеленчук (Северный Кавказ) // Стратигр. Геол. корреляция. 2017. Т. 25. № 6. С. 30–49.

Митта В.В., Савельева Ю.Н., Федорова А.А., Шурекова О.В. Аммониты, микрофауна и палиноморфы нижней части зоны Parkinsoni верхнего байоса бассейна р. Большой Зеленчук, Северный Кавказ // Стратигр. Геол. корреляция. 2018. Т. 26. № 5. С. 49–67.

Мурашкин П.К. Среднеюрские аммониты северной оконечности Доно-Медведицкого вала // Бюлл. Моск.

об-ва испыт. природы. Отд. геол. 1930. Т. 38. Вып. 8. С. 139–159.

Сазонов Н.Т. Новые данные об оксфордских и кимериджских аммонитах // Тр. ВНИГНИ. 1960. Вып. 16. С. 133–161.

Arkell W.J. A classification of the Jurassic ammonites // J. Paleontol. 1950. V. 24. P. 356–364.

Arkell W.J. Jurassic ammonitina // Treatise of Invertebrate Paleontology. Pt. L. Mollusca. N.Y., Lawrence, 1957. P. 232–344.

Buckman S.S. Yorkshire Type Ammonites. Type Ammonites. Bd 1–7. L.: Wesley, 1909–1930. 790 pl.

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

Dietl G. The Braunjura (Brown Jurassic) in Southwest Germany // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B. 1977. № 25. 41 p.

Dietl G. Die Ammoniten-Gattung Caumontisphinctes aus dem südwestdeutschen Subfurcaten-Oolith (Bajocium, Mittl. Jura) // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B. 1980. № 51. 43 S.

Dietl G., Hugger R., Schaaf D. Die Lage der Bajocium/Bathonium-Grenze (Mittlerer Jura) in der südwestlichen Schwäbischen Alb, SW-Deutschland // Jh. Ges. Naturk. Württemberg. 1983. Bd 138. S. 75–84.

Dietze V., Dietl G. Feinstratigraphie und Ammoniten-Faunenhorizonte im Ober-Bajocium und Bathonium des Ipf-Gebietes (Schwäbische Alb, Südwestdeutschland) // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B. 2006. № 162. 51 S. Donovan D.R., Callomon J.H., Howarth K.M. Classification of the Jurassic Ammonitina // The Ammonoidea / Eds. House H.R., Senior J.R. L.: Acad. Press, 1980. P. 101–155 (Syst. Assoc. Spec. Pap. V. 18).

Hahn W. Die Parkinsoniidae S. Buckman und Morphoceratidae Hyatt (Ammonoidea) des Bathoniums (Brauner Jura ε) im südwestdeutschen Jura // Jh. Geol. Landesamt Baden-Württemberg. 1970. No 12. S. 7–62.

Nicolesco C.-P. Étude monographique du genre Parkinsonia // Mém. Soc. géol. France. N.S. 1927. T. 9. P. 1–84.

Pavia G. Ammoniti del Baiociano superiore di Digne (Francia SE, Dip. Basses-Alpes) // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 1971 (1973). V. 10. № 2. P. 75–142.

Schindewolf O.H. Ueber die Ausgestaltung der Lobenlinie bei den Neoammonoideen Wdkd. // Centralbl. Miner. Geol. 1923. Bd 23. S. 337–350.

Schindewolf O.H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. IV // Akad. Wiss. Literatur. Abh. math.-naturwiss. Lk. 1965. № 3. S. 407–508.

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

Westermann G.E.G. Phylogenie der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae des Dogger // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 1956. Bd 103. S. 233–279.

Wetzel W. Faunistische und stratigraphische Untersuchung der Parkinsonienschichten des Teutoburger Waldes bei Bielefeld // Palaeontogr. Ser. A. 1911. Bd 58. S. 139–277.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1. Rarecostites kyafarensis Mitta, экз. ПИН, № 5546/68, молодой макроконх сбоку; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, прав. берег р. Кяфар ниже ст. Сторожевая, обн. № 4; верхний байос, зона Parkinsonia parkinsoni; сб. В.В. Митта, 2014 г.

Фиг. 2. Oraniceras scythicum Mitta, экз. ПИН, № 5546/232, сбоку; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, прав. берег р. Большой Зеленчук выше ст. Исправная, обн. № 8; нижний бат, зона Zigzagiceras zigzag; сб. В.В. Митта 2015 г.

Фиг. 3. Sokurella galaczi Mitta, экз. ГГМ, № 09673 [CR-2698а], макроконх сбоку; г. Саратов, карьер Сокурский; нижний бат, хронозона Zigzagiceras zigzag; сб. В.В. Митта 2001 г.

Фиг. 4–6. Djanaliparkinsonia alanica Mitta: 4 – экз. ПИН, № 5546/223, фрагмент раковины взрослого макроконха сбоку; 5 – экз. ПИН, № 5546/225, фрагмокон молодого макроконха сбоку; 6 –экз. ПИН, № 5546/224 взрослый микроконх сбоку; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, прав. берег р. Кяфар ниже ст. Сторожевая, обн. № 36, 36а; верхний байос, зона Garantiana garantiana; сб. В.В. Митта 2014–2018 гг.

Фиг. 7. Garantiana subgaranti Wetzel, экз. ПИН, № 5546/140, почти взрослый макроконх сбоку; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, прав. берег р. Кяфар ниже ст. Сторожевая, обн. № 5(10); верхний байос, зона Garantiana garantiana; сб. В.В. Митта, 2015 г.

Фиг. 8. Caumontisphinctes aff. gruibingensis Dietl, экз. ПИН, № 5546/190, микроконх: 8а – сбоку, 8б – с вентральной стороны; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, прав. берег р. Кяфар ниже ст. Сторожевая, обн. № 17; верхний байос, зона Strenoceras niortense; сб. В.В. Митта, 2017 г.

Фиг. 9. Leptosphinctes sp., экз. ПИН, № 5546/247, фрагмент раковины взрослого макроконха сбоку; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, балка по левому берегу р. Кяфар ниже устья р. Бижгон (обн. № 31); верхний байос, зона Strenoceras niortense; сб. В.В. Митта, 2018 г.

Длина масштабной линейки 10 мм.

Объяснение к таблице VII

Фиг. 1, 2. Parkinsonia sp.: 1 – молодой макроконх, экз. ПИН, № 5546/240: 1а – сбоку, 16 – с вентральной стороны; 2 – микроконх, экз. ПИН, № 5546/230: 2а – сбоку, 26 – с вентральной стороны; Карачаево-Черкессия, юж. склон горы Джангура; верхний байос, зона Parkinsonia parkinsoni; сб. В.В. Митта, 2018 г.

Фиг. 3. Oraniceras gyrumbilicum (Quenstedt), экз. ПИН № 5546/257: За – сбоку, Зб – с вентральной стороны; Бавария, карьер Сенгенталь, сл. 12 (по Callomon et al., 1989); нижний бат, зона Zigzagiceras zigzag; сб. В.В. Митта, 2010 г.

Длина масштабной линейки 10 мм.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 3 2020

МИТТА, БАКАРЮКИНА

New Data on the Bajocian–Bathonian Parkinsoniidae (Ammonoidea, Perisphinctoidea)

V. V. Mitta, Ju. A. Bakaryukina

Some structural features of the suture line of adult representatives of the family Parkinsoniidae are analyzed. It has been established that in the genera *Caumontisphinctes, Pseudocosmoceras, Sokurella* and most *Rarecostites*, the ventral lobe (V) is deeper than the first lateral lobe (U). On the contrary, in the microconchs of the later *Rarecostites*, as well as in the genera *Parkinsonia* and *Oraniceras*, lobe V is smaller than lobe U; in macroconchs they can be of approximately equal depth. Based on data on shell morphogenesis, ornamentation, and the chronostratigraphic succession of taxa, a phylogenetic scheme for the Parkinsoniidae, including Parkinsoniinae Buckman (genera *Caumontisphinctes, Rarecostites, Parkinsonia,* and *Oraniceras*), and Pseudocosmoceratinae Sasonov (genera *Pseudocosmoceras* and *Sokurella*), is proposed. The assignment of the genus *Djanaliparkinsonia* to the subfamily Garantianinae (Stephanoceratidae), based on similarity of the sutural outline, is confirmed.

Keywords: Ammonoidea, Parkinsoniidae, Pseudocosmoceratinae, Middle Jurassic, Upper Bajocian, Lower Bathonian, phylogeny

УДК 564.7+551.734.2(571.17)

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА FILITES РОČТА IN BARRANDE (МШАНКИ) ИЗ ЭМСКОГО ЯРУСА НИЖНЕГО ДЕВОНА САЛАИРА

© 2020 г. О. П. Мезенцева^{*a*, *}, Ю. В. Удодов^{*b*, **}

^аСибирский государственный индустриальный университет, Новокузнецк, Россия ^bНовокузнецкий филиал (институт) Кемеровского государственного университета, Новокузнецк, Россия

*e-mail: MesentsevaOP@yandex.ru **e-mail: y.udodov@mail.ru Поступила в редакцию 06.06.2019 г. После доработки 26.08.2019 г. Принята к публикации 29.08.2019 г.

Описаны новые виды мшанок — Filites vulgaris Udodov, F. regularis Mesentseva, F. bakharevi Mesentseva и F. fragilis Udodov, собранные в районе г. Гурьевска (Акарачкинский карьер) из толщи чередующихся глинисто-карбонатных сланцев и детритовых, слабоглинистых известняков эмского яруса (конодонтовая зона serotinus). В этой толще сетчатые колонии мшанок отряда Fenestellida являются породообразующим элементом (более 20 видов, принадлежащих к 12 родам). Захоронение скелетных остатков мшанок автохтонное, вследствие чего сохранились целые колонии и достаточно крупные их фрагменты, в числе которых представители рода Filites.

Ключевые слова: мшанки, фенестеллиды, Filites, девон, эмский ярус, Салаир

DOI: 10.31857/S0031031X20030095

Принадлежащие к отряду Fenestellida мшанки рода Filites Počta in Barrande, 1894 в девонских отложениях встречаются исключительно редко. Типовой вид этого рода – F. bohemicus Počta in Barrande (McKinney, Křiž, 1986; Mopoзoвa, 2001) описан из нижней части эмского яруса нижнего девона (Zlichov Limestone) Чехии, а из верхней части эмского яруса (конодонтовая зона serotinus) Южного Тянь-Шаня – Filites sp. (Нехорошева, Мезенцева, 2011). Из среднего девона известен только один вид – F. gaetulus Ernst et Königshof из верхнего живета Западной Сахары (Ernst et Königshof, 2010).

Вероятно, к роду Filites относится форма из девона Рудного Алтая (окрестности г. Змеиногорска, Мельничные сопки, эйфель), описанная как Pinnatopora (?) sp. (Краснопеева, 1962, с. 26). В статье П.С. Краснопеевой приведен рисунок очень маленького фрагмента колонии (табл. II, фиг. 5) и краткое его описание, в котором имеются некоторые признаки рода Filites: "...На главном и боковых прутьях выражены по два ряда ячеек трапецоидного сечения. Вблизи основания ячейки имеют округленное сечение". При этом на табл. II, фиг. 5 изображено не только трапециевидное сечение камер автозооециев, но и треугольное.

На восточном склоне Салаирского кряжа (Салаира) вскрываются отложения нижнего и среднего (эйфельский ярус) девона (Yolkin et al., 2005). Мшанки отряда Fenestellida в разрезе девона района г. Гурьевска представлены крайне неравномерно. В лохковских и пражских отложениях, несмотря на тщательные поиски, фенестеллиды не обнаружены. В низах эмса (конодонтовая зона kitabicus) встречаются единичные обломки колоний мшанок двух видов, принадлежащих к родам Hemitrypa Phillips, 1841 и Semifenestella L. Nekhorosheva, 1989, а также неопределимые до вида фрагменты колоний Rectifenestella Morozova, 1974 и Semicoscinium Prout, 1859. Выше по разрезу обломки сеток фенестеллид (один вид рода Semicoscinium) найдены в отложениях конодонтовых зон excavatus (Fenestella sp.) и nothoperbonus.

Наиболее благоприятные условия для обитания фенестеллид в морском бассейне на территории Салаира были в позднем эмсе (конодонтовая зона serotinus). Отложения этого отрезка геологического времени вскрываются, в частности, в Акарачкинском карьере окрестностей г. Гурьевска (Yolkin et al., 2005). В разрезе 2.Шб (=E-829; Стратотипические..., 1987), расположенном в северо-восточном борту Акарачкинского карьера, авторами была собрана коллекция мшанок, в ко-

	КИ	М	3/4	П
Ширина основных прутьев	10	0.47	0.45-0.50	0.39-0.55
Ширина боковых прутьев	10	0.30	0.28-0.31	0.25-0.35
Угол между основным прутом и боковыми	15	70	65-75	60-80
Расстояние между центрами соседних боковых прутьев	15	0.85	0.78-1.03	0.60-1.25
Расстояние между центрами устьев автозооециев по длине прута	10	0.28	0.25-0.31	0.20-0.35
Ширина камеры автозооеция	10	0.12	0.11-0.13	0.10-0.14

Таблица 1. Статистические данные для F. vulgaris Udodov, sp. nov.

торой резко доминируют фенестеллиды. Их родовое и видовое разнообразие очень велико: Fenestela Lonsdale, 1839, Rectifenestella, Hemitrypa, Spinofenestella Termier et Termier, 1971, Filites, Rarifenestella Morozova, 1974, Eosemicoscinium Morozova, 1987, Semifenestella, Reteporina d'Orbigny, 1849, Semicoscinium, Septopora Prout, 1859, Polyporella Simpson, 1895 (более 20 видов).

В слоях 3 и 5 разреза 2.Пб наблюдается чередование (приблизительно 50 на 50%) черных глинисто-карбонатных сланцев и обычно тонких прослоев темно-серых до черных, тонко- и мелкозернистых, детритовых, слабоглинистых известняков (Стратотипические..., 1987). Захоронение скелетных остатков мшанок автохтонное, т. к. полностью сохранились даже очень хрупкие колонии фенестеллид с участками прикрепления их к субстрату. Описанию разнообразия фенестеллид этого местонахождения будут посвящены следующие статьи.

Ниже приводится описание четырех новых видов рода Filites, обнаруженных авторами в отложениях зоны serotinus Салаира. В таблицах, включенных в описания видов, даны размеры основных морфологических признаков (мм). Сокращения: КИ – количество измерений, М – модальное значение, 3/4 – интервал значений, входящих в 75%, П – пределы значений признака. Изученная коллекция мшанок хранится в Сибирском государственном индустриальном ун-те (СибГИУ) под № 17.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ О Т Р Я Д FENESTELLIDA

СЕМЕЙСТВО FENESTELLIDAE KING, 1849

Род Filites Počta in Barrande, 1894

Filites vulgaris Udodov, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1, 2

Название вида vulgaris лат. – обычный.

Голотип — СибГИУ, № 17/2; Салаир, окрестности г. Гурьевска; нижний девон, эмский ярус, шандинский горизонт (зона serotinus).

О п и с а н и е (табл. 1). Колония перистая. От слабоизогнутых основных прутьев в одной плоскости, поочередно, под углом 65°-75° отходят

Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1, 2. Filites vulgaris Udodov, sp. nov.: 1 – паратип СибГИУ, № 17/1, тангенциальное сечение; 2 – голотип СибГИУ, № 17/2: 2а – тангенциальное сечение; 2б – тангенциальное сечение, бугорки в перистоме устьев автозооециев; 2в – тангенциальное сечение, форма камер автозооециев. Салаир; окрестности г. Гурьевска; нижний девон, эмский ярус, шандинский горизонт.

Фиг. 3, 4. Filites regularis Mesentseva, sp. nov.: 3 – голотип СибГИУ, № 17/5: За – тангенциальное сечение, фронтальная поверхность, килевые бугорки (*б*); Зб – тангенциальное сечение, фронтальная поверхность, форма устьев автозооециев; Зв – тангенциальное сечение, форма камер автозооециев; 4 – паратип СибГИУ, № 17/6, тангенциальное сечение; местонахождение и возраст те же.



	КИ	М	3/4	П
Ширина основных прутьев	25	0.48-0.53	0.43-0.58	0.40-0.78
Ширина боковых прутьев	12	0.37	0.28-0.43	0.28-0.43
Угол между основным прутом и боковыми	25	60	50-70	45-88
Расстояние между центрами соседних боковых прутьев	10	1.0	0.95-1.1	0.95-1.3
Расстояние между центрами устьев автозооециев по длине прута	15	0.39	0.36-0.42	0.34-0.50
Ширина камеры автозооеция	16	0.11	0.11-0.13	0.10-0.14

Таблица 2. Статистические данные для Filites regularis Mesentseva, sp. nov.

многочисленные более тонкие свободные боковые прутья. На 5 мм с одной стороны основного прута насчитывается по 5.5-6.5 боковых прутьев и промежутков между ними. Все прутья состоят из двух рядов чередующихся автозооециев. Камеры автозооециев в среднем тангенциальном сечении имеют округленно-треугольную, а в более глубоком – трапециевилную форму. Киль зигзаговидно изогнутый, бугорки не обнаружены. Устья автозооециев круглые, овальные, шириной 0.08-0.10 мм. На основном пруте между соседними боковыми прутьями насчитываются 2-3, иногда 1 устье автозооеция. В перистоме устьев автозооециев имеется от 7 до 14 бугорков диаметром около 0.014-0.021 мм. Фронтальная и дорсальная поверхности прутьев покрыты рядами многочисленных микростилей диаметром 0.010-0.014 мм; на фронтальной поверхности диаметр микростилей иногда до 0.021 мм.

С р а в н е н и е. От F. bohemicus Počta in Barrande из нижней части эмского яруса Чехии (McKinney, Křiž, 1986) F. vulgaris sp. nov. отличается шириной основных прутьев (0.45-0.50 мм вместо 0.40-2.00 мм), боковых прутьев (0.28-0.31 мм вместо 0.37 мм), углом между основными и боковыми прутьями ($65^{\circ}-75^{\circ}$ вместо около 90°), расстоянием между центрами устьев автозооециев (0.25-0.31 мм вместо 0.21 мм).

Распространение. Нижний девон, эмский ярус, шандинский горизонт (зона serotinus), Салаир. Материал. Кроме голотипа, 3 экз. (8 шлифов): СибГИУ №№ 17/1-4, Салаир, окрестности г. Гурьевска, разрез 2.Пб, слои 3–5.

Filites regularis Mesentseva, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 3, 4; табл. IX, фиг. 1

Название вида regularis *лат.* – закономерный.

Голотип — СибГИУ, № 17/5; Салаир, окрестности г. Гурьевска; нижний девон, эмский ярус, шандинский горизонт (зона serotinus).

Описание (рис. 1, *а-в*; табл. 2). Колония перистая, образованная прутьями нескольких порядков. От прямых основных прутьев в одной плоскости, поочередно, под углом 50°-70° отходят более тонкие свободные боковые прутья; некоторые из них длинные и также имеют чередующиеся боковые прутья. На 5 мм с одной стороны основных прутьев насчитывается 4.5-5 боковых прутьев и промежутков между ними. Основные и боковые прутья состоят из двух рядов чередующихся автозооециев. Форма сечения камер автозооециев округленно-треугольная в среднем тангенциальном сечении, а в более глубоком - трапециевидная. Киль зигзаговидный, с одним рядом бугорков (?) размером 0.06×0.08 мм; расстояние между бугорками 0.69 мм. Устья автозооециев круглые, овальные, шириной 0.10-0.12 мм; перистом имеет 18-19 бугорков диаметром около 0.010 мм. На основном пруте между соседними



Рис. 1. Форма колоний мшанок Filites Počta in Barrande: a-e – Filites regularis Mesentseva, sp. nov., a, δ – голотип СибГИУ, № 17/5, a – фрагмент колонии (×10); δ – то же (×4); e – паратип СибГИУ, № 17/6, фрагмент колонии (×10); e – Filites bakharevi Mesentseva, sp. nov., паратип СибГИУ, № 17/10, фрагмент колонии (×6).

боковыми прутьями располагаются по 2–3 устья автозооециев. Фронтальная и дорсальная поверхности прутьев покрыты рядами микростилей диаметром 0.010–0.021 мм. Толщина основного прута 0.55–0.58 мм.

С р а в н е н и е. От F. gaetulus Ernst et Königshof из верхнего живета Западной Сахары (Ernst et Königshof, 2010) F. regularis sp. nov. отличается сложным строением перистой колонии, шириной основных (0.43-0.58 мм вместо 0.35-0.49 мм) и боковых (0.28-0.43 мм вместо 0.22-0.28 мм) прутьев и расстоянием между центрами боковых прутьев (0.95-1.1 мм вместо 0.66-1.05 мм), шириной камер автозооециев (0.110-0.130 мм вместо 0.115-0.150 мм), расстоянием между центрами устьев автозооециев по длине прута (0.36-0.42 мм вместо 0.23-0.37 мм), а также меньшим количеством бугорков в перистоме устьев автозооециев (18-19 вместо 18-24).

Распространение. Нижний девон, эмский ярус, шандинский горизонт (зона serotinus), Салаир.

Материал. Кроме голотипа, 4 экз. (7 шлифов): СибГИУ №№ 17/5-9, Салаир, окрестности г. Гурьевска, разрез 2.Пб, слои 3–5.



Таблица 3. Статистические данные для	Filites bakharevi Mesentseva, sp. nov.
--------------------------------------	--

	КИ	М	3/4	П
Ширина основных прутьев	4	0.72	0.65-0.78	0.65-0.78
Ширина боковых прутьев	25	0.33	0.25-0.40	0.18-0.50
Угол между основным прутом и боковыми	16	55	50-70	45-84
Расстояние между центрами соседних боковых прутьев	20	0.58	0.53-0.68	0.45-0.70
Расстояние между центрами устьев автозооециев по длине прута	20	0.33	0.30-0.35	0.23-0.38
Ширина камеры автозооеция	5		0.08-0.09	0.08-0.09

Filites bakharevi Mesentseva, sp. nov.

Название видавчесть геолога-стратиграфа Н.К. Бахарева.

Голотип — СибГИУ, № 17/11; Салаир, окрестности г. Гурьевска; нижний девон, эмский ярус, шандинский горизонт (зона serotinus).

О п и с а н и е (рис. 1, e; табл. 3). Колония перистая, образованная прутьями нескольких порядков. От основных прутьев в одной плоскости, супротивно, под углом $50^{\circ}-70^{\circ}$ отходят более тонкие различной длины свободные боковые прутья, наиболее длинные из которых также имеют супротивно расположенные боковые прутья. На 5 мм с одной стороны основных прутьев насчитывается 7–9 боковых прутьев и промежутков между ними. Основные и боковые прутья состоят из двух рядов чередующихся автозооециев. Форма сечения камер автозооециев округленно-треугольная и тра-

пециевидная. Киль зигзаговидный, бугорки не выявлены. Устья овальные, перистом очень узкий, без бугорков. Ширина устьев автозооециев составляет 0.07—0.09 мм. На основных прутьях между соседними боковыми прутьями располагаются по одному устью автозооеция. Фронтальная и дорсальная поверхности прутьев покрыты рядами микростилей диаметром около 0.005 мм.

С р а в н е н и е. F. bakharevi sp. nov. отличается от других видов данного рода сложной формой перистой колонии (рис. 1, г), наибольшей толщиной основных прутьев, очень маленькими камерами автозооециев, отсутствием бугорков в перистоме устьев автозооециев и наименьшими размерами микростилей, покрывающих поверхность колонии.

Распространение. Нижний девон, эмский ярус, шандинский горизонт (зона serotinus), Салаир.

Объяснение к таблице ІХ

Табл. IX, фиг. 2

Фиг. 1. Filites regularis Mesentseva, sp. nov., паратип СибГИУ, № 17/7, тангенциальное сечение, бугорки в перистоме устьев автозооециев. Салаир; окрестности г. Гурьевска; нижний девон, эмский ярус, шандинский горизонт.

Фиг. 2. Filites bakharevi Mesentseva, sp. nov., голотип СибГИУ, № 17/11: 2а – тангенциальное сечение, дорсальная поверхность, микростили; 2б – тангенциальное сечение, фронтальная поверхность, форма устьев автозооециев; 2в – тангенциальное сечение; местонахождение и возраст те же.

Фиг. 3–5. Filites fragilis Udodov, sp. nov.: 3 – голотип СибГИУ, № 17/13, тангенциальное сечение; 4 – паратип СибГИУ, № 17/14, тангенциальное сечение, форма камер автозооециев; 5 – паратип СибГИУ, № 17/15: 5а – тангенциальное сечение, фронтальная поверхность; 5б – тангенциальное сечение, бугорки в перистоме устьев автозооециев; местонахождение и возраст те же.

	КИ	М	3/4	П
Ширина основных прутьев	10	0.23	0.20-0.25	0.18-0.33
Ширина боковых прутьев	15	0.18	0.15-0.20	0.13-0.23
Угол между основным прутом и боковыми	6	70	60-70	60-80
Расстояние между центрами соседних боковых прутьев	12	_	0.43-0.53	0.43-0.53
Расстояние между центрами устьев автозо- оециев по длине прута	5	0.29	0.28-0.29	0.28-0.29
Ширина камеры автозооеция	10	0.10	0.09-0.12	0.08-0.14

Таблица 4. Статистические данные для F. fragilis Udodov, sp. nov.

Материал. Кроме голотипа, 2 экз. (5 шлифов): СибГИУ №№ 17/10-12, Салаир, окрестности г. Гурьевска, разрез 2.Пб, слои 3–5.

Filites fragilis Udodov, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 3-5

Название вида fragilis *лат.* – хрупкий (ломкий).

Голотип — СибГИУ, № 17/13; Салаир, окрестности г. Гурьевска; нижний девон, эмский ярус, шандинский горизонт (зона serotinus).

Описание (табл. 4). Колония перистая. От прямых основных прутьев в одной плоскости, поочередно, под углом 60°-70° отходят свободные боковые прутья. На 5 мм с одной стороны основного прута насчитывается 10-10.5 боковых прутьев и промежутков между ними (пересчитано: на 2.5 мм располагается 5 прутьев и промежутков). Основной и боковые прутья сложены двумя рядами резко чередующихся автозооециев. На основном пруте между соседними боковыми прутьями располагаются по 1-2 устья автозооециев. Форма сечения камер автозооециев трапециевидная и округленно-треугольная. Киль зигзаговидный, без бугорков. Устья автозооециев круглые, диаметром 0.10-0.11 мм. В перистомах располагаются по 8-10 бугорков, вдающихся в устья автозооециев; диаметр бугорков составляет 0.014-0.021 мм. Дорсальная поверхность покрыта рядами микростилей, диаметр которых варьирует от 0.005 до 0.010 мм.

С р а в н е н и е. F. fragilis sp. nov. отличается от других видов рода очень маленькими размерами колоний и их элементов, резко чередующимися автозооециями, формирующими прут, а также бугорками в перистомах, вдающимися в устья автозооециев.

Распространение. Нижний девон, эмский ярус, шандинский горизонт (зона serotinus), Салаир.

Материал. Кроме голотипа, 2 экз. (3 шлифа): СибГИУ №№ 17/13-15, Салаир, окрестности г. Гурьевска, разрез 2.Пб, слои 3–5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Краснопеева П.С. Новые виды и впервые встреченные роды мшанок в среднем девоне Рудного Алтая // Материалы по геологии Западной Сибири. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1962. Вып. 63. С. 123–127.

Морозова И.П. Мшанки отряда Fenestellida (морфология, система, историческое развитие). М.: ГЕОС, 2001. 176 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 277).

Нехорошева Л.В., Мезенцева О.П. Нижне-среднедевонские фенестеллиды (мшанки) Южного Тянь-Шаня и сопредельных территорий Центральной Азии // Новости палеонтологии и стратиграфии, приложение к журн. "Геология и геофизика". Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2011. Т.52. Вып. 15. С. 201–225.

Стратотипические разрезы нижнего и среднего девона Салаира. Теленгитский надгоризонт: карбонатные фации / Ред. Елкин Е.А., Каныгин А.В. Новосибирск, 1987. 194 с.

Ernst A., Königshof P. Bryozoan fauna and microfacies from a Middle Devonian reef complex (Western Sahara, Morocco) // Abh. Senckenb. Ges. Naturforsch. 2010. 568. P. 1–91.

McKinney F.K., Křiž J. Lower Devonian Fenestrata (Bryozoa) of the Prague Basin, Barrandian Area, Bohemia Czechoslovakia // Fieldiana. Geol., new series. 1986. № 15. 90 p.

Yolkin E.A., Bakharev N.K., Izokh N.G. et al. Devonian sequences of Salair, Rudny & Gorny Altai: Field Excursion Guidebook. International Conference. Novosibirsk: Publ. House of SB RAS, "Geo" Branch, 2005. 82 p.

New Species of the Genus *Filites* Počta in Barrande (Bryozoa) of the Emsian Stage of the Lower Devonian of Salair

O. P. Mesentseva, Yu. V. Udodov

New species of *Filites vulgaris* Udodov, *F. regularis* Mesentseva, *F. bakharevi* Mesentseva and *F. fragilis* Udodov were found in a collection of bryozoa, collected in the area of Gyr'evsk town (Akarachkino Quarry) from a layer of alternating clay-carbonate shale and detrituc, slightly clayey limestones of Emsian Stage (*se-rotinus* zone). In this layer, reticulate colonies of fenesetellides are a rock-forming element (over 20 species belonging to 12 genera of the Fenestellida order). The burial of skeletal rock of bryozoan is autochthonous, as a result of which, entire colonies and rather large fragments of colonies, including members of the *Filites* genus have been preserved.

Keywords: bryozoa, Fenestellida, Filites, Devonian, Emsian Stage, Salair

УДК 564.8:551.734

НОВЫЕ РИНХОНЕЛЛИДЫ И АТРИПИДЫ (BRACHIOPODA) ИЗ НИЖНЕДЕВОНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРАЗИИ

© 2020 г. В. В. Баранов*

Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск, Россия *e-mail: baranowvalera@yandex.ru Поступила в редакцию 03.04.2019 г. После доработки 01.07.2019 г. Принята к публикации 08.07.2019 г.

Из нижнедевонских отложений Северо-Востока Евразии описаны ринхонеллиды Dogdoa talyndzhaensis sp. nov. (подсемейство Dogdoinae) и атрипиды Vagrania naanchanensis sp. nov. (подсемейство Vagraninae). Впервые у вида Vagrania kolymensis (Nalivkin, 1936) обнаружены шлейфы, на которых сохранилась тонкая струйчатость и концентрические линии нарастания. В состав подсемейства Punctspinatrypinae subfam. nov. включены два рода: Punctspinatrypa Ržhonsnitskaja, 1975 и Mishninia gen. nov. с типовым видом M. nodosa sp. nov.

Ключевые слова: брахиоподы, ринхонеллиды, атрипиды, нижний девон, Северо-Восток Евразии

DOI: 10.31857/S0031031X20030034

Сведения о раннедевонских ринхонеллидах и атрипидах Северо-Востока Евразии содержатся в работах Д.В. Наливкина (1936), А.А. Николаева и М.А. Ржонсницкой (Nikolaev and Rzhonsnitskaya, 1967), Р.Е. Алексеевой (1967) и Р.Е. Алексеевой и др. (1996). В последние годы автором были опубликованы две статьи с описанием новых таксонов атрипид (Баранов, 2015, 2018). В верхней половине эмса (геремганджинский региоярус) хребта Улахан-Сис были обнаружены атрипиды из подсемейства Vagraninae Alekseeva, 1995 — Vagrania naanchanensis sp. nov. (рис. 1). У типового вида этого рода Vagrania kolymensis (Nalivkin, 1936) обнаружены шлейфы, на которых сохранилась тонкая струйчатость и концентрические линии нарастания (рис. 2, *a*). Первоначаль-



Рис. 1. Местоположение (*a*) и фрагменты разрезов (*б*) нижнедевонских отложений Северо-Востока Евразии, к которым приурочены находки брахиопод. Обозначения: 1 – известняки, 2 – глинистые известняки, 3 – углеродисто-глинистые известняки, 4 – доломиты, 5 – углеродистые мергели, 6 – биостром, 7 – местонахождение образца.

но Ржонсницкой (1975) атрипиды рода Punctspinatrypa Ržhonsnitskaja, 1975 были включены в состав подсемейства Atrypinae Gill, 1871. Позднее П. Коппер (Соррег, 1978) условно отнес его к подсемейству Spinatrypinae Copper, 1978, поскольку у типичных спинатрипин отсутствуют струйчатость на пластинах нарастания и фенестры. Ржонсницкая (1975) при описании рода Punctspinatrvpa только указала на наличие этих признаков, но не проиллюстрировала их. Внутреннее строение типового вида рода Punctspinatrypa – P. rejensis (Khodalevich, 1951) детально рассмотрено в работах Алексеевой и др. (1970) и Ржонсницкой (1975). В нижней части криворучьевской свиты (эмс, николаевский региоярус) Селенняхского кряжа установлен новый вид Punctspinatrypa giganteus sp. nov., в синонимику которого включен вид Spinatrypa (Isospinatrypa) mesodevonica Ljaschenko, 1969, описанный Алексеевой и др. (1996, с. 138, табл. XV, фиг. 5). На Северо-Востоке они встречены в одной зоне и по внешнему строению не отличаются друг от друга. Поскольку у азиатских S. (I.) mesodevonica не были обнаружены струйчатость и фенестры, их отнесли к спинатрипидам, однако обнаружение у них этих признаков, позволяет пересмотреть их систематическую принадлежность.

У тасхаяхтахских представителей Undatrypa (Undatrypa) munieri (Gruenwald, 1854) из подсемейства Punctatrypinae Ržhonsnitskaja, 1960 установлены мелкие концентрические ряды фенестр (рис. 2, $\partial - \omega$). Новый род Mishninia gen. nov. из эмских отложений, описание которого приведено ниже, по каринатной форме раковины наиболее сходен с представителями подсемейства Punctatrypinae, но отличается от последних наличием узловатых утолщений на ребрах, радиальной струйчатости на плоскостях пластин нарастания и фенестр, и поэтому он отнесен пока к подсемейству Punctspinatrypinae subfam. nov. При описании ринхонеллид рода Dogdoa Baranov, 1982 его возрастной интервал был датирован поздним лохковом (Баранов, 1982). Позднее эта часть разреза была выделена из состава лохкова и отнесена к низам пражского яруса (Альховик, Баранов, 2001). На этом стратиграфическом уровне в Селенняхском кряже найден новый вид Dogdoa talyndzhensis sp. nov.

Коллекция брахиопод хранится в Геологическом музее Института геологии алмаза и благородных металлов СО РАН (ГМ ИГАБМ СО РАН) под № 228.

ОТРЯД RHYNCHONELLIDA

НАДСЕМЕЙСТВО UNCINULOIDEA RŽHONSNITSKAJA, 1956

СЕМЕЙСТВО DOGDOIDAE BARANOV, 1982

ПОДСЕМЕЙСТВО DOGDOINAE BARANOV, 1982

Род Dogdoa Baranov, 1982

Dogdoa talyndzhensis Baranov, sp. nov.

Табл. Х, фиг. 1-5 (см. вклейку)

Название видаотр. Талынджи.

Голотип – ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/2, целая раковина; Селенняхский кряж; правобережье р. Талынджи, левый борт руч. Гона; нижний девон, базальные горизонты пражского яруса, нижнесагырская подсвита, короткинский региональный ярус.

Описание. Раковина среднего размера, поперечно-вытянутая, субпентагональная, с более выпуклой спинной створкой и наибольшими шириной и толщиной, расположенными ближе к середине или переднему краю. На спинной створке от макушки до переднего края прослеживается узкая бороздка. Передняя комиссура унипликатная, сильно зигзагообразная. Радиальная скульптура представлена в поперечном сечении округло-угловатыми, простыми ребрами. Промежутки между ребрами узкие. Маргинальные иглы длинные. Брюшная створка коленообразно изогнутая в поперечном профиле. Боковые края плоские. Макушка загнутая. Форамен маленький, овальный, пермезотиридный. Дельтидиальные пластины отсутствуют. Синус хорошо развит в передней половине, где его ширина составляет 1/2 ширины створки. Форма язычка варьирует от прямоугольного до трапецеидального. В синусе расположено от шести до девяти ребер и от пяти до девяти по бокам от него.

В нутреннее строение (рис. 3). Створки в примакушечной части толстые. Зубные пластины отсутствуют. Зубы крупные, массивные. Зубные ямки глубокие. Внутренние приямочные ребра низкие. Внешние замочные пластины ориентированы субгоризонтально.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Обр. №	Д	Ш	Т	Д/Ш	Д/Т
228/1	260(1)	15.0	16.3	8.9	0.9	1.5
Голотип						
228/2	260(1)	14.0	18.0	10.8	0.8	1.41
228/3	260(1)	14.4	16.6	10.4	0.86	1.38
228/4	260(1)	12.5	16.1	9.3	0.8	1.46
228/5	260(1)	12.0	13.8	9.3	0.86	1.5



Рис. 2. Внешнее строение раковин атрипид: *a* – Vagrania kolymensis (Nalivkin, 1936), шлейфы на спинной створке (×2), экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/41; хр. Улахан-Сис, лев. борт руч. Крестовка, лев. притока р. Кресты; нижний девон, эмс, николаевский региоярус, нижняя половина криворучьевской свиты; *б*, *e* – Punctspinatrypa giganteus sp. nov., экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/29: *б* – микроскульптура (×15), *e* – фенестры (×20); *e* – Mishninia nodosa sp. nov., экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/36, фенестры (×25); *д*-*ж* – Undatrypa (Undatrypa) munieri (Gruenwald, 1854), экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/40: *д* – брюшная створка, *e* – спинная створка (×2.5), *ж* – фенестры (×20), экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/42; хр. Тас-Хаяхтах, прав. борт руч. Гер, лев. притока р. Геремганджи; нижний девон, эмс, николаевский региоярус, нижняя половина хобочалинской свиты.



Рис. 3. Dogdoa talyndzhensis sp. nov., последовательные поперечные пришлифовки раковины, экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/6, типовая серия; Селенняхский кряж, правобережье р. Талынджи, лев. борт руч. Гон; разрез Гон; нижний девон, пражский ярус, короткинский региоярус, зона marinae, нижняя половина сагырской свиты. Размерная линейка 1 мм.

Сравнение. Отличается от Dogdoa chalimensis Baranov, 1982 (Баранов, 1982, с. 42, табл. II, фиг. 1–4) более тонкими ребрами, большим их числом в синусе, седле и на боках створок.

Материал. 10 раковин хорошей сохранности из одного местонахождения, обр. 260(1).

ОТРЯД АТКҮРІДА

НАДСЕМЕЙСТВО ATRYPOIDEA GILL, 1871 семейство Atrypidae Gill, 1871

ПОДСЕМЕЙСТВО VAGRANINAE ALEKSEEVA, 1995

Род Vagrania Alekseeva, 1959

Vagrania naanchanensis Baranov, sp. nov. Табл. Х, фиг. 6–8

Название видаотр. Наанчан.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 3 2020

Голотип – ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/10, целая раковина; хр. Улахан-Сис, левый борт руч. Дальнего, левого притока р. Правый Наанчан; нижний девон, криворучьевский региональный ярус, зона laticostatus, верхняя половина криворучьевской свиты.

О п и с а н и е. Раковина среднего размера, овальная, от слегка поперечно-вытянутой до слегка продольно-удлиненной, умеренно вздутая, с более выпуклой спинной створкой и наибольшими шириной и толщиной посередине. Брюшная створка более вздутая в задней половине с наибольшей высотой посередине или немного смещенной к заднему краю. Боковые склоны пологие. Макушка загнутая, с субмезотиридным фораменом. В апикальной части брюшной створ-



Рис. 4. Vagrania naanchanensis Baranov, sp. nov., последовательные поперечные пришлифовки раковины, экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/13, типовая серия; хр. Улахан-Сис, руч. Дальний, прав. приток р. Правый Наанчан; нижний девон, эмс, геремганджинсий региоярус, зона laticostatus, верхняя половина криворучьевской свиты. Размерная линейка 1 мм.

ки расположены дельтидиальные пластины. От макушки прослеживается килевидное возвышение, которое у редких взрослых раковин выполаживается кпереди. В передней половине раковины возникает широкий с плоским дном трапециевидный синус (табл. Х, фиг. 6г). Спинная створка умеренно выпуклая, со срединным понижением, начинающимся от макушки. У молодых форм оно прослеживается до переднего края. Радиальная скульптура представлена грубыми округлыми в поперечном сечении, дихотомирующими и реже интеркалирующими ребрами, утолщающимися кпереди. Число их на переднем крае достигает 20–27. Ширина межреберных промежутков равна ширине ребер.

Внутреннее строение (рис. 4). В брюшной створке наблюдаются зубные пластины, наклоненные к плоскости симметрии. Зубы массивные. Югум разъединенный. Спиральные конусы брахидия наклонены к центру спинной створки и состоят из 9 оборотов спиралей.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Обр. №	Д	Ш	Т	Д/Ш	Д/Т
Голотип						
228/10	522	19.2	16.3	12.0	1.18	1.6
228/11	522	16.3	19.1	10.0	0.85	1.63
228/12	522	12.0	13.3	6.3	0.90	1.9

Сравнение. Отличается от представителей V. kolymensis (Nalivkin) (Алексеева, 1995, с. 54, табл. V, фиг. 1–5; Алексеева и др., 1996, табл. XVII, фиг. 1–4) и V. intermediafera (Khodalevich) (Ходалевич, 1951, с. 62, табл. XX, фиг. 4) меньшим числом ребер, редкой их бифуркацией и интеркаляцией, трапециевидной формой язычка и более длинными зубными пластинами; от V. sibirica Alekseeva (Алексеева и др., 1996, с. 56, табл.V, фиг. 6–8) – наличием трапециевидного язычка, большим числом ребер и более длинными зубными пластинами; от V. gronbergi Johnson (Johnson, 1968, с. 1201, табл. 159, фиг. 1–30) – наличием трапециевидного язычка и зубных пластин.

Материал. 63 раковины удовлетворительной сохранности из типового местонахождения, обр. 522.

НАДСЕМЕЙСТВО PUNCTATRYPOIDEA RŽHONSNITSKAJA, 1960

СЕМЕЙСТВО PUNCTATRYPIDAE RŽHONSNITSKAJA, 1960 ПОДСЕМЕЙСТВО PUNTCSPINATRYPINAE BARANOV, SUBFAM. NOV.

Д и а г н о з. Раковина с радиальной струйчатостью на поверхности пластин нарастания и фенестрами, расположенными в межреберных промежутках.

Состав. Два рода: Punctspinatrypa Ržhonsnitskaja и Mishninia gen. nov. из эмского яруса Се-





Рис. 5. Punctspinatrypa giganteus sp. nov.: *a* – серия поперечных пришлифовок раковины, экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/26; *б* – поперечная пришлифовка раковины, экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/27; *в* – серия продольных пришлифовок раковины со стороны брюшной створки, экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/28, типовая серия; Селеннях-ский кряж, правобережье р. Талынджи, правый борт руч. Гон; разрез Гон; нижний девон, эмский ярус, николаевский региоярус, зона ехсаvatus, нижняя половина криворучьевской свиты. Обозначения: бп – боковые полости.

веро-Востока Евразии и пражского яруса нижнего девона Урала и Салаира.

С р а в н е н и е. Отличается от предкового подсемейства Spinatrypinae и Atrypinellinae наличием радиальной струйчатости и фенестр в межреберных промежутках.

Род Punctspinatrypa Ržhonsnitskaja, 1975

Punctspinatrypa giganteus Baranov, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 1-6 (см. вклейку)

Spinatrypa (Isospinatrypa) mesodevonica (Ljaschenko, 1969): Комаров (в: Алексеева и др., 1996), с. 138, табл. 15, фиг. 5.

Название вида giganteus *лат.* – гигантский.

Голотип – ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/20, целая раковина; Селенняхский кряж, правобережье р. Талынджи, правый борт руч. Гон, в его среднем течении; нижний девон, николаевский региональный ярус, зона excavatus, нижняя половина криворучьевской свиты.

Описание. Раковина среднего размера, округлой формы, двояковыпуклая, груборебристая с фенестрами, расположенными в межреберных промежутках. Передняя комиссура слабосулькатная. Брюшная створка слабовыпуклая. Макушка низкая, налегающая на спинную створку. На переднем крае у взрослых форм наблюдается мелкий синус с дугообразным язычком. Спинная створка более выпуклая, чем брюшная. На переднем крае у некоторых раковин наблюдается низкое округлое седло, сливающееся с боковыми склонами. На поверхности створок расположено 25–30 округлых в поперечном сечении, грубых дихотомирующих и интеркалирующих ребер. В 5 мм у переднего края насчитывается 3 ребра. На пересечении ребер и пластин нарастания образуются узловатые утолщения, а в межреберных промежутках — фенестры. На поверхности пластин нарастания наблюдаются тонкие струйки. Фрагменты шлейфов на переднем крае раковины представлены грубыми ребрами, продолжающимися со створок.

В нутреннее строение (рис. 5). Зубные пластины толстые и короткие. Зубы массивные, гладкие. Боковые полости не заполнены макушечным утолщением. Конусы спиралей направлены к центру спинной створки. Число витков спиралей равно 8. Югум разъединенный. Югальные ветви сближены до десятых долей миллиметра.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Обр. №	Д	Ш	Т	Д/Ш	Д/T
Голотип						
228/20	262	31.7	28.5	18.0	1.1	1.8
228/21	262	24.2	24.0	12.7	1.0	1.9
228/22	262	20.2	19.2	8.6	1.0	2.8
228/23	262	19.6	20.0	9.3	0.98	2.1



Рис. 6. Mishninia nodosa sp. nov., две последовательные поперечные пришлифовки брюшной створки, экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/35; Селенняхский кряж, правобережье р. Талынджи, правый борт руч. Гон; разрез Гон; нижний девон, эмский ярус, николаевский региоярус, зона excavatus, нижняя половина криворучьевской свиты.

Сравнение. Отличается от Р. rejensis (Khodalevich, 1951) крупной раковиной и значительно большим количеством ребер.

Распространение. Нижний девон, эмский ярус, николаевский региоярус Северо-Востока Евразии.

Материал. 20 целых раковин и 12 брюшных створок удовлетворительной сохранности из двух местонахождений: Селенняхский кряж, правобережье р. Талынджи, правый борт руч. Гон, обр. 262 — 19 экз.; горная система Черского, хр. Тас-Хаяхтах, истоки р. Болдымбы, левый борт руч. Быстрого, обр. 722 — 13 экз.

Род Mishninia Baranov, gen. nov.

Название рода дано в честь сибирского ученого-геолога В.М. Мишнина.

Типовой вид – Mishninia nodosa sp. nov. из эмса Селенняхского кряжа.

Д и а г н о з. Раковина маленькая, овальная, двояковыпуклая, каринатная. На пересечении ребер и пластин нарастания наблюдаются узловатые утолщения, а в межреберных промежутках — фенестры. Дельтидиальные пластины соединенные. Зубные пластины отсутствуют.

С р а в н е н и е. Отличается от рода Punctspinatrypa Ržhonsnitskaja, 1975 маленькой каринатной формой раковины, отсутствием струйчатости и зубных пластин.

Видовой состав. Типовой вид.

Mishninia nodosa Baranov, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 7–12

Название вида от nodosus *лат.* — узловатый. Голотип – ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/31, целая раковина; Селенняхский кряж, правобережье р. Талынджи, правый борт руч. Гон, в его среднем течении; нижний девон, эмс, николаевский региоярус, зона excavatus, нижняя половина криворучьевской свиты.

Описание. Раковина маленькая, овальная, с седлом на брюшной и синусовидным понижением на спинной створке. Наибольшая ширина раковины смещена от середины к заднему краю, а наибольшая толщина расположена посередине. Передняя комиссура ректимаргинатная или унипликатная. Брюшная створка выпуклая, с седлом, пролеживающимся до переднего края. Боковые склоны пологие. Макушка прямая, низкая. Арея низкая, у взрослых форм слабо выражена. Форамен маленький, округлый, субмезотиридный. Дельтидиальные пластины соединенные. Передний край створки либо прямой, либо унипликатный. Степень выпуклости спинной створки относительно брюшной может быть одинаковой, либо меньшей, либо большей. Боковые склоны более пологие, чем у брюшной створки. От макушки прослеживается синусовидное понижение, расширяющиеся в направлении переднего края. Поверхность раковины покрыта тонкими, округлыми в поперечном сечении, слабо дихотомирующими ребрами, общее число которых составляет 19-21. Радиальные ребра пересекаются пластинами нарастания, на пересечении с которыми наблюдаются узловатые утолщения, а в межреберных промежутках - концентрические ряды фенестр.

Внутреннее строение (рис. 6). Зубные пластины отсутствуют.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Обр. №	Д	Ш	Т	Д/Ш	Д/Т
228/30	262	12.5	12.0	7.0	1.04	1.71
Голотип						
228/31	262	9.8	11.0	5.3	0.89	1.85
228/32	262	9.6	8.9	4.5	1.07	2.1
228/33	262	8.8	8.6	4.2	1.02	2.1
228/34	262	7.7	8.3	3.9	0.92	1.97
228/35	262	7.4	8.3	3.2	0.89	2.3

Материал. 7 целых раковин удовлетворительной сохранности найдены на Селенняхском кряже, правобережье р. Талынджи, правый борт руч. Гон, обр. 262.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Р.Е. Брахиоподы и стратиграфия нижнего девона Северо-Востока СССР. М.: Наука, 1967. 160 с.

Алексеева Р.Е. Новое подсемейство Vagraninae (Atrypida, Brachiopoda) // Палеонтол. журн. 1995. № 3. С. 49–60.

Алексеева Р.Е., Грацианова Р.Т., Ёлкин Е.А., Кульков Н.П. Стратиграфия и брахиоподы нижнего девона Северо-Восточного Салаира. М.: Наука, 1970. 188 с.

Алексеева Р.Е., Сидяченко А.И., Баранов В.В. и др. Атлас девонских брахиопод Северо-Востока России. М.: Наука, 1996. 227 с.

Альховик Т.С., Баранов В.В. Стратиграфия нижнего девона Восточной Якутии (Северо-Восток России). Якутск: ЯФ изд-ва СО РАН, 2001. 149 с.

Баранов В.В. Новые девонские ринхонеллиды и атиридиды Восточной Якутии // Палеонтол. журн. 1982. № 2. С. 41–50.

Баранов В.В. Новые атрипиды (Brachiopoda) из эмских отложений (нижний девон) Северо-Востока Евразии // Палеонтол. журн. 2015. № 5. С. 16–23.

Баранов В.В. Новые таксоны брахиопод отряда Atrypida из нижнего девона Северо-Востока России // Палеонтол. журн. 2018. № 3. С. 33–42.

Наливкин Д.В. Среднепалеозойская фауна верховьев рек Колымы и Хандыги // Материалы по изучению Охотско-Колымского края. Сер. геология и геоморфология. Вып. 4. М.: ОНТИ НКТП СССР, 1936. С. 3–28.

Ходалевич А.Н. Нижнедевонские и эйфельские брахиоподы Свердловской области // Тр. Свердловского горн. ин-та. Вып. 18. М.: Госгеолиздат, 1951. 169 с.

Ржонсницкая М.А. Биостратиграфия девона окраин Кузнецкого бассейна. Т. 2. Описание брахиопод. Ч. 1. Pentamerida и Atrypida // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 244. Л: Недра, 1975. 232 с.

Copper P. Devonian atrypids from western and northern Canada // Geol. Assoc. Can. Spec. Pap. 1978. № 18. P. 289–331.

Johnson J.G. A new species of Vagrania (Devonian, Brachiopoda) from Nevada // J. Paleontol. 1968. V. 42. № 5. P. 1200–1204.

Nikolaev A.A., Rzhonsnitskaya M.A. Devonian of Northeastern USSR // Intern. Symp. of the Devonian system. Calgary, 1967. P. 483–502.

Объяснение к таблице Х

Фиг. 1–5. Dogdoa talyndzhensis sp. nov.; для фиг. 1, 2, 4: а – брюшная створка, б – спинная створка, в – вид сбоку, г – вид спереди: 1 – экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/1 (×1.8); 2 – голотип ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/2 (×1.7); 4 – экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/4 (×2.5); 3 – экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/3 (×1.5); 3а – брюшная створка; 36 – спинная створка; 3в – вид сбоку; 5 – экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/5 (×1.5); 5а – брюшная створка; 56 – вид сбоку; 5в – вид спереди; Селенняхский кряж, правобережье р. Талынджи, лев. борт руч. Гон; нижний девон, пражский ярус, короткинский региоярус, зона marinae, нижняя часть сагырской свиты.

Фиг. 6–8. Vagrania naantchanensis sp. nov.; а – брюшная створка, б – спинная створка, в – вид сбоку, г – вид спереди: 6 – голотип ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/10 (×1.8); 7 – экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/11 (×1.8); 8 – экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/12 (×2.5); хр. Улахан-Сис, левобережье р. Правый Наанчан, в его верхнем течении, лев. борт руч. Дальний; нижний девон, эмс, геремганджинский региоярус, верхняя половина криворучьевской свиты.

Объяснение к таблице ХІ

Фиг. 1–6. Punctspinatrypa giganteus sp. nov.; для фиг. 1–3, 6: а – брюшная створка, б – спинная створка, в – вид сбоку, г – вид спереди: 1 – голотип ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/20 (×1); 2 – экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/21 (×1); 3 – экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/22 (×2); 4 – экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/23, брюшная створка (×1); 5 – экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/24 (×1): 5 а – спинная створка; 5б – вид сбоку; 5в – вид спереди; 6 – экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/25 (×2.2); Селенняхский кряж, правобережье р. Талынджи, правый борт руч. Гон, в его среднем течении; нижний девон, эмс, николаевский региоярус, зона excavatus, нижняя половина криворучьевской свиты.

Фиг. 7–12. Mishninia nodosa sp. nov.; для фиг. 7, 8: а – брюшная створка, б – спинная створка, в – вид сбоку, г – вид спереди; 7 – экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/30 (×2.3); 8 – голотип ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/31 (×3); 9 – экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/31 (×2.9): 9а – брюшная створка; 9б – вид сбоку; 9в – вид спереди; 10 – экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/32 (×3): 10а – брюшная створка; 10б – спинная створка; 10в – вид сбоку; 10г – вид спереди; 11 – спинная створка; экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/33 (×2.5); 12 – экз. ГМ ИГАБМ СО РАН, № 228/34 (×2): 12а – спинная створка; 12б – вид сбоку; местонахождение и возраст те же.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 3 2020

БАРАНОВ

New Rhynchonellids and Atrypids (Brachiopoda) from the Lower Devonian Beds of Northeast Eurasia

V. V. Baranov

From the Lower Devonian beds of Northeast Eurasia rhynchonellids *Dogdoa talyndzhensis* sp. nov. (subfamily Dogdoinae) and atrypids *Vagrania naanchanensis* sp. nov. (subfamily Vagraninae) are described. In the structure of subfamily Punctspinatrypinae subfam. nov. included two genera: *Punctspinatrypa* Ržhonsnickaja and *Mishninia* gen. nov. with type species *M. nodosa* sp. nov. For the first time in the species *Vagrania kolymensis* (Nalivkin, 1936) trailes were found, which thin striae and concentric growth lines remained.

Keywords: brachiopods, rhynchonellids, atrypids, Lower Devonian, Northeast Eurasia

УДК 565.7:551.736.2(470.5)

НОВЫЙ ВИД МИСХОПТЕРИДОВЫХ РОДА ASPIDOTHORAX BRONGNIART, 1893 (INSECTA: MISCHOPTERIDA = MEGASECOPTERA: ASPIDOTHORACIDAE) ИЗ СРЕДНЕЙ ПЕРМИ ПЕРМСКОГО КРАЯ, РОССИЯ

© 2020 г. Н. Д. Синиченкова^{*a*, *}, Г. Ю. Пономарева^{*b*, **}, Д. С. Аристов^{*a*, *c*, ***}

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

^bМузей пермской системы при кафедре региональной и нефтегазовой геологии ПГНИУ, Пермь, Россия

^сЧереповецкий государственный университет, Череповец, Россия

*e-mail: nina_sin@mail.ru **e-mail: galinapon0mareva@yandex.ru ***e-mail: danil_aristov@mail.ru Поступила в редакцию 18.04.2019 г. После доработки 26.04.2019 г. Принята к публикации 01.07.2019 г.

Приведено первое описание насекомого из пермских отложений в местонахождении Ключики Пермского края России. Новый вид мисхоптеридовых Aspidothorax permianus Sinitshenkova et Aristov, sp. nov. относится к семейству Aspidothoracidae. Это самый поздний представитель семейства, известные виды которого происходят из карбоновых отложений Западной Европы. Впервые для представителей Aspidothoracidae описано строение хоботка.

Ключевые слова: Mischopterida = Megasecoptera, Aspidothorax, новый вид, средняя пермь, казанский ярус, Пермский край, Россия

DOI: 10.31857/S0031031X20030150

В Палеонтологический институт им А.А. Борисяка РАН из Музея пермской системы при кафедре региональной и нефтегазовой геологии ПГНИУ в Перми был передан Г.Ю. Пономаревой на изучение образец из колл. № 6571 с ископаемым насекомым, которое представляет большой научный интерес.

Статья посвящена описанию нового вида мисхоптеридовых Aspidothorax permianus Sinitshenkova et Aristov, sp. nov. из семейства Aspidothoracidae Handlirsch, 1919 (Mischopterida Handlirsch, 1906 = = Megasecoptera Brongniart, 1893), найденному в местонахождении Ключики.

Казанские насекомые из этого региона описываются впервые. Кроме мисхоптеридового, здесь найдено единственное крыло таракана, который определен как Phyloblatta sp. из семейства Phylloblattidae Schneider, 1983 (личное сообщ. П. Вршанского).

Местонахождение Ключики находится на юге Пермского края в Куединском р-не в 1.4 км северо-восточнее пос. Куеды и 1.2 км западнее дер. Ключики, оно представляет собой заброшенный карьер (рис. 1, *a*). Протяженность верхней части разреза (лето 2018 г.), содержащей серые мергели, с востока на запад – 45 м. Общая протяженность косослоистых песчаников в основании разреза с востока на запад вдоль автомобильной трассы Уфа–Пермь 57К-0030 составляет 600 м. Координаты разреза Ключики: северная широта 56°27′, восточная долгота 55°38′.

Разрез открыт учителем географии из поселка Куеды С.В. Нечаевым в начале 2000-х гг., после чего он быстро получил известность у палеонтологов. В настоящее время на участок недр под названием "Липняк", в состав которого входит геологический разрез Куеда-Ключики, оформлена лицензия с целью сбора минералогических и палеонтологических коллекционных материалов (29.06.2017–29.06.2022 г.). Лицензией владеет некоммерческое партнерство "Пермский период". В 2018 г. наиболее интересная в палеонтологическом отношении верхняя часть разреза с мергелями была расчищена, поэтому хорошо обнажена. Ранее в пределах данного участка недр действовал геологический отвод, предоставленный в пользо-



Рис. 1. Местонахождение Ключики: a – географическая карта; δ – стратиграфическая колонка.

вание Пермскому краеведческому музею. По данным Министерства природных ресурсов, лесного хозяйства и экологии Пермского края на указанном участке недр особо охраняемые природные территории регионального и местного значения отсутствуют. Большая часть собранных уникальных палеонтологических материалов до недавнего времени находилась в экспозиции и фондах частного Музея пермского периода (владелец – НП "Пермский период"). В феврале 2018 г. большая часть коллекций (остатки рыб, амфибий, рептилий, растений и насекомых) передана в дар музею пермской системы при кафедре региональной и нефтегазовой геологии ПГНИУ.

В тектоническом отношении разрез Ключики находится в северной части Башкирского свода

на восточной окраине Волго-Уральской антеклизы Русской плиты Восточно-Европейской платформы.

Возраст пород точно не установлен. Существуют два взгляда на этот предмет — шешминская свита уфимского яруса и белебеевская свита казанского яруса биармийского отдела пермской системы. На геологической карте Пермского края (Геологическая карта, 2016) разрез находится в поле выходов шешминской свиты уфимского яруса. Белебеевская свита развита западнее и севернее. При картировании белебеевская свита казанского яруса выделяется по следующим критериям.

1. Песчаники и конгломераты белебеевской свиты более устойчивы к выветриванию и образуют уступы. В рельефе выявляется серия уступов.

Подошву нижнего уступа условно сопоставляют с подошвой белебеевской свиты.

2. Выводы подтверждались геохимическим методом по соотношению Sr/Ba.

3. Белебеевская свита обнажается в виде полосы, вытянутой вдоль р. Кама. По литологическим особенностям она отличается от шешминского горизонта. Большую роль играют конгломераты, песчаники и мергели. Терригенные и глинистые породы пестрые и яркие. В Ключиках наибольшее распространение имеют песчаники желтовато-серые, мелко- и тонкозернистые, слабосцементированные, косослоистые. Встречаются линзочки конгломератов со слабо окатанными гальками местных пород – мергелей, известняков. Такие линзы конгломератов больше характерны для шешминского горизонта (Путеводитель ..., 1991).

В печати имеются сведения о казанском возрасте разреза (Наугольных, 2009; Терещенко и др., 2012). С.В. Наугольных указывает, что комплекс позвоночных местонахождения Ключики напоминает фауну медистых песчаников казанского яруса Оренбуржья и Башкирии. В 2018 г. в раскопках участвовал А.С. Бакаев (ПИН РАН), изучивший ихтиокомплекс разреза. Согласно его устному сообщению (материал еще не опубликован), породы данного местонахождения имеют верхнеказанский возраст, так как в них присутствует вид Каzanichthys viatkensis, распространенный только в отложениях верхнеказанского подъяруса. В настоящее время вопрос с возрастом остается открытым.

В разрезе Г.Ю. Пономаревой снизу вверх выделены три слоя (рис. 1, δ):

Слой 1. Песчаники желтовато-серые, мелкозернистые, слабосцементированные, косоволнисто слоистые, с линзовидными прослоями красной глины и серых мергелей. Мощность 8.2 м.

Слой 2. Песчаники желтовато-серые, мелко- и тонкозернистые, слабосцементированные, линзовидно слоистые, с линзами серой глины, прослоями серых мергелей. В основании слоя пакет переслаивающихся серых и желтовато-серых тонкоплитчатых мергелей, глинистых известняков, глин с остатками наземных растений, насекомых, рыб, амфибий, рептилий. Мощность сильно меняется, на втором уступе карьера составляет 2.2 м.

Слой 3. Переслаивание серых и желтовато-серых глин, мергелей, глинистых известняков с остатками наземных растений, насекомых, рыб, амфибий, рептилий. Породы горизонтально тонко- и среднеслоистые. В западном направлении мергели и глинистые известняки замещаются глинами, аргиллитами и тонкозернистыми песчаниками. В верхней части слоя — глины, плавно

переходящие в тонкозернистые песчаники с тонкими линзовидными прослоями мергелей. Мощность слоя 2.9 м.

Отпечаток крупного насекомого представляет собой почти целое имаго с четырьмя гомономными крыльями, распростертыми в стороны, с хорошо сохранившимся длинным колюще-сосущим хоботком. Сохранность образца на песчанике не позволяет рассмотреть основания крыльев и тонкое строение тела, тогда как жилкование в виде белых жилок хорошо заметно. Конец брюшка и ноги не сохранились, не удается рассмотреть и границы сегментов брюшка; очевидно, что при захоронении остаток насекомого подвергался биодеструкции.

Несмотря на неполную сохранность, можно с уверенностью сказать, что насекомое относится к небольшому отряду Mischopterida = Megasecoptera, распространенному, в основном, в карбоне Европы, тогда как за пределами Еврамерии и самой западной части Ангариды они редки. В перми представители отряда становятся очень редкими, и к концу этого периода отряд вымирает (Sinitshenkova, 2002). Самый поздний представитель отряда Issadohymen maculatus Sinitshenkova et Aristov, 2013, принадлежащий семейству Moravohymenidae Kukalova-Peck, 1972, описан из верхнепермских отложений местонахождения Исады, Вологодская область России (Sinitshenkova, Aristov, 2013).

По жилкованию крыла образец отнесен к монотипному семейству Aspidothoracidae Handlirsch, 1919, которое принадлежит подотряду Aspidothoracina Handlirsch, 1919. Подотряд включает семь семейств, широко распространенных в карбоне и перми Европы, Северной Америки, Азии и Африки. В ранней и поздней перми Урала ранее были известны семейства Bardohymenidae Zalessky, 1937, Protohymenidae Tillyard, 1924 и Scytohymenidae Martynov, 1937 (Sinitshenkova, 2002).

Представители семейства Aspidothoracidae, найденного в данном регионе впервые, характеризуются сочетанием апоморфных и плезиоморфных признаков. Апоморфией является сближение C, SC и R, в результате чего образуется утолщенный передний край крыла, а плезиоморфией – отсутствие анастомозов между МА и RS, между МР и СиА, и наличие многочисленных поперечных жилок. К настоящему времени род Aspidothorax Brongniart, 1893 включает три вида: типовой вид A. triangularis Brongniart, 1893 из верхнего карбона Франции и два вида из верхнего карбона Германии, A. aestalis Brauckmann, 1991 и A. tristata Brauckmann et Herd, 2002 (Brauckmann, 1991; Brauckmann, Herd, 2002). Первая находка представителя Aspidothorax в пермских отложениях свидетельствует о неполном вымирании семейства Aspidothoracidae в карбоне.

Остатки мисхоптеридовых с хоботком очень релки. Недавно описано строение ротовых органов трех представителей мисхоптеридовых. Два вида Brodioptera sinensis Pecharova et al., 2015 из семейства Brodiopteridae Carpenter, 1963 и Sinopalaeopteryx olivieri Pecharova et al., 2015 из семейства Aykhalidae Sinitshenkova, 1993 найдены в карбоновом местонахождении Сяхэянь (Xiaheyan; намюрский ярус Китая). Хоботок у В. sinensis длинный и тонкий, в отличие от относительно более короткого у нового вида, но сходство очевидно в присутствии массивных мандибул (Prokop et al., 2016). Особенно хорошо сохранившийся хоботок описан у Protohymen novokshonovi Pecharova et Prokop, 2018 из семейства Protohymenidae Tillyard, 1924, описанного из нижнепермского местонахождения Чекарда в Пермском крае России (Pecharova et al., 2015a, b; 2018). У протогименид хоботок по длине более сходный с A. permianus sp. nov.

На ископаемых остатках некоторых мисхоптеридовых удается рассмотреть удлиненные мандибулы, максиллы, а также в некоторых случаях верхнюю и нижнюю губы. Плохая сохранность нового вида не позволяет подробно рассмотреть отдельные части хоботка, но несомненно, что массивные мандибулы сильно утолщены и расширены в основании.

Строение ротовых органов в виде удлиненного колюще-сосущего хоботка известно не только для мисхоптеридовых, но и для близких к ним диктионевридовых (Dictyoneurida Handlirsch, 1906 = Palaeodictyoptera Goldenberg, 1854) и диафановых (Diaphanopterida Handlirsch, 1906 = Diaphanopterodea Handlirsch, 1919) (Sinitshenkova, 2002; Kukalova-Peck, Sinichenkova, 1992). Предполагается, что диктионевридовые прокалывали хоботком семязачатки древних голосеменных, в отложениях вместе с этими насекомыми находятся семена кордаитов со следами проколов (Шаров, 1973; Shcherbakov et al., 2009). Массивные мандибулы нового вида свидетельствуют, по-видимому, о том, что насекомые могли прокалывать плотные растительные ткани, такие как стебли, и высасывать питательные вешества.

Голотип нового вида Aspidothorax permianus Sinitshenkova et Aristov, sp. nov. хранится в Музее пермской системы при кафедре региональной и нефтегазовой геологии ПГНИУ, г. Пермь, Россия.

Авторы признательны П. Вршанскому (P. Vršanský, Institute of Zoology, Slovak Academy of Sciences) за определение таксономического положения таракана. Работа поддержана Программой Президиума РАН № 30 "Эволюция органического мира и планетарных процессов" и грантом РФФИ № 18-04-00322.

ОТРЯД MEGASECOPTERA

ПОДОТРЯД ASPIDOTHORACINA

СЕМЕЙСТВО ASPIDOTHORACIDAE HANDLIRSCH, 1919

Род Aspidothorax Brongniart, 1893

Aspidothorax permianus Sinitshenkova et Aristov, sp. nov.

Голотип — ПГНИУ, № 6571/5737, прямой отпечаток почти целого насекомого с хорошо сохранившейся головой с хоботком и четырьмя крыльями, но без ног и вершины брюшка; Россия, Пермский край, Куединский р-н, карьер западнее дер. Ключики к северо-востоку от пос. Куеда, местонахождение Ключики; средняя пермь, казанский ярус.

Описание (рис. 2). Все четыре крыла распростерты в стороны и немного назад. Голова гипогнатная, направлена вперед, с хорошо сохранившимся хоботком, который в 2.5 раза превышает ширину головы на уровне глаз. Антенны длинные, их вершины не сохранились, но видимая часть почти достигает вершины хоботка. Основания антенн расположены перед глазами, скапус удлиненный, его длина почти вдвое превышает ширину, флагеллюм с короткими члениками. Переднегрудь с небольшими закругленными параноталиями, немного короче и уже средне- и заднегруди. Ноги не сохранились. Крылья гомономные, с широкими основаниями, их передний край слегка вогнут. Продольные жилки С, SC и R сильно сближены, образуя утолщенный передний край крыла, RS отходит от R немного базальнее середины крыла, дихотомически ветвится и впадает в край крыла пятью ветвями. М и Си делятся близко к основанию крыла, MA, MP, CuA и CuP простые, единственная анальная жилка A1 не менее, чем с пятью ветвями. На заднем крыле А2 по меньшей мере с одной вилкой. Поперечные жилки немногочисленные, почти регулярные, расположены по всему крылу.

Размеры в см: длина крыльев около 4.5, в размахе крыльев около 10, длина хоботка 1.0, ширина головы на уроне глаз 0.4.

С р а в н е н и е. По числу ветвей RS новый вид сходен с типовым A. triangularis, но хорошо отличается от него и от A. tristata простыми MP и CuP, а от последнего еще и большим числом ветвей RS. Наличием простых MA, MP, CuA и CuP новый вид сходен с A. aestatis, отличаясь от него большим числом ветвей RS. По размерам новый вид сходен с типовым, другие виды мельче.

Материал. Голотип.



Рис. 2. Aspidothorax permianus Sinitshenkova et Aristov, sp. nov., голотип ПГНИУ, № 6571/5737: *a*, *б* – общий вид, *в* – голова. Длина масштабной линейки соответствует 10 мм.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 3 2020

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Наугольных С.В. Разрез Ключики (уникальное местонахождение пермских рыб, тетрапод и флоры) // Чайковский И.И. (ред.). Геологические памятники Пермского края: Энциклопедия. Пермь: Горный ин-т УрО РАН, 2009. С. 188–191.

Путеводитель геологических экскурсий. Ч. III. Пермская геологическая система Пермского Приуралья // Международный конгресс "Пермская система земного шара". Свердловск: УрО ФН СССР, 1991. 153 с.

Терещенко И.И., Наугольных С.В., Ожгибесов В.П. По тропе эволюции: к музею пермского периода. Пермь: Астер, 2012. 112 с.

Шаров А.Г. Морфологические особенности и образ жизни палеодиктиоптер // Доклады на 24 ежегод. чтении памяти Н.А. Холодковского. 1–2 апреля 1971. Вопросы палеонтологии насекомых. Л.: Наука, 1973. С. 49–63.

Brauckmann C. Ein neuer Insekten-Rest (Megasecoptera) aus dem Ober-Karbon von Osnabrück // Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 1991. Bd 17. S. 25–32.

Brauckmann C., Herd K.J. Insekten-Funde aus dem Westfalium D (Ober-Karbon) des Piesberges bei Osnabrück (Deutschland). Teil. 1: Palaeoptera // Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 2002. Bd 28. S. 27–69.

Kukalová-Peck J., Sinichenkova N.D. The wing venation and systematics of Lower Permian Diaphanopterodea from the Ural Mountains, Russia (Insecta: Palaeoptera) // Canadian J. Zool. 1992. V. 70. P. 229–235. *Pecharová M., Prokop J., Ren D.* Early Pennsylvanian aykhalids from Xiaheyan, Northern China and their palaeogeographical significance (Insecta: Megasecoptera) // CR Palevol. 2015a. V. 14. P. 613–624.

Pecharová M., Ren D., Prokop J. A new palaeodictyopteroid (Megasecoptera: Brodiopteridae) from the Early Pennsylvanian of northern China reveals unique morphological traits and intra-specific variability // Alcheringa. 2015b. V. 39. P. 236–249.

Pecharová M., Ren D., Prokop J. The morphology of mouthparts, wings and genitalia of Paleozoic insect families Protohymenidae and Scytohymenidae reveals new details and supposed function // Arthropod structure & development. 2018. V. 47. P. 117–129.

Prokop J., Pecharová M., Ren D. Hidden surface microstructures on Carboniferous insect Brodioptera sinensis (Megasecoptera) enlighten functional morphology and sensorial perception // Sci. Reports. 2016. V. 6 (28316). P. 1–11.

https://doi.org/10.1038/srep28316

Shcherbakov D.E., MakarkinV.N., Aristov D.S., Vasilenko D.V. Permian insects from Russky Island, South Primorye // Russ. Entomol. J. 2009. V. 18. P. 7–16.

Sinitshenkova N.D. 2.2.1.2.3. Superorder Dictyoneuridea Handlirsch, 1906 // Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. (eds.) History of insects / Dordrecht, Boston, L.: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 120–123.

Sinitshenkova N.D., Aristov D.S. The Latest Member of the Order Mischopterida = Megasecoptera (Insecta) from the Upper Permian Isady Locality // Paleontol. J. 2013. V. 47. N_{2} 7. P. 704–705.

A New Megasecopteran Species of the Genus *Aspidothorax* Brongniart, 1893 (Insecta: Mischopterida = Megasecoptera: Aspidothoracidae) from the Middle Permian of Perm Region, Russia

N. D. Sinitshenkova, G. Y. Ponomareva, D. S. Aristov

From the locality Klyuchiki a new mischopterid species *Aspidothorax permianus* Sinitshenkova et Aristov, sp. nov. is described in the family Aspidothoracidae. This is the first insect record from this site and the latest member of the family Aspidothoracidae, known species of which come from the Carboniferous deposits in West Europe. The structure of haustellate mouthparts is described for the first time for the family.

Keywords: Mischopterida = Megasecoptera, *Aspidothorax*, new species, the Middle Permian, Kazanian, Perm Region, Russia

УДК 595.766.17:[552.579+551.781.4]

НОВЫЕ ТАКСОНЫ ЖУКОВ МАЛАШЕК (COLEOPTERA, MALACHIIDAE) ИЗ БАЛТИЙСКОГО ЯНТАРЯ

© 2020 г. С. Э. Чернышев^{а, b, *}

^аИнститут систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия ^bТомский государственный университет, Томск, Россия *e-mail: sch-sch@mail.ru

Поступила в редакцию 11.08.2019 г. После доработки 17.10.2019 г. Принята к публикации 07.11.2019 г.

Из позднеэоценового балтийского янтаря описаны новая триба, и новые роды и виды жуков-малашек (Coleoptera, Malachiidae). Новый род и вид жуков-малашек Premalachius gen. nov. с видом Premalachius obscurus sp. nov. относится к трибе Malachiini, поскольку усики прикреплены проксимально, на уровне нижнего края глаз, наличник и верхняя губа просматриваются, хорошо развиты. Внутри трибы вид можно соотнести с видами рода Chionotopus Abeille de Perrin, 1881, но поскольку специфические структуры определить невозможно, так как в инклюзии самка, единственным отличительным признаком, сближающим вид в инклюзии с данным родом, являются тонкие, острые, без прозрачной пластинки у основания коготки лапок. У вида в янтарной инклюзии есть внешнее сходство с Chionotopus, но он отличается по следующим признакам: вершинный членик пальп не веретеновидный, дистальные членики усиков не пильчатые, второй членик не короче третьего, такой же треугольно-расширенный и крупный, плечи без пятна, не бугорковидно выпуклые, а продольно оттянутые, надкрылья не яйцевидные, переднеспинка без вдавленной задней части, ноги толстоватые. Размер заметно меньше – примерно 2.5 мм. Описан род Palpattalusinus gen. nov. с видом Palpattalusinus transitivus sp. nov., отличающийся удлиненным параллельносторонним телом, вытянутой продольно и суженой у основания переднеспинкой, удлиненным куполообразным слегка изогнутым дорсовентрально пигидием, специфическими пальпами в виде крупного овала, вытянутого на вершине в удлиненную узкую трубочку и сформированного тремя плотно прилегающими друг к другу члениками: овально увеличенным третьим члеником пальп с вытянутой узкой трубкообразной верхушкой, поперечным вторым и куполообразным на вершине первым члеником пальп, вместе образующими как бы единый "щупик". Передние лапки с отчетливым крупным черным гребешком над 2-м члеником, усики длинные, с маленьким круглым 2-м члеником, треугольными 3-м и 4-м члениками и слегка зубчатыми последующими, вершинный членик усиков сильно удлиненный, овальный. Род Palpattalusinus gen. nov. следует отнести к новой трибе, включающей Palpattalus Tshernyshev, 2016 на основании сочетания признаков, не встречающегося у видов ни одной из известных триб. Поэтому для видов родов Palpattalus Tshernyshev, 2016 и Palpattalusinus gen. nov. описана триба Palpattalini trib. nov. с типовым родом Palpattalus. Основными признаками новой трибы являются специфические признаки самцов: увеличенные членики пальп, модифицированные пигидий и апикальный стернит брюшка. Рецентных представителей трибы не обнаружено. В балтийском янтаре в четырех независимо полученных из разных коллекций инклюзиях отмечены самки Palpattalus eocenicus Tshernyshev, 2016, подчеркивается значительная представленность видов рода в эоцене.

Ключевые слова: Coleoptera, Malachiidae, Malachiinae, Malachiini, Palpattalini, Premalachius, Palpattalus, Palpattalusinus, эоценовый Балтийский янтарь, новая триба, новые роды, новые виды

DOI: 10.31857/S0031031X2003006X

введение

Жуки-малашки (Coleoptera, Malachiidae) (Majer, 1994; Mayor, 2007) нечасто встречаются в палеоматериалах, но практически каждая находка ископаемых жуков представляет собой новый таксон, часто не имеющий аналогов в рецентной фауне (Wickham, 1912, 1917; Kirejtshuk, Nel, 2008; Kubisz, 2011; Tshernyshev, 2012, 2016). Выделению новых таксонов способствует морфология имаго малашек, самцы подавляющего большинства видов которых несут специфические структуры выросты и вдавления, пластинчатые и шиповидные придатки, пучки волосков и щетинок на разных частях тела. Отчасти по этой причине следует, все же, вести таксономический анализ по самцам, но иногда характерные черты тела позволяют соотнести виды и по самкам. Это тем более важно при изучении ископаемого материала, само обнаружение которого — редкое событие.

В конце 2015 г. на изучение были любезно переданы инклюзии позднеэоценового балтийского янтаря из коллекции Кристел и Ганса Вернера Хоффейнсов, Германия, Мюнхеберг (Christel and Hans Werner Hoffeins, Hamburg, Germany). Среди нескольких экземпляров присутствовали самки Palpattalus Tshernyshev и был один жук, по внешним признакам отчетливо относящийся к трибе Malachiini. Вид в инклюзии относится к роду, отличающемуся от всех известных на данное время в трибе Malachiini (Чернышёв, 2011, 2012а, б; Tshernyshev, 2000). Поэтому вполне обоснованным решением представляется описание нового рода Premalachius gen. nov. с типовым видом Premalachius obscurus sp. nov., обозначаемым в данной работе по монотипии.

В 2016 г. на международном интернет-аукционе Ebay среди множества образцов янтарных инклюзий из Прибалтики, выставленных на продажу Мариусом Вета из Паланги (Marius Veta, Palanga). появился интересный жук, внешне схожий с представителями трибы Attalini, у которого на фотографии просматривался отчетливо увеличенный апикальный членик пальп. Этот признак сближает его с видами описанного ранее рода Palpattalus Tshernyshev, 2016, но несколько иной формы pacширенное кзади тело и, самое главное, характер формы пальп сразу же привлекает внимание. Инклюзия приобретена и детально изучена под бинокулярным микроскопом. Ряд признаков позволяет отнести вид в инклюзии к трибе Attalini, но увеличенные апикальные членики пальп, как у Palpattalus Tshernyshev, 2016, представляют признаки уникальной отдельной группы, которую можно рассматривать в качестве переходной от Colotini к Attalini, a, вероятно, и предковой для обеих триб. Поскольку отличия в строении пальп и размеров тела жука в инклюзии не позволяют отнести его к Palpattalus Tshernyshev, 2016, закономерно описать новый род Palpattalusinus gen. nov. с типовым видом Palpattalusinus transitivus sp. nov. по монотипии. Новый род вместе с родом Palpattalus Tshernyshev, 2016 следует отнести к отдельной трибе на основании сочетания признаков, не встречающихся у видов ни одной из известных триб. Таким образом, для видов родов Palpattalus Tshernyshev, 2016 и Palpattalusinus gen. nov. описывается отдельная триба Palpattalini trib. nov. с типовым родом Palpattalus Tshernyshev. В качестве основных дефинитивных признаков новой трибы обозначены специфические признаки самцов: увеличенные апикальные членики пальп в сочетании с модифицированным пигидием и апикальным стернитом брюшка. Рецентные представители этой трибы в настоящее время не известны.

Помимо новых для науки таксонов, упомянутых выше, в балтийском янтаре в трех независимо полученных из разных коллекций инклюзиях отмечены самки Palpattalus eocenicus Tshernyshev, 2016, что подчеркивает значительную представленность видов трибы Palpattalini trib. nov. в эоцене. Вполне вероятно, морфотип эоценовой фауны малашек характеризуется хорошо летающими формами, адаптированными к обитанию в лесных экосистемах (Tshernyshev, 2016).

Ниже приводится описание новой трибы Palpattalini trib. nov. с типовым родом Palpattalus Tshernyshev и новых родов Premalachius gen. nov. с типовым видом Premalachius obscurus sp. nov. и Palpattalusinus gen. nov. с типовым видом Palpattalusinus transitivus sp. nov.

Голотип Premalachius obscurus sp. nov. и инклюзии Palpattalus eocenicus Tshernyshev, 2016 хранятся в коллекции янтаря Немецкого энтомологического ин-та им. Иоганна Кристиана Зенкенберга, Мюнхеберг, Германия (Senckenberg Deutsches Entomologisches Institut, Müncheberg, Germany) (SDEI), голотип Palpattalusinus transitivus sp. nov. и часть инклюзий Palpattalus eocenicus Tshernyshev, 2016 – в коллекции С.Э. Чернышёва, находящейся в Ин-те систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск (ИСЭЖ).

Пользуясь возможностью, выражаю глубокую признательность К. и Г.В. Хоффейнсам, Германия, за возможность исследовать инклюзии Malachiidae в янтаре.

Исследование поддержано РФФИ (грант № 19-04-00465-а), а также Программой фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013-2020 гг., проект № VI.51.1.5 (АААА-А16-116121410121-7).

СЕМЕЙСТВО MALACHIIDAE FLEMING, 1821

З а м е ч а н и я. Жуки в исследованных инклюзах относятся к семейству Malachiidae на основании следующих признаков: тело коротковатое и дорсовентрально уплощенное, слегка расширенное кзади, переднеспинка с уплощенными краями, усики и ноги тонкие, длинные, формула лапок 5-5-5, по бокам груди заметны выпячивающиеся пузырьки. У самцов различимы характерные специфические структуры. Образец No. 1224-3, описываемый как Premalachius obscurus gen. et sp. nov., относится к трибе Malachiini, поскольку у жука тело расширенное, "коренастое", усики широковатые, с удлиненным слегка треугольным вторым члеником, прикреплены проксимально, на уровне нижнего края глаз, наличник и верхняя губа просматриваются и хорошо развиты. Образец No. sch_007, описываемый как Palpattalusinus transitivus sp. nov. и образцы No. 1224-1, 1224-2, sch_008, No. sch_009, определенные как Palpattalus eocenicus Tshernyshev, 2016 относятся к трибе Palpattalini trib. nov., поскольку у самцов изогнут и модифицирован пигидий и увеличены и имеют специфическую форму пальпы, тело стройное, ноги и усики тонкие и длинные, второй членик усиков хорошо заметный, округло-овальный.

ПОДСЕМЕЙСТВО MALACHIINAE FLEMING, 1821

Триба Malachiini Fleming, 1821

Род Premalachius Tshernyshev, gen. nov.

Название рода – от Pre-предшествующий, и Malachius – название рецентного рода, являющегося типовым для трибы и семейства.

Типовой вид – Premalachius obscurus sp. nov.

Диагноз. Жук средних размеров (около 2.5 мм в длину), широковатый, равномерно расширенный кзади. Голова массивная, широкая, округлая, не вытянутая вперед, в области глаз немного шире переднеспинки, глаза небольшие, округлые, лицевая часть плоская, с небольшим поперечным неглубоким узким углублением в области наличника. Усики прикреплены проксимально, на уровне нижнего края глаз, отчетливо 11-члениковые, с треугольными, расширенными и уплощенными 2-м, 3-м и 4-м члениками, заметно более широкими, чем остальные. Пальпы недлинные, вершинный членик узкий, цилиндрический (рис. 1, г). Переднеспинка узкая, поперечная, равномерно закруглена с боков, со слегка округло выступающим передним краем, не суженная кзади. Надкрылья простые, в тонкой редкой пунктировке и коротком прилагающем опушении, с заметно выступающими плечами и оттянутыми эпиплеврами под ними, равномерно расширенные с основной трети к вершинам, вершины равномерно закругленные, без следов вдавлений, простые. Ноги утолщенные, крепкие, простые, передние лапки пятичлениковые, самый крупный членик – коготковый, остальные не удлиненные, сжатые с боков. Крылья хорошо развиты.

Видовой состав. Один вид – Premalachius obscurus sp. nov. из балтийского янтаря.

С р а в н е н и е. В отличие от большинства родов трибы, новый род маленьких размеров (около 2.5 мм), но с характерным дорсовентрально уплощенным телом, равномерно расширенным кзади, усики прикреплены проксимально, на уровне нижнего края глаз, наличник и верхняя губа просматриваются и хорошо развиты. По внешним признакам, а именно: короткоовальному телу с отчетливо выступающими плечами, крепким ногам, лапкам с тонкими, острыми, без прозрачной пластинки у основания коготками, новый род можно соотнести только с представителями рода Chionotopus Abeille de Perrin, 1881, ныне встречающимися в Передней Азии (Mayor, 2007). От этого рода экземпляр в инклюзии также отличается по ряду признаков: вершинный членик пальп у него не веретеновидный, дистальные членики усиков не пильчатые, второй членик не короче третьего, а такой же треугольно-расширенный и крупный, окраска тела полностью черная, без пятен на плечах или вершинах надкрылий, сами плечи не бугорковидно выпуклые, а продольно оттянутые, надкрылья не яйцевидные, а расширенные кзади и широкоокругленные у вершин, переднеспинка без вдавления и сужения позади, ноги заметно толстоватые. Размер жука заметно меньше известных видов рода Chionotopus – примерно 2.5 мм.

Premalachius obscurus Tshernyshev, sp. nov.

Табл. XII, фиг. 1, 2

Название вида дано за темную окраску покровов.

Голотип – SDEI, No. 1224-3, самка; балтийский янтарь; поздний эоцен. Прямоугольный кусочек янтаря с жуком правом нижнем углу, покрытый пластиковой капсулой.

Описание (рис. 1). Полностью черный. Тело небольшое, недлинное, слегка расширенное кзади. Голова массивная, широкая, округлая, не вытянута вперед, сужена кзади, в области глаз немного шире переднеспинки, глаза небольшие, округлые, лицевая часть плоская, с небольшим поперечным неглубоким узким углублением в области наличника. Поверхность головы в частой тонкой пунктировке, опушение не заметно, если есть, то тонкое, редкое и прилегающее. Усики прикреплены проксимально, на уровне нижнего края глаз, отчетливо 11-члениковые, нитевидные со слаботреугольными базальными члениками (рис. 1, a), длинные, заходят за основание надкрылий. Первый членик слегка булавовидный, увеличенный, второй и третий - треугольные, каждый из них короче первого, 3-й – трапециевидный, чуть уже предыдущих, с 5-го 10-й – цилиндрические, уже базальных, апикальный равномерно сужен к вершине и слегка заострен. Опушение усиков тонкое и короткое, без удлиненных дополнительных волосков или щетинок. Наличник и губа слабо видны, вероятно поперечные и узкие. Базальные членики пальп продольные, недлинные, апикальный – цилиндрический, слегка заостренный на вершине (рис. 1, г). Переднеспинка поперечная, узкая, равномерно закруглена



Рис. 1. Premalachius obscurus sp. nov., голотип SDEI, No. 1224-3: a – вид сверху справа, δ – вид сверху, e – правый усик, e – членики пальп. Длина масштабной линейки: 0.5 мм.

с боков, не сужена кзади, не вдавлена и не уплощена у основания. Все стороны очень тонко окаймлены, поверхность в очень редкой неглубокой точечности с отчетливой микроскульптурой. кажется блестящей. Опушение переднеспинки не выражено, вероятно, очень тонкое и редкое. Щиток хорошо заметен, поперечный, прямоугольный, с ровным краем, чуть скругленными боками, без пунктировки и без видимого опушения и окаймления. Надкрылья простые, без придатков и вдавлений, округло расширенные кзади от первой трети, равномерно закруглены на вершинах; в основании не шире переднеспинки (рис. 1, б). Плечи заметно выступающие, продольные, эпиплевры слегка расширены и уплощены под плечами. Шов без заметного окаймления. Поверхность в частой тонкой пунктировке с выраженной микроскульптурой, покрыта короткими полуприлагающими черно-бурыми волосками. Ноги слегка утолщенные, простые. Бедра и голени расширены к середине, не искривлены; все лапки 5-члениковые, тонкие, самый крупный членик коготковый, остальные примерно равной длины, сжатые с боков, коготки тонкие, острые, без пластинки при основании (или она плохо видна). Крылья хорошо развиты. Низ тела плохо различим, на вершине пигидия просматриваются стилюсы кокситов терминалий самки.

Размеры жука в мм: длина 2.5, ширина (в области основания надкрылий) – 0.85.

Материал. Голотип.

Триба Palpattalini Tshernyshev, trib. nov.

Типовой род – Palpattalus Tshernyshev, 2016.



Объяснение к таблице XII Фиг. 1, 2. Premalachius obscurus sp. nov., голотип SDEI, No. 1224-3. Фиг. 3, 4. Palpattalusinus transitivus sp. nov., голотип ИСЭЖ, No. sch_007. Длина масштабной линейки на всех фигурах соответствует 1 мм.

Д и а г н о з. Небольшие жуки (около 1.3–1.5 мм в длину), слегка удлиненные и уплощенные дорсовентрально. Усики длинные, тонкие, слегка зубчатые, второй членик отчетливый, небольшой, округлый. Ноги тонкие, длинные, все лапки пятичлениковые, передние лапки самца с гребешком над вторым члеником. Пальпы самцов увеличены, наиболее крупный первый членик, или же он образует единую булаву с остальными члениками. Крылья хорошо развиты у обоих по-

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 3 2020

лов. Пигидий и апикальный стернит увеличены и модифицированы. Рецентных представителей трибы не обнаружено.

Состав. Типовой род Palpattalus Tshernyshev, 2016 и род Palpattalusinus gen. nov.

Сравнение. Новая триба занимает промежуточное положение между трибами Colotini Abeille de Perrin, 1890 и Attalini Abeille de Perrin, 1890, а, возможно, является для них предковой. С представителями Colotini виды новой трибы сближают увеличенные пальпы самца, но они отличаются модифицированным первым члеником пальп, либо увеличенными в виде единой булавы всеми тремя члениками пальп, а не вторым и третим, как это типично для Colotini. У самцов Palpattalini также модифицирован пигидий, а самки крылаты, что отличает их от Colotini, но сближает с Attalini, у видов которых пальпы простые у обоих полов. Поскольку в рецентной фауне видов с подобным набором признаков не существует, для них обозначена отдельная триба.

Род Palpattalusinus Tshernyshev, gen. nov.

Название рода от palpus *лат.* – щупик, и рода Attalus.

Типовой вид – Palpattalusinus transitivus sp. nov.

Диагноз. Маленький жук (около 1.3 мм в длину), слегка удлиненный и слегка расширенный кзади. Голова крупная, слегка треугольная или трапециевидная, слегка вытянутая вперед и сужена кзади, в области глаз немного шире переднеспинки, глаза небольшие, округлые, лицевая часть плоская, с небольшим продольной узкой бороздкой посередине в области наличника. Усики прикреплены на уровне середины глаза, отчетливо 11-члениковые, слегка зубчатые тонкие и длинные, заходят за середину надкрылий, с маленьким круглым 2-м члеником, треугольными срединными члениками и сильно удлиненным овальным вершинным члеником. Пальпы крупные, заметные, овальные, выглядят как заостренная на верхушке булава, сформированная плотно прилегающими друг к другу члениками. Переднеспинка удлиненная, скорее продольная, широкая, равномерно закруглена с боков и заметно сужена кзади, слегка вдавлена и уплощена с боков у основания. Надкрылья простые, в тонкой пунктировке и редком, коротком, прилегающем опушении. Пигидий слегка удлинен и куполообразно выгнут, апикальный стернит также увеличен и изогнут, двулопастной или с узкой глубокой вырезкой посередине. Ноги тонкие, простые, передние лапки пятичлениковые, с гребешком над вторым члеником. Крылья хорошо развиты.

Видовой состав. Типовой вид Palpattalusinus transitivus sp. nov.

Сравнение. Жук в инклюзии обладает как характерными признаками трибы Attalini: удлиненным и параллельносторонним телом. продольно вытянутой и суженой у основания переднеспинкой, удлиненным, куполообразным и слегка изогнутым дорсовентрально пигидием, так и трибы Colotini: увеличенными пальпами в виде крупного овала, вытянутого на вершине в удлиненную узкую трубочку и сформированного тремя плотно прилегающими друг к другу члениками: овально увеличенным третьим члеником с вытянутой узкой трубкообразной верхушкой, поперечным вторым и куполообразным на вершине первым члеником, вместе образующими как бы единый "щупик". У данного рода передние лапки с отчетливым крупным черным гребешком над 2 члеником, усики длинные, с маленьким круглым 2-м члеником, треугольными 3-м и 4-м члениками и слегка зубчатыми последующими, вершинный членик усиков сильно удлиненный, овальный. Таким образом, род можно соотнести только с родом Palpattalus, от которого он отличается более крупным и расширенным кзади телом, утолщенными крепкими ногами, характерной формой пальп.

Palpattalusinus transitivus Tshernyshev, sp. nov. Табл. XII, фиг. 3, 4

Название вида обозначено так, чтобы показать переходный характер таксона от трибы Palpattalini к Attalini на основании признаков самца.

Голотип – ИСЭЖ, No. sch_007, самец; балтийский янтарь: Калининградская обл., янтарные шахты пос. Янтарный; поздний эоцен. Прямоугольный кусок янтаря 25 мм × 15 мм × 4 мм с включением жука в верхнем левом углу.

Описание (рис. 2). У жука хорошо виден верх и правая сторона тела, левая - в молочно-белом затенении. Верх угольно-черный, просматриваемый низ, усики и ноги - темно-коричневые. Тело небольшое, удлиненное, слегка расширенное кзади и уплощенное дорсовентрально. Голова простая, без вдавлений и придатков. Поверхность головы в тонкой равномерной и частой пунктировке, опушение тонкое, золотистое, очень короткое и полуприлегающее. Усики прикреплены на уровне середины глаза, отчетливо 11-члениковые, слегка зубчатые (рис. 2, в), тонкие и длинные, заходят за середину надкрылий. Первый членик слегка булавовидный, увеличенный, но не массивный, по длине равен общей длине 2-го и 3-го членика; второй членик самый короткий, в 1.8 раз короче 3-го, округлый, с тре-


Рис. 2. Palpattalusinus transitivus sp. nov., голотип ИСЭЖ, No. sch_007: *a* – общий вид сверху и справа, *б* – правый щупик, *в* – левый усик, *г* – пигидий. Длина масштабной линейки: 0.5 мм.

тьего по восьмой членики треугольные, причем 4-й – самый широкий, а с 5 по 8-й – членики вытянутые и суженые, девятый и десятый – узкие и слегка расширенные к вершине, апикальный узкий и длинный, равен общей длине 9 и 10 члеников, овальный, равномерно сужен и закруглен к вершине. Поверхность усиков в коротком опушении, каждый членик на отстоящей вершине с длинной торчащей коричневой прочной щетинкой. Наличник и губа слабо видны, поперечные и узкие, загнутые книзу. Пальпы (рис. 2, б), крупные, заметные, овальные, выглядят как заостренная на верхушке булава, сформированная плотно прилегающими друг к другу члениками: овально увеличенным третим члеником пальп с вытянутой узкой трубкообразной верхушкой, поперечным вторым и куполообразным на вершине первым члеником пальп. Переднеспинка удлиненная, скорее продольная, широкая, равномерно закруглена с боков и заметно сужена кзади, слегка вдавлена и уплощена с боков у основания. Окаймление просматривается в основании и с боков, поверхность в равномерной тонкой точечности с отчетливой микроскульптурой. Опушение переднеспинки не выражено и не видно. Щиток заметен, треугольный с округленным краем, без заметной пунктировки и опушения. Надкрылья простые, без придатков и вдавлений, слегка расширены кзади и равномерно закруглены на вершинах; в основании шире основания переднеспинки (рис. 2, а). Плечи заметные, округло выступающие, эпиплевры узкие, расширены и уплощены под плечами. Шов узкий, окаймление не просматривается. Поверхность в очень тонкой, частой пунктировке без выраженной микроскульптуры, покрыта очень короткими полуприлегающими черно-бурыми волосками. Ноги тонкие и длинные, без искривлений и придатков, простые. Бедра слегка расширены посередине, голени тонкие, ровные; все лапки 5-члениковые, тонкие, самый маленький членик – четвертый, он вполовину короче предылушего, коготковый членик крупный, слегка длиннее первого, первый-третий членики примерно равной длины, слегка сжатые с боков и заметно опушены, особенно в подошвенной части, коготки тонкие и короткие, с округлой заметной пластинкой при основании. На передних лапках над вторым члеником просматривается черноватый гребешок. Крылья хорошо развиты. Низ тела плохо просматривается, но хорошо заметен мезэпимер среднегруди и боковая сторона пяти брюшных сегментов, простых, без особой скульптуры и придатков; пигидий слегка удлинен и куполообразно выгнут, апикальный стернит также увеличен и изогнут, двулопастной или с узкой глубокой вырезкой посередине (рис. 2, г). Поверхность нижней части тела в мелкой точечности, опушение не заметно.

Размеры жука в мм: длина 1.28, ширина (в области основания надкрылий) — 0.65.

Материал. Голотип.

Palpattalus eocenicus Tshernyshev, 2016

Материал. Hoffeins, No. 1224-1, самка; 1224-2, самка; балтийский янтарь – два камня янтаря с включениями жуков посередине. ИСиЭЖ, No. sch_008, самка; No. sch_009, самка; балтийский янтарь: Калининградская обл., янтарные шахты пос. Янтарный; поздний эоцен. Прямоугольный кусок янтаря с включением двух жуков в верхних левом и правом углах.

З а м е ч а н и я. Вид обнаружен в трех камнях, добытых в разное время. Несколько отличается жук в инклюзии 1224-2 — у него очень темные, почти черные ноги. Вполне возможно, он относится к другому, еще не описанному виду. Тем не менее, тот факт, что в янтаре вновь обнаружено 4 экз. Palpattalus, позволяет заключить, что представители этого рода были весьма обычны в ландшафтах того времени.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Чернышёв С.Э. Обзор фауны жуков малашек (Coleoptera, Malachiidae) России и сопредельных территорий. 5. Определитель надвидовых таксонов // Евразиатский энтомол. журн. 2011. Т. 10. Вып. 3. С. 341–348.

Чернышёв С.Э. О фауне жуков-малашек (Coleoptera, Malachiidae) России и сопредельных территорий // Тр. Русск. энтомол. об-ва. 2012а. Т. 83. № 1. С. 102–111.

Чернышёв С.Э. Обзор фауны жуков-пилюльщиков (Coleoptera, Byrrhidae) Северной Азии // Евразиатский энтомол. журн. 2012б. Т. 11. Вып. 5. С. 437–447.

Kirejtshuk A.G., Nel A. New beetles of the suborder Polyphaga from the Lowermost Eocene French amber (Insecta: Coleoptera) // Ann. Soc. Entomol. Fr. 2008. V. 44. № 4. P. 419–442.

Kubisz D. Beetles in the collection of the Museum of Amber Inclusions, University of Gdansk, with description of Colotes sambicus sp. n. (Coleoptera: Melyridae) // Polsk. Pis. Entomol. 2001. V. 70. P. 259–265.

Majer K. A review of the classification of the Melyridae and related families (Coleoptera, Cleroidea) // Entomol. Basil. 1994. V. 17. P. 319–390.

Mayor A.J. Family Malachiidae Fleming, 1821 // Löbl I., Smetana A. (Eds): Catalogue of Palaearctic Coleoptera. V. 4. Stenstrup: Apollo Books, 2007. P. 415–454.

Tshernyshev S.E. Contributions to the knowledge of the Malachius group of soft-winged flower beetles (Coleoptera, Malachiidae) of the fauna of Russia and the adjacent countries. Part II. // Bull. Inst. R. Sci. Natur. Belg. Entomol. 2000. V. 70. P. 199–218.

Tshernyshev S.E. Aploceble (Chalcoaploceble) viridiaeneus Tshernyshev — new subgenus and species of dasytid beetles (Coleopterta, Dasytidae) in Baltic Amber // Euroasian Entomol. J. 2012. V. 11. № 3. P. 212–218.

Tshernyshev S.E. New taxa of soft-winged flower beetles (Coleoptera, Malachiidae) in Baltic and Rovno amber // Paleontol. J. 2016. V. 50. № 9. P. 953–962.

https://doi.org/10.1134/S0031030116090021

Wickham H.F. A report of some recent collections of fossil Coleoptera from the Miocene shales of Florissant // Bull. Lab. Natur. Hist., St. Univ. Iowa. 1912. V. 6. P. 1–38.

Wickham H.F. New species of fossil beetles from Florissant, Colorado // Proc. US Nat. Mus. 1917. V. 52. P. 463–472.

New Taxa of Soft-Winged Flower Beetles (Coleoptera, Malachiidae) in Baltic Amber

S. E. Tshernyshev

A new tribe, two new genera and two new species of soft-winged flower beetles (Coleoptera, Malachiidae) are described from Baltic Late Eocene amber. The genus *Premalachius* gen. nov. with a species *Premalachius obscurus* sp. nov., belongs to the tribe Malachiini due to antennae being located near the clypeus which is well developed also is the labrum. In the tribe a new species is close to species of the genus *Chionotopus* Abeille de Perrin, 1881. Because of absence of specific male structures due the specimen in inclusion is female, the only character indicating similarity between a new species and a genus mentioned above is a claw, thin sharp and lacking transparent lamellae at base. A new species can be differentiate from *Chionotopus* by the characters as follows: apical palpomere not fusiform, apical antennomeres not serrate, second antennomere not shorter

than the 3rd, of the same shape, enlarged triangular, humeri not rounded but elongate and protruding, lacking spots, elytra not oval, subparallel, pronotum not depressed posteriorly, legs strong. At about 2.5 mm in length the new species is much smaller than known species of *Chionotopus* which average 4.0–4.5 mm. The genus *Palpattalusinus* gen. nov. with type species *P. transitivus* sp. nov. is closely related to the genus *Palpattalus* Tshernyshev, 2016 and differs in elongate parallel body, elongate and narrowed to base pronotum, pygidium elongate, slightly curved ventrally and dome-shaped , specific palpae which look like a whole stout oval palpomere narrowed at the tip in a thin tube and composed by three compactly joined palpomeres; anterior tarsi with a distinct black comb above the second palpomere, antennae long, with the second antennomere small and round, 3rd and 4th triangular-shaped, remaining antennomeres slightly serrate, apical antennomere strongly elongate and oval. The genus *Palpattalusinus* gen.nov. shares two character combinations with *Palpattalus* Tschenyshev, 2016, namely enlarged palpae and modified pygidium. Thus, a new Tribe, Palpattalini trib.nov. with type genus *Palpattalus* Tshernyshev is described. Recent representatives of the new tribe are unknown. Females of *Palpattalus eocenicus* Tshernyshev, 2016 have been found in four different Baltic amber inclusions deposited in different collections. The female is briefly described and significant presence of species of the genus in Eocene amber is discussed.

Keywords: Coleoptera, Malachiidae, Malachiinae, Malachiini, Palpattalini, Premalachius, Palpattalus, Palpattalusinus, Eocene Baltic amber, new tribe, new genera, new species

УДК 551.761.1:56.016.3(571.63)

НОВЫЙ ВИД КОНОДОНТОВ SCYTHOGONDOLELLA DOLOSA SP. NOV. ИЗ ЗОНЫ ANASIBIRITES NEVOLINI (НИЖНИЙ ТРИАС) ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ

© 2020 г. Л. Г. Бондаренко^{а, *}, А. М. Попов^а

^аДальневосточный геологический институт ДВО РАН, Владивосток, Россия *e-mail: li_bond@mail.ru Поступила в редакцию 20.04.2017 г. После доработки 15.11.2019 г. Принята к публикации 27.11.2019 г.

В нижнетриасовых отложениях карьера СМИД в окрестностях г. Артема из зоны Anasibirites nevolini выделен комплекс платформенных конодонтов, из которого описан новый вид Scythogondolella dolosa sp. nov., относящийся к подсемейству Scythogondolellinae. Первоначально этот вид рассматривался нами как предположительный морфотип типового вида Scythogondolella milleri (Müller, 1956), однако при дальнейшем опробовании из этого уровня было извлечено еще несколько экземпляров, более детальное изучение которых позволило выделить новый вид.

Ключевые слова: нижний триас, оленекский ярус, конодонты, Южное Приморье

DOI: 10.31857/S0031031X20030046

Подсемейство Scythogondolellinae семейства Gondolellidae включает в себя часть преимущественно раннеоленекских видов, отнесенных к роду Scythogondolella с типовым видом S. milleri (Müller). Этот род изначально был установлен для сегминипланатных коротких Р₁ конодонтовых элементов с ребристо-бугорчатой платформенной скульптурой, имеющих на нижней поверхности хорошо выраженный желоб и базальную полость с закругленной петлей вокруг небольшой базальной ямки. По разнообразию конфигурации парапетов платформы, осевого гребня и главного зубца в состав рода на тот момент вошли S. eotriassica (Müller), S. crenulata (Mosher), S. milleri parva (Kozur et Mostler) и условно вид S.? mosheri (Kozur et Mostler), как не имеющий платформенной скульптуры, но идентичный S. milleri parva (Kozur et Mostler) по другим параметрам (Kozur, 1989).

При проведении мультиэлементной реконструкции в составе рода были выделены 15-элементные аппараты, куда вместе с P_1 элементом вошли P_2 , S_3 , S_4 , M, S_2 , S_1 , S_0 элементы (Orchard, 2005), присущие как типовому виду, так и виду S. mosheri (Kozur et Mostler), выведенному из разряда условных. Однако в дальнейшем во многих случаях с выделением мультиэлементных аппаратов возникли проблемы, и тогда в состав рода условно стали включаться и другие виды (Orchard, 2007), при этом некоторые виды были приведены в открытой номенклатуре и без описания, но с изображениями: S.? n. sp. A, S.? n. sp. B, S.? n. sp. C, S.? n. sp. D, S.? n. sp. E, S.? n. sp. F. Позже последняя форма (S.? n. sp. F) вошла в состав вида S. rhomboidea Orchard et Zonneveld, а также было описано еще несколько новых видов (Orchard, 2008; Orchard, Zonneveld, 2009).

До недавнего времени из представителей рода Scythogondolella в Южном Приморье были известны только S. milleri и S. mosheri из нижнеоленекской аммонитовой зоны Anasibirites nevolini, частично соответствующей аммонитовой зоне Tardus Северной Америки (Tozer, 1994) и ее конодонтовому аналогу – зоне Scythogondolella milleri. Первый вид первоначально был обнаружен в разрезах левобережья р. Артемовка и по ключу Перевальному в верховьях р. Каменушка (Бурий, 1979), но их совместная и, как выяснилось, наибольшая встречаемость приходится на разрез карьера СМИД в окрестностях г. Артема (Bondarenko et al., 2013; Бондаренко и др., 2015). Именно здесь в комплексе с ними и другими конодонтовыми элементами удовлетворительной сохранности, а также несколькими ювенильными формами, был обнаружен новый вид, описание которого приводится ниже. Выяснить отношение сопутствующих конодонтовых элементов именно к Р₁ элементу нового вида, чтобы описать его как мультиэлементный, проблематично из-за наличия в пробе сразу нескольких P_1 элементов разных видов: S. milleri, S. mosheri и нового вида. При изучении морфологических и микроскульптурных особенностей конодонтовых элементов был применен аналитический сканирующий электронный микроскоп JSM-6490LV с ЭДС INCA Energy, X-max и ВДС INCA Wave при Аналитическом центре в лаборатории микро- и наноисследований ДВГИ ДВО РАН.

Авторы признательны Ю.Д. Захарову и Г.И. Гуравской за обсуждения и рекомендации в процессе подготовки настоящей статьи, а также рецензентам за конструктивные замечания, которые мы постарались учесть.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО GONDOLELLIDAE LINDSTRÖM, 1970

ПОДСЕМЕЙСТВО SCYTHOGONDOLELLINAE ORCHARD, 2007

Род Scythogondolella Kozur, 1989

Scythogondolella: Kozur, 1989, c. 414, 429; Orchard, 2005, c. 97–98; 2008, c. 408.

Типовой вид – Scythogondolella milleri (Müller, 1956, p. 823, pl. 95, figs. 4–6); Северная Америка, штат Невада; нижний триас, смитский ярус, цефалоподовый слой.

С р а в н е н и е. От рода Neogondolella Bender et Stoppel, 1965 отличается наличием одной, а не двух базальных ямок на нижней поверхности и сильно выраженной зубчатостью краев платформы.

З а м е ч а н и я. В состав рода условно включено несколько таксонов в открытой номенклатуре с буквенными обозначениями: S.? n. sp. A Orchard, 2007, S.? n. sp. B Orchard, 2007, S.? n. sp. C Orchard, 2007, S.? n. sp. D Orchard, 2007, S.? n. sp. E Orchard, 2007, S.? n. sp. F Orchard, 2007. Некоторые их них позднее прибрели полноценные видовые названия: S.? n. sp. F Orchard, 2007 (=S. rhomboidea Orchard et Zonneveld, 2009), другие пока так и остались под вопросом.

Видовой состав. Кроме типового вида, Scythogondolella phryna Orchard et Zonneveld, 2009 из Британской Колумбии (Канада), S. mosheri (Коzur et Mostler, 1976) из Северо-Западной Канады, штата Невада (США), севера Сибири и юга Дальнего Востока (Россия), S. milleri parva (Коzur et Mostler, 1976), S. eotriassica (Müller, 1956) из штата Невада (США) распространены в верхней части нижнего подъяруса оленекского яруса. Виды S. ellesmerensis Orchard, 2008, S. lachrymiformis (Orchard, 2008), S. rhomboidea Orchard et Zonneveld, 2009 и S. crenulata (Mosher, 1973) из Британской Колумбии (Канада) обнаружены в нижней части нижнего подъяруса оленекского яруса.

Scythogondolella dolosa Bondarenko, sp. nov.

Scythogondolella sp.: Bondarenko, 2013, с. 61, рис. 5, 6.

Название вида от dolosus *лат.* – обманчивый.

Голотип – ДВГИ, № 003-19/12; Южное Приморье, карьер СМИД в окрестностях г. Артема; нижний триас, оленекский ярус, зона Anasibirites nevolini.

Описание (рис. 1, A–D). Почти симметричный Р₁ элемент с расширяющейся ближе к заднему концу короткой платформой. Края платформы по бокам сильно подвернуты кверху, несут на себе в разной степени развитые бугорки и зубчики, резко обрываются вблизи залнего конца и плавно сужаются к переднему концу, оставляя небольшой свободный лист. Осевой гребень состоит из зубчиков почти одинаковой высоты, имеющих небольшой наклон, но на заднем конце элемента высота последних 3-4 зубчиков, включая главный, и их наклон резко увеличиваются. Из-за такого резкого горизонтального наклона больших задних зубчиков средняя высота осевого гребня по всей длине конодонта почти не меняется. Благодаря такой конфигурации парапетов платформы и осевого гребня, конодонтовый элемент при виде сверху или снизу имеет копьевидные очертания. Несмотря на утрату апикальных частей горизонтальных зубцов у голотипа, отчетливо видна параллельная ориентировка последних относительно основания платформы и друг относительно друга. Иногда последние зубцы вместе с главным бывают латерально загнуты в апикальной части, что можно заметить у паратипа. По обеим сторонам от осевого гребня параллельно ему тянутся борозды, отделяющие зубцы осевого гребня от зубцов, находящихся на парапетах платформы. На нижней стороне имеется хорошо выраженный желоб, ближе к заднему концу приобретающий небольшой загиб и оканчивающийся там неглубокой базальной ямкой. По обе стороны от желоба находится базальная полость, образующая вокруг ямки широкую петлю и постепенно сужающаяся к переднему концу. Основание платформы часто имеет аркообразный изгиб.

С р а в н е н и е. От наиболее близкого Scythogondolella milleri (Müller) отличается укороченными парапетами платформы, большим размером 3–4 зубцов на заднем конце осевого гребня, включая главный, их горизонтальным положением и иногда их небольшим латеральным загибом в апикальной части.

З а м е ч а н и я. Обнаружено еще три экземпляра хорошей сохранности с наклоном зубцов осевого гребня, усиливающимся к заднему концу также почти до горизонтального расположения. Однако, в отличие от нового вида, они имеют другой характер зубчатости и дуговидные очерта-



Рис. 1. A–D – Scythogondolella dolosa sp.nov.: A–C – голотип ДВГИ № 003-19/12 (обр. 741-12е), А – вид сверху, В – вид снизу, С – вид справа; Южное Приморье, карьер СМИД в окрестностях г. Артема; нижний триас, оленекский ярус, зона Anasibirites nevolini; D – паратип ДВГИ 022-25/12 (обр. 742-4а), вид справа. Е – Scythogondolella sp., экз. ДВГИ № 022-24/12 (обр. 742-4а), вид слева. Масштабная линейка под изображениями равна 100 мкм.

ния осевого гребня, и не резкий, а постепенный переход зубцов в субгоризонтальное положение. Возможно, эти экземпляры также следовало бы отнести к описываемому новому виду, но пока мы их оставляем в открытой номенклатуре (рис. 1, фиг. Е).

Материал. Четыре экземпляра из одного местонахождения: Южное Приморье, карьер СМИД в окрестностях г. Артема; нижний триас, оленекский ярус, аммонитовая зона Anasibirites nevolini, конодонтовая зона Scythogondolella milleri.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 18-05-00023-А).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бондаренко Л.Г., Захаров Ю.Д., Гуравская Г.И., Сафронов П.П. Стратиграфические подразделения нижнего триаса Южного Приморья. Статья 2. Первые находки конодонтов в слоях с Churkites cf. syaskoi на западном побережье Уссурийского залива // Тихоокеанская геология. 2015. Т. 34. № 3. С. 203–214.

Бурий Г.И. Нижнетриасовые конодонты Южного Приморья. М.: Наука, 1979. 143 с.

Bender H., Stoppel D. Perm-Conodonten // Geol. Jb. 1965. № 82. S. 331–364.

Bondarenko L.G., Buryi G.I., Zakharov Y.D. et al. Late Smithian (Early Triassic) conodonts from Artyom, South

Primorye, Russian Far East // New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. Bull. 2013. № 61. P. 55–66.

Kozur H. The taxonomy of the gondolellid conodonts in the Permian and Triassic // Cour. Forschungsinst. Senckenb. 1989. V. 117. P. 409–469.

Müller K.J. Triassic conodonts from Nevada // J. Paleontol. 1956. V. 30. P. 818–830.

Orchard M.J. Multi-element conodont apparatuses of Triassic Gondolelloidea // [Purnell M.A. and Donoghue P.C.J. (eds.)] Conodont biology and phylogeny: interpreting the fossil record. Spec. Papers in Palaeontol. 2005. V. 7. P. 73– 101.

Orchard M.J. Conodont diversity and evolution through the latest Permian and Early Triassic upheavals // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2007. V. 252. P. 93–117. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.11.037

Orchard M.J. Lower Triassic conodonts from the Canadian Arctic, their intercalibration with ammonoid-based stages, and a comparison with other North American Olenekian faunas // Polar Res. 2008. V. 27. № 3. P. 393–412. https://doi.org/10.1111/j.1751-8369.2008.00072.x

Orchard M.J., Zonneveld J.-P. The Lower Triassic Sulphur Mountain Formation in the Wapiti Lake area: lithostratig-raphy, conodont biostratigraphy, and a new biozonation for the lower Olenekian (Smithian) // Can. J. Earth Sci. 2009. V. 46. P. 757–790.

https://doi.org/10.1139/E09-051

Tozer E.T. Canadian Triassic ammonoid faunas / Geol. Surv. Canada Bull. 1994. № 467. P. 1–663.

New Species *Scythogondolella dolosa* sp. nov. from Anasibirites Nevolini Zone (Lower Triassic) of Southern Primorye L. G. Bondarenko, A. M. Popov

A complex of the platform conodonts has been found in the *Anasibirites nevolini* Zone (the Lower Triassic beds) of the SMID Quarry, Artyom district. From this locality we described *Scythogondolella dolosa* as a new species of subfamily Scythogondolellinae. According to our first opinion this species was supposed as a morphotype of the type species *Scythogondolella milleri* (Müller, 1956). However, several additional specimens were found through the further sampling on this level, and the more detail study allowed to recognize a new species.

Keywords: Lower Triassic, Olenekian Stage, conodonts, Southern Primorye

УДК 567.6:551.736.3(470.57)

НОВЫЙ ВИД LEPTOROPHA (KOTLASSIIDAE, SEYMOURIAMORPHA) ИЗ ВЕРХНЕУРЖУМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2020 г. В. В. Буланов^{а, b, *}

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия ^bКазанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия

*e-mail: bulanov@paleo.ru Поступила в редакцию 14.01.2019 г. После доработки 24.05.2019 г. Принята к публикации 06.06.2019 г.

Из верхнеуржумских отложений лимитотипа северодвинского яруса (разрез Монастырский овраг, Республика Татарстан) по изолированным зубам описан новый вид рода Leptoropha (Kotlassiidae, Seymouriamorpha) — L. minima sp. nov. Выборка из типового местонахождения (Монастырский Овраг-D) позволяет проследить модификацию формы нижне- и верхнечелюстных зубов у особей с длиной черепа от 30 до 60 мм, начиная с трикуспидного состояния до сложных поликуспидных коронок веерного типа с большим (до 14) количеством дополнительных зубцов, образующих дефинитивно у передних челюстных зубов краевые участки протоцингулюма. Помимо типового местонахождения, отдельные зубы, ассоциируемые с L. minima, определены из верхнего уржума Южного Приуралья (Оренбургская обл., местонахождение Яшкино) и базально-северодвинских отложений бассейна р. Вятки (Кировская обл., местонахождение Повойска); находки зубов сходной морфологии в местонахождении Сундырь-1 (Республика Марий Эл) пролонгируют стратиграфическое распространение Leptorophinae до нижнесеверодвинского подъяруса (нижнепутятинский подгоризонт) и свидетельствуют о присутствии группы в составе последней (сундырской) фауны диноцефалового суперкомплекса тетрапод Восточной Европы.

Ключевые слова: Kotlassiidae, Seymouriamorpha, Leptoropha minima sp. nov., зубная система, растительноядность, средняя—верхняя пермь, Восточная Европа

DOI: 10.31857/S0031031X20030058

Коtlassiidae — эндемичное семейство сеймуриаморфных амфибий Восточной Европы. Интенсивная эволюция котлассиид в средней—поздней перми была связана со специализацией структур челюстного аппарата (Bulanov, 2003) и сопровождалась нарастающей неотенизацией. Сложный морфогенез зубной системы, ее многокомпонентность и, как следствие, эволюционная пластичность, существенно расширили спектр трофических адаптаций котлассиид и способствовали успешной интеграции в ранее не востребованные тетраподами секторы трофической структуры водных сообществ (Буланов, 2006).

Древнейшие котлассииды известны из отложений казанского яруса и, согласно последней ревизии (Bulanov, 2003), объединяются в подсемействе Leptorophinae, которое характеризуется сохранением контакта postorbitale и supratemporale, небольшим размером squamosum, преобладанием гребнистого типа орнаментации покровных костей черепа, а также бо́льшим, по сравнению с Kotlassiinae, числом челюстных зубов и некоторыми особенностями их строения (сравнительно крупным размером дополнительных зубцов на боковых кантах).

В подсемейство включаются два вида, относимые к разным родам – Biarmica tchudinovi Ivachnenko, 1987 и Leptoropha talonophora (Tchudinov, 1955). Материал по обеим формам фрагментарен и происходит только из типовых местонахожлений (датируемых, соответственно, нижне- и верхнеказанским подъярусами), которые в настоящее время не доступны для коллекторских работ, что в совокупности определяет сравнительно плохую изученность лепторофин как группы. Эти немногочисленные образцы, тем не менее, позволяют заключить, что эволюция подсемейства в казанское время заключалась в прогрессирующей поликуспидизации коронок маргинальных зубов, которая сопровождалась сокрашением числа зубов в челюстях и формированием рядов крупных зубов на латеральных элементах небного комплекса (Bulanov, 2003). Данная специализация была связана с адаптацией к альгофагии (Bulanov, 2003; Буланов, 2006), и уже к концу казанского времени среди лепторофин формируются облигатно растительноядные биоморфы. В настоящее время Leptorophinae являются наиболее древними известными растительноядными амфибиями и единственными представителями класса (включая современные таксоны), для которых доказано сохранение облигатной фитофагии в дефинитивном состоянии.

Начальные этапы усложнения формы коронок фиксируются уже у раннеказанской формы, Biarmica tchudinovi (табл. XIII, фиг. 14; см. вклейку), челюстные зубы которой дефинитивно снабжены двумя небольшими дополнительными зубцами на режущем канте с каждой стороны от центральной вершинки. Апикальная часть коронок при этом уплощена по сравнению с ее слегка вздутым прибазальным отделом и имеет умеренный лингвальный наклон.

У позднеказанских лепторофин число дополнительных зубцов на каждой стороне от вершины может достигать четырех (Leptoropha talonophora; табл. XIII, фиг. 15, 16), что свидетельствует о значительно более специализированном состоянии маргинального озубления; прибазальный отдел коронки при этом сильно вздут и формирует лингвально от вершинки, резко наклоненной внутрь, широкую покатую поверхность (талон).

До недавнего времени достоверные находки лепторофин ограничивались казанским ярусом Восточной Европы, однако в последние годы их остатки были определены также из существенно более молодых пермских отложений этого региона, что позволяет скорректировать данные по стратиграфическому распространению группы и ее таксономическому разнообразию. В частности, к роду Leptoropha можно уверенно отнести зубы из уржумских местонахождений Яшкино и Сухая Лощина в Оренбургской обл. (экз. ПИН, №№ 5387/3 и 4805/1, соответственно), а также из верхов уржумского яруса Среднего Поволжья (местонахождения Монастырский Овраг-D, Черемушка-1 и Черемушка-2 в Татарстане: Буланов, 2010; Silantiev et al., 2015; Mouraviev et al., 2015). Кроме того, по отдельным зубам этот же род был зафиксирован в базально-северодвинских отложениях опорного разреза границы уржумского и северодвинского ярусов на р. Вятке (местонахождение Повойска; экз. ПИН, № 5606/2), а также в реперном местонахождении сундырского фаунистического комплекса Сундырь-1 (Марий Эл) (Голубев, Буланов, 2018), датированном нижнепутятинским подгоризонтом (Голубев и др., 2015). Эти данные пролонгируют диапазон существования Leptorophinae до основания верхнесеверодвинского подъяруса верхней перми, свидетельствуют о широком распространении группы в позднеуржумско-раннепутятинском интервале на большей части территории Восточно-Европейской платформы, а также присутствии подсемейства в составе наиболее поздней диноцефаловой фауны региона (сундырский фаунистический комплекс).

Примечательно, что все без исключения зубы из уржумско-северодвинских местонахождений принадлежат сравнительно небольшим особям, длина черепа которых, предположительно, не превышала 60 мм. Поскольку перечисленные местонахождения характеризуются различным фаунистическим наполнением, типом сохранности остатков и генезисом - от аллювиально-речного (Сундырь-1) до старичного (Монастырский Овраг-D) и пойменно-озерного (Повойска, Черемушка-1), можно полагать, что указанный небольшой размер животных не является следствием тафономической избирательности и соответствует дефинитивной стадии онтогенеза. Кроме того, более сложная форма коронок уржумскосеверодвинских лепторофин не позволяет интерпретировать их как остатки ювенильных особей типового вида Leptoropha (L. talonophora), имеющего, к тому же, значительно более древний (верхнеказанский) возраст.

Основываясь на имеющемся материале, тем не менее, констатировать принадлежность всех пост-казанских находок к всего одному виду затруднительно: зубы из различных местонахождений морфологически не идентичны, а в случаях наблюдаемого сходства последнее, ввиду небольшого количества экземпляров, не подкреплено статистическими данными. Наиболее представительная коллекция зубов, охватывающая значительный онтогенетический диапазон, происходит из местонахождения Монастырский Овраг-D; этот комплекс остатков отнесен нами к новому виду рода Leptoropha – L. minima sp. nov., описание которого приводится ниже.

Типовое местонахождение приурочено к верхнеуржумской части разреза лимитотипа северодвинского яруса Монастырский овраг (Тетюшский р-н Татарстана) и было открыто С.О. Андрушкевичем и сотрудниками Саратовского унта М.Г. Минихом и А.В. Миних в 2007 г. Кости рыб и тетрапод были обнаружены в 19 м (Silantiev et al., 2015) ниже подошвы северодвинского яруса и приурочены к известнякам и перекрывающим их серым глинистым алевролитам, связанным, по мнению исследователей, фациальным переходом, и потому рассматривавшимся как один слой (слой 12 по: Миних и др., 2009). Раскопки этого костеносного уровня, проводившиеся автором в период 2008–2014 гг., показали, однако, наличие четкой границы между указанными слоями. Ее присутствие обусловлено имевшим место кратковременным эрозионным эпизодом, повлекшим перемыв кровли карбонатов перед последовавшей седиментацией алевролитов; как следствие, на границе слоев местами сформировался маломощный (до 2 см) прослой гравелитов, содержащий большое количество изолированных остатков рыб и фрагментов костей ювенильных амфибий.

Костеносный уровень прослежен автором на обоих бортах основного русла Монастырского оврага примерно в 40 м ниже по тальвегу от юговосточного конца обнажения, в котором зафик-



Рис. 1. Местонахождение Монастырский Овраг-D; верхи уржумского яруса; Татарстан, Тетюшский р-н, разрез у с. Монастырское, правый борт (обн. 99а); раскопочная площадка 2008 г. (указателем отмечен костеносный горизонт).

сирована нижняя граница северодвинского яруса (обн. 101 по: Миних и др., 2009), и трассируется на достаточно большом расстоянии по левому борту оврага. На сильно задернованном правом борту продуктивный горизонт обнажается локально (обн. 99а) непосредственно под линзой светло-бурых сильно алевритовых тонкозернисных песчаников с крупно-чешуйчатой отдельностью по выветренной поверхности, в кровлю которых врезаны небольшие линзы более грубозернистых песчаников серого и бурого цвета, содержащие гравийный и галечный материал (рис. 1).

Основная часть полученного из местонахождения материала по тетраподам происходит из раскопочных площадок, заложенных в правом борту, и приурочена к перекрывающим известняк серым глинистым алевролитам мощностью 5-8 см (рис. 2). Слой содержит как фрагментарный, так и в различной степени деформированный скелетный материал по ювенильным земноводным (преимущественно, Karpinskiosauridae; Буланов, 2010). Значительно реже в слое встречаются остатки ювенильных темноспондил, а также изолированные кости их взрослых особей, большая часть которых обнаружена в кровле слоя. По немногочисленным изолированным мелким зубам, фрагментам челюстей и отдельным элементам посткрания в комплексе местонахождения установлено присутствие хишных и растительноядных терапсид, а также диапсидных рептилий,

таксономической идентификации которых препятствует неполнота остатков. Помимо этого, в Монастырском Овраге-D по фрагментам dentalia зафиксирован род Kinelia, единственный вид которого (К. broomi Bulanov, 2002) был описан ранее по неполной нижней челюсти из верхнего уржума Оренбургского Приуралья (местонахождение Воздвиженка-А; Буланов, 2002) и систематическое положение которого остается дискуссионным (?Parareptilia; Säilä, 2009). Кости крупных рептилий, а также достоверные остатки лепторофин в слое не обнаружены.

Все используемые в описании зубы Leptoropha minima были получены в результате химической обработки прослоя гравелитов, залегающего гнездами между битуминозными алевролитами и подстилающими их известняками, и сформировавшегося как горизонт конденсации при перемыве кровли последних (в левом борту оврага этот прослой отсутствует). Зубы отличаются по размеру, имели различное положение в челюстях и принадлежали особям существенно разного индивидуального возраста, что позволяет реконструировать не только характер маргинального озубления L. minima, но и проследить изменение формы коронок челюстных зубов на протяжении значительного отрезка онтогенеза. Полученные данные являются первой онтогенетической характеристикой представителей Leptorophinae и существенно упрощают диагностику нового вида, поскольку сложное строение зубной системы



Рис. 2. Костеносный уровень местонахождения Монастырский овраг-D; указателем отмечено положение горизонта конденсации (гравелитов), содержащего остатки Leptoropha minima.

котлассиид, используемое для диагностики таксонов внутри семейства, требует учета онтогенетической изменчивости (Bulanov, 2003; Буланов, 2006).

В частности, сложный онтогенетический сценарий и выраженная гетеродонтность в дефинитивном состоянии характеризует северодвинсковятских котлассиид рода Microphon (Kotlassiinae) – M. exiguus и M. gracilis (Bulanov, 2003; Буланов, 2006, 2014), имеющих поликуспидное строение коронок. В онтогенезе указанных видов усложнение формы зубов приоритетно проявляется в ростральном отделе черепа. Помимо этого, для зубов, расположенных в среднем и заднем отделах челюстей, обычно характерна некоторая асимметрия коронок, вследствие более сильного развития обращенной рострально половины режущего канта и расположенных на нем структур.

Имеющийся материал по Leptoropha minima показывает, что гетеродонтность маргинального озубления и сложный морфогенез зубной системы были характерны и для лепторофин. Принимая во внимание особенности организации и становления зубной системы северодвинско—вятских Kotlassiidae (в первую очередь данные по онтогенезу зубной системы видов Microphon), представляется возможным определить положение в челюстях большинства имеющихся в выборке зубов L. minima, и реконструировать для этого вида онтогенетическое изменение габитуса коронок зубов как в верхней, так и в нижней челюстях. Приводимые в работе оценочные данные по длине черепа особей Leptoropha minima, к которым принадлежали зубы, основаны на сравнении последних с таковыми экземпляров Microphon gracilis и Leptoropha talonophora, а также зубами предковых Utegeniidae (Utegenia shpinari), краниальные параметры которых известны (для сравнения использованы зубы средней части зубных рядов). Полученные значения по очевидным причинам несколько условны, но, тем не менее, пригодны для иллюстрации качественных преобразований маргинальных зубов L. minima в процессе индивидуального развития.

ОТРЯД SEYMOURIAMORPHA

СЕМЕЙСТВО КОТLASSIIDAE ROMER, 1934 ПОДСЕМЕЙСТВО LEPTOROPHINAE IVACHNENKO, 1987

Род Leptoropha Tchudinov, 1955

Leptoropha minima Bulanov, sp. nov.

Табл. XIII, фиг. 1-13, 17

Название вида minima лат. – небольшая. Голотип – ПИН, № 5303/137 (табл. XIII, фиг. 5), изолированный верхнечелюстной зуб; Россия, Республика Татарстан, Тетюшский р-н, овр. Монастырский у с. Монастырское, местонахождение Монастырский Овраг-D; верхи уржумского яруса.

Описание. Наименьший из представленных в выборке зубов (табл. XIII, фиг. 1) Leptoropha minima сохранился целиком; он имеет высоту 0.97 мм при ширине коронки 0.22 мм и, предположительно, принадлежал особи с длиной черепа около 30 мм. Коронка имеет трикуспидное строение и заметно шире основания. Боковые зубцы крупные, хорошо обособлены от центрального конуса, ориентированы вертикально и (как и центральный зубец) имеют у основания режущую оторочку. Уже на этой стадии коронка имеет выраженную асимметрию вследствие наличия выступа на боковом канте дополнительного зубца, предположительно расположенного со стороны переднего края черепа; данная особенность свидетельствует, что зуб с большой вероятностью располагался в средней части зубного ряда, а форма коронки — на его вероятную принадлежность maxillare.

При увеличении размера коронок происходит последовательное добавление боковых зубцов, суммарное число которых у наиболее крупных зубов может достигать 14 (табл. XIII, фиг. 2–13). Вершинки зубцов округло-конические и сонаправлены центральному зубцу; их основания расширены за счет наличия краевой режущей оторочки и отделены от соседних зубцов U-образными понижениями, изредка сужающимися до щелевидных прорезей. Одна–две пары зубцов, расположенных вблизи центральной вершинки, имеют увеличенный размер.

В последующих генерациях зубов происходит добавление зубцов в направлении базальной части коронки при соответствующем уменьшении их размера. У наиболее специализированных зубов рострального отдела черепа зубцы могут выходить на лингвальную поверхность прибазального отдела, формируя краевые структуры протоцингулюма (табл. XIII, фиг. 12, 13).

У самых крупных коронок уплощенные апикальные отделы приобретают лингвальный наклон, величина которого, однако, не превышает $30^{\circ}-35^{\circ}$ (v L. talonophora $-40^{\circ}-50^{\circ}$); основания коронок также утолщены очень умеренно по сравнению с L. talonophora, у которой они вздуты почти до шаровидного состояния (табл. XIII, фиг. 16, 17). У большинства зубов в выборке поверхность коронки гладкая и не осложнена орнаментирующими структурами эмалевого покрытия; тем не менее, на некоторых зубах лингвальная сторона несет тонкие, иногда дихотомирующие гребешки, направленные к вершинке центрального конуса и/или боковых зубцов. В ряде случаев на лингвальной (а иногда и лабиальной) стороне коронки можно наблюдать широкие и глубокие продольные ложбинки, дистально выходящие к щелям, разделяющим зубцы режущего канта (табл. XIII, фиг. 5, 11). Очевидные следы прижизненного стирания рабочей части зубов отсутствуют.

По аналогии с Microphon, нами предполагается, что зубы верхней и нижней челюстей Leptoropha minima отличает профиль режущей кромки зуба, высота и относительный размер центральной вершинки. Зубы с широким и низким в лате-

ральной проекции рабочим краем, образуемым дополнительными зубцами, при сравнительно небольшом размере центрального зубца, интерпретируются нами как верхнечелюстные (табл. XIII. фиг. 1-6); при этом предполагается, что коронки с симметричным расположением боковых зубцов (напр., табл. XIII, фиг. 5 и 6) располагались в praemaxillare или переднем отделе maxillare. Зубы, имеющие зауженную апикальную часть и резко выдающийся по высоте центральный конус, предположительно, являются нижнечелюстными (табл. XIII, фиг. 7–13). У таких зубов, как правило, сильнее выражены вертикальные борозды на лингвальной стороне, отделяющие основание центральной вершинки от оснований соседних боковых зубцов. У самых сложных зубов этого морфотипа (в том числе, имеющих протоцингулюм – табл. XIII, фиг. 12, 13) прибазальные части коронок почти не утолщены, а количество дополнительных зубцов не превышает десяти, т.е., меньше, чем у соразмерных верхнечелюстных зубов. Это отвечает соотношениям, наблюдаемым у видов рода Microphon, у которых нижнечелюстные зубы в целом устроены несколько проще по сравнению с их антагонистами в верхней челюсти.

Самая крупная из коронок в имеющейся выборке, предположительно, принадлежала особи с длиной черепа около 60 мм (табл. XIII, фиг. 6). Асимметрия ее апикальной части и форма рабочего профиля указывают на то, что зуб располагался в средней части левого maxillare. Строение осевой зоны коронки аналогично таковому описанных выше передних верхнечелюстных зубов, однако прибазальные боковые зубцы отделены от субцентральных глубокими шелевидными прорезями. На более широкой (обращенной рострально) части рабочего канта некоторые крупные боковые зубцы с лингвальной стороны снабжены резкими гребнями, несущими зазубренность второго порядка. На противоположной стороне коронки подобные структуры отсутствуют, но наблюдается аберрантное обрастание наиболее проксимального зубца основанием соседнего зубца, расположенного более дистально. Лингвальная поверхность коронки неровная и покрыта сильно сглаженной струйчатостью, местами образующей наплывы треугольной формы, имитирующие выступы на описанных выше гребнях.

С р а в н е н и е. От L. talonophora новый вид отличается слабым утолщением прибазального отдела коронок челюстных зубов, менее выраженным наклоном их вершинок внутрь ротовой полости, бо́льшим числом дополнительных зубцов на режущем канте, их иной ориентацией и выходом на лингвальную сторону коронок прибазальных боковых зубцов (наличием протоцингулюма) у зубов рострального отдела черепа. Предполагается, что длина черепа особей в дефинитивном состоянии не превышала 60 мм. З а м е ч а н и е. Помимо зубов из типового местонахождения, к описанному виду нами отнесены зубы из местонахождений Повойска и Яшкино; видовая принадлежность зубов Leptoropha из местонахождений Черемушка-1, Черемушка-2, Сухая Лощина и Сундырь-1 пока не очевидна и требует дальнейшего обоснования.

Распространение. Верхи уржумского яруса средней перми (типовое местонахождение) — нижняя часть северодвинского яруса (местонахождение Повойска) верхней перми Восточной Европы.

Материал. Голотип и отдельные маргинальные зубы особей с длиной черепа 30-60 мм из типового местонахождения; зубы из местонахождения Повойска (экз. ПИН, № 5606/2) и Яшкино (экз. ПИН, № 5387/3).

* * *

Автор признателен А.В. Миних (Саратовский государственный ун-т) за предоставленные материалы по лепторофинам из местонахождений в Оренбургской обл. и содействие в организации раскопок местонахождений тетрапод, расположенных в Монастырском овраге. Работа выполнена при финансовой поддержке проектов РФФИ №№ 17-04-01937 и 17-04-00410, программы фундаментальных научных исследований Президиума РАН № 22 "Эволюция органического мира и планетарных процессов", а также за счет средств субсилии, выделенной в рамках государственной поддержки Казанского (Приволжского) федерального ун-та в целях повышения его конкурентоспособности среди ведущих мировых научнообразовательных центров (The work is performed according to the Russian Government Program of Competitive Growth of Kazan Federal University).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буланов В.В. Новые данные по проколофонам перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2002. № 5. С. 83–88.

Буланов В.В. Трофические адаптации сеймуриаморф (Parareptilia) и положение группы в структуре водных сообществ конца палеозоя // Эволюция биосферы и

биоразнообразия / Ред. Рожнов С.В. М.: Тов-во научн. изданий КМК, 2006. С. 394–415.

Буланов В.В. Новые находки тетрапод в разрезе лимитотипа северодвинского региояруса верхней перми Восточной Европы у села Монастырское (Татарстан) // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии. Матер. V междунар. конф., посвященной 150-летию со дня рождения В. П. Амалицкого (1860– 1917). М.: ПИН, 2010. С. 53–56.

Буланов В.В. Новые находки Microphon exiguus (Seymouriamorpha, Kotlassiiade) в северодвинских отложениях бассейна реки Сухоны // Палеонтол. журн. 2014. № 6. С. 59–69.

Голубев В.К., Буланов В.В. Амфибии сундырского фаунистического комплекса пермских тетрапод 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-Европейского плакката // Уч. зап. Казанск. ун-та. 2015. Т. 157. Кн. 1. С. 49–58.

Ивахненко М.Ф. Пермские парарептилии СССР. М.: Наука, 1987. 159 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 223).

Миних М.Г., Миних А.В., Молостовская И.И., Андрушкевич С.О. К вопросу о точке стратиграфической границы северодвинского яруса // Недра Поволжья и Прикамья. 2009. Вып. 58. С. 31–38.

Чудинов П.К. Котилозавры Шихово-Чирковского местонахождения // Докл. АН СССР. 1955. Т. 103. № 5. С. 913–916.

Bulanov V.V. Evolution and systematics of seymouriamorph parareptiles // Paleontol. J. 2003. V. 37. Suppl. 1. 105 p.

Mouraviev F.A., Arefiev M.P., Silantiev V.V. et al. Monastery Ravine section. Stratotype of Urzhumian // Type and reference sections of the Middle and Upper Permian of the Volga and Kama River regions. The field guidebook of XVIII Intern. Congr. on the Carboniferous and Permian. Kazan: Kazan Univ., 2015. P. 120–141.

Säilä L.K. Alpha taxonomy of the Russian Permian procolophonoid reptiles // Acta Palaeontol. Pol. 2009. V. 54. № 4. P. 599–608.

Silantiev V.V., Arefiev M.P., Nurgalieva F.A. et al. Cheremushka section. Parastratotype of the Urzhumian Stage // Type and reference sections of the Middle and Upper Permian of the Volga and Kama River regions. The field guidebook of XVIII Intern. Congr. on the Carboniferous and Permian. Kazan: Kazan Univ., 2015. P. 70–119.

Watson D.M.S. A sketch classification of the pre-Jurassic tetrapod vertebrates // Proc. Zool. Soc. London. 1917. P. 167–186.

Объяснение к таблице XIII

Зубы котлассиид подсемейства Leptorophinae; экземпляры на фиг. 1–13 и 17 приведены к одному масштабу.

Фиг. 1–13, 17. Leptoropha minima sp. nov., челюстные зубы: 1–6 – строение и онтогенетическая модификация верхнечелюстных зубов, лингвально, экз. ПИН, №№ 5303/149, 157, 147, 144, 137 (голотип) и 155 соответственно; 7–13 – строение и онтогенетическая модификация нижнечелюстных зубов, лингвально, экз. ПИН, №№ 5303/152, 145, 154, 153, 146, 156 и 150 соответственно; 17 – максиллярный зуб сбоку, экз. ПИН, №№ 5303/151; Россия, Татарстан, Тетюшский р-н, разрез у с. Монастырское, местонахождение Монастырский Овраг-D; верхи уржумского яруса.

Фиг. 14. Biarmica tchudinovi Ivachnenko, 1987, закладка верхнечелюстного зуба голотипа ПИН, № 1581/1; Россия, Пермская обл., г. Пермь, местонахождение Вышка; нижнеказанский подъярус.

Фиг. 15, 16. Leptoropha talonophora (Tchudinov, 1955), нижнечелюстной зуб, экз. ПИН, № 161/68: 15 – лингвально, 16 – сбоку; Россия, Кировская обл., местонахождение Шихово-Чирки; верхнеказанский подъярус.

86

БУЛАНОВ

A New Species of the Genus *Leptoropha* (Kotlassiidae, Seymouriamorpha) from the Upper Urzhumian of European Russia

V. V. Bulanov

New species of the genus *Leptoropha* (Kotlassiidae, Seymouriamorpha), *L. minima* sp. nov., is described on the basis of isolated teeth coming from the Upper Urzhumian of boundary-stratotype section of the Severodvinian Stage in the Monastery Ravine; Russia, Tatarstan Republic). The teeth from the type locality (Monastirsky Ovrag-D) allow to reconstruct the tooth shape modification from the tricuspid pattern in juveniles with skull length of about 30 mm to policuspid crowns bearing up to 14 complementary cusps at the cutting edges in adults (the skull is about 60 mm long), and forming in the anteriormost teeth the protocinguliar structures. Instead of type locality, the isolated teeth of Leptoropha minima have been confirmed from the Upper Urzhumian of South Cis-Ural Region (Orenburg Region, Yashkino locality) and lowermost Severodvinian of Viatka River basin (Kirov Region, Povoiska locality). The similarly arranged teeth collected in Sundyr-1 locality (Mari El Republic) prolong the stratigraphic distribution of Leptorophinae up to the Upper Severodvinian (Lower Putyatinian) and prove the presence of this subfamily in the last tetrapod fauna of Dinocephalian Superassemblage of the Eastern European (Sundyr Tetrapod Assemblage).

Keywords: Kotlassiidae, Seymouriamorpha, Leptoropha minima sp. nov., dental system, herbivory, middlelate Permian, East Europe УДК 551.761.2-567,568

САМЫЙ МОЛОДОЙ ТРИАСОВЫЙ КОМПЛЕКС НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ В РОССИИ: СОСТАВ И ДАТИРОВКА

© 2020 г. В. П. Твердохлебов^{*a*, *, А. Г. Сенников^{*b*, *c*, **, И. В. Новиков^{*b*, *c*, ***, Н. В. Ильина^{*d*, ****}}}}

^aСаратовский государственный университет, Саратов, Россия ^bПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия ^cКазанский федеральный университет, Казань, Россия ^dИнститут геологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия *e-mail: galtver@yandex.ru **e-mail: sennikov@paleo.ru ***e-mail: inovik@paleo.ru ****e-mail: ilyina@geo.komisc.ru Поступила в редакцию 06.06.2019 г. После доработки 27.06.2019 г. Принята к публикации 31.07.2019 г.

Самый молодой фаунистический комплекс наземных позвоночных триаса в России приурочен к верхам букобайской свиты (средний триас) Южного Приуралья в местонахождении Лысов (Оренбургская область). Кроме тетрапод и рыб, из этого местонахождения известны двустворчатые моллюски, разнообразная макрофлора и богатый палинокомплекс. Изучение последнего позволило уверенно подтвердить датировку вмещающих отложений ладинским веком. Букобайское время представляет собой особый (ладинский) этап развития фауны и флоры на территории Южного Приуралья.

Ключевые слова: позвоночные, палинология, средний триас, Южное Приуралье

DOI: 10.31857/S0031031X20030162

введение

На территории Восточной Европы и Южного Приуралья триасовые континентальные отложения предоставлены наиболее полно и охарактеризованы рядом последовательных и преемственных фаун тетрапод (Шишкин и др., 1995). Наиболее поздняя из них, так называемая "мастодонзавровая" фауна, известна из Южного (букобайская свита) и Северного (надкраснокаменская свита) Приуралья, а также в индерской свите Прикаспия. В Южном Приуралье эта фауна включает в себя из темноспондильных лабиринтодонтов гигантских капитозавроидов "Mastodonsaurus" torvus Konzhukova¹, Cyclotosauridae gen.indet., Tpeматозавроида Bukobaja enigmatica Otschev, плагиозавра Plagiosternum danilovi Shishkin, а среди рептилий – пролацертилию Malutinisuchus gratus Otschev, эритрозухида Chalishevia cothurnata Otschev, payu3yхид Energosuchus garjainovi Otschev и Jushatyria vjushkovi Sennikov, неопределимых до

87

рода териодонтов, каннемейероидных дицинодонтов Elatosaurus facetus Kalandadze и Elephantosaurus jachimovitschi Vjuschkov. В Северном Приуралье, где, кроме континентальных, имеются и прибрежноморские отложения, в "мастодонзавровой" фауне представлены Bukobaja (?) sp., реликтовые антракозавры-хрониозухии Synesuchus muravjevi Novikov et Shishkin, эозауроптеригия Pistosaurus (?) sp., пролацертилия Malutinisuchus gratus, pavизухид Energosuchus gariainovi и каннемейероидные дицинодонты Planitorostris pechoriensis Surkov. В Прикаспии из индерской свиты прибрежноморского генезиса известны "Mastodonsaurus" torvus, Bukobaja sp., плагиозавр Plagioscutum caspiense Shishkin, неопределимые до рода проколофоны, рауизухиды, эритрозухиды и каннемейероидные дицинодонты. Возраст букобайской фауны тетрапод оценивается как ладинский (Шишкин и др., 1995).

В то же время букобайская фауна, отражающая столь важный этап эволюции тетрапод, остается одной из наименее изученных, так как она известна из ограниченного числа местонахождений, на которых не производились систематиче-

¹ Эта форма, наиболее вероятно, принадлежит самостоятельному роду капитозавроидов, характерному только для Восточной Европы.

ские раскопки. В Южном Приуралье это местонахождения Букобай I, II, III, V, VII и Ново-Александровка (верхняя точка) в бассейне р. Бердянка, Донгуз XI в бассейне р. Донгуз, Колтаево III в бассейне р. Бол. Юшатырь. Все эти местонахождения позвоночных приурочены к нижним циклитам букобайской свиты Южного Приуралья (Шишкин и др., 1995). В настоящей статье впервые приведено подробное описание этого единственного в верхах букобайской свиты комплекса тетрапод и рыб.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ ЛЫСОВ: ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ И ГЕНЕЗИС

Местонахождение Лысов было открыто В.П. Твердохлебовым в 1964 г. во время геологической съемки около хут. Лысов в Оренбургском районе (рис. 1). Здесь, вдоль оврага Большой (приток овр. Елшанка), им был описан протяженный, но слабо обнаженный разрез верхов букобайской свиты среднего триаса (Твердохлебов, 1967; Шишкин и др., 1995; Tverdochlebov, 2004). На нескольких уровнях по всему разрезу были обнаружены кости позвоночных, двустворчатые моллюски, макрофлора хорошей сохранности, взяты пробы на миоспоры.

При изучении местонахождения в середине девяностых годов XX в. М.В. Сурков (Саратовский государственный ун-т) обнаружил в нижней части разреза этого местонахождения скопление костей позвоночных и собрал некоторое количество образцов, хранящихся ныне в СГУ. В 1997 г. в рамках совместной экспедиции ПИН РАН, СГУ и Музея Северной Аризоны, в которой приняли участие А.Г. Сенников, И.В. Новиков, А.Г. Власов, М.В. Сурков и М. Моралес, был обследован разрез местонахождения, произведены пробные раскопки на точке с остатками позвоночных в нижней части разреза, давшие новые материалы, хранящиеся в ПИН РАН. Также были взяты пробы на палинологический анализ.

Ниже приводится общий разрез местонахождения Лысов по В.П. Твердохлебову, снизу вверх (рис. 2):

Слои 1. Глины пестрые с преобладанием красно-бурых тонов с прослоями серых песчаников, от тонко- до среднезернистых, мощностью до 1 м. Видимая мощность 26.0 м.

Слой 2. Песчаники серые тонкозернистые глинистые. Мощность 4.0 м.

Слой 3. Песчаники серые, табачно-серые мелкозернистые, косослоистые с караваеобразными стяжениями, содержащие остатки двустворчатых моллюсков. В слое найдены также кости тетрапод и остатки макрофлоры. Нижняя граница неровная, с размывом. Мощность 7.5 м.

Слой 4. Пачка переслаивания сероцветных глин и песчаников. В верхах линзообразный прослой лигнита мощностью 0.3 м. Мощность 6.0 м.

Слой 5. Песчаники серые мелкозернистые косослоистые с вертикально захороненными стволами хвощей и редкими раковинами двустворчатых моллюсков. Нижняя граница неровная, с размывом. Мощность 4.0 м.

Слой 6. Глины зеленовато-серые. Мощность 2.0 м.

Слой 7. Песчаники серые среднезернистые косослоистые. Нижняя граница неровная, с размывом. Мощность 4.0 м.

Слои 8. Пачка глин желтовато-серых с 2-х метровым прослоем серых тонкозернистых песчаников с карбонатно-глинистыми конкрециями, содержащими остатки макрофлоры хорошей сохранности. Мощность 7.0 м.

Слой 9. Глины желтовато-серые с розовыми и красными пятнами. Мощность 9.0 м.

Слой 10. Песчаники желто-серые средне- и крупнозернистые косослоистые. В слое найдены кости тетрапод. Нижняя граница неровная, с размывом. Видимая мощность 2.0 м.

Выше – перерыв в обнаженности 21 м.

Слой 11. Глины зеленовато-серые с прослоями (до 1м) песчаников зеленовато-серых мелкозернистых с остатками макрофлоры хорошей сохранности. Видимая мощность 10.0 м.

Слой 12. Песчаники желтовато-серые среднезернистые косослоистые. Нижняя граница неровная, с размывом. Видимая мощность 2.0 м.

Слои 13. Пачка переслаивания сероцветных глин и песчаников с преобладанием глин. В верхней части слоя 13 найдены остатки двустворчатых моллюсков и макрофлоры хорошей сохранности. В средней части — перерыв обнаженности 7 м. Видимая мощность 14.0 м.

Условия накопления вмещающих отложений местонахождения Лысов типичны для букобайской свиты Южного Приуралья (Шишкин и др., 1995; Tverdokhlebov, 2004). Оно происходило в обширных синклинальных просадочных структурах, представлявших собой в ландшафте полузамкнутые озерно-болотные и озерно-речные равнины. В целом, букобайские отложения имеют циклическое строение и представлены, как и в местонахождении Лысов, сероцветными песчаниками, блеклыми пестроцветными алевритами и глинами с многочисленными растительными остатками, прослоями растительного детрита и лигнитов. Это отражает произошедшую к букобайскому веку общую гумидизацию климата



Рис. 1. Географическое положение местонахождения Лысов.

(лишь с некоторыми проявлениями сезонности), что привело к формированию обширных водных бассейнов, биотопов с обилием растительности и богатой кормовой базой, в которых создавались благоприятные условия для развития разнообразной фауны водных и наземных позвоночных. В это время впервые с начала триаса в данном регионе появились условия для угленакопления.

ФАУНА ПОЗВОНОЧНЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ЛЫСОВ

Костеносная линза в нижней части разреза местонахождения Лысов, раскопанная в 1997 г., содержала кости позвоночных, раковины двустворчатых моллюсков и макрофлору, и была приурочена к линзовидному прослою темных плотных

ТВЕРДОХЛЕБОВ и др.



Рис. 2. Разрез местонахождения Лысов (по: Твердохлебов, 1967).

коричнево-серых глин, примерно 1 м шириной, залегающему в слое серых мелкозернистых косослоистых песчаников (слой 3). В глинах встречаются также раковины крупных двустворчатых моллюсков и многочисленные растительные остатки, ожелезненные и обугленные стволы хвощей, отпечатки листьев, обугленные куски веток и древесины, черный растительный детрит, маломощные линзочки угля. Изолированные, часто фрагментарные кости позвоночных преимуще-

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 3 2020



Рис. 3. Кости тетрапод из слоя 3 местонахождения Лысов: a - экз. ПИН, № 5655/1, левая заднетеменная кость "Mastodonsaurus" sp. с дорсальной стороны, $\delta - экз$. ПИН, № 5655/2, позвонок "Mastodonsaurus" sp. с краниальной стороны, e - экз. ПИН, № 5655/3, отпечаток фрагмента правой ветви нижней челюсти Rhytidosteidae gen. indet. на породе с латеральной стороны.

ственно крупные, очень плотные, черного цвета, вероятно, сильно ожелезненные, заключены в исключительно плотные и прочные слоистые коричневые глинисто-сидеритовые конкреции. Во время захоронения илистый осадок был, очевидно, очень мягким и пластичным. так как послойно облекал захораниваемые остатки. Для этой костеносной линзы можно предположить старичное происхождение. За пределами линзы вмещающая порода становится более светлой, песчанистой, без конкреций с костями, но с раковинами мелких двустворчатых моллюсков. В ней содержится меньшее количество детрита, нет кусков древесины и веток, но присутствуют отпечатки растений. В табачно-серых мелкозернистых песчаниках слоя 3 отмечены единичные находки костей без конкреций. Эти кости имеют иную сохранность, чем в основной части костеносной глинистой линзы, - светлые, коричневато-желтые, почти не ожелезненные, менее плотные и массивные, с лучше сохранившейся структурой поверхности. К таким образцам относится фрагмент нижней челюсти лабиринтодонта (ритидостеида). Для слоя песчаника наиболее вероятен прибрежноотмельный генезис. Интенсивность водных потоков, переносивших органические остатки, была, очевидно, незначительна, так как кости, как и остатки растений, почти не окатаны.

Из местонахождения Лысов определены двоякодышащие рыбы Ceratodus bukobajensis Minich (Tverdokhlebov, 2004), капитозавроид "Mastodonsaurus" sp. (рис. 3, a, δ), неопределимые до рода темноспондилы-ритидостеиды (рис. 3, u) и крупные каннемейероидные дицинодонты (Kannemeyeroidea gen. indet.). Комплекс позвоночных в целом соответствует известному из низов букобайской свиты. Особо следует отметить находку фрагмента остатков ритидостеида, первую для этой группы как в среднем триасе Южного Приуралья, так и для этого интервала времени вообще. Это свидетельствет о том, что представители семейства Rhytidosteidae, наиболее поздние находки которых до сих пор происходили из верхов нижнего триаса, еще продолжали существовать во второй половине среднего триаса, в ладинском веке.

МАКРОФЛОРА МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ЛЫСОВ

Макрофлора из местонахождения Лысов (колл. ГИН № 3980, сборы В.П. Твердохлебова) была описана И.А. Добрускиной (1980, 1982). Комплекс макрофлоры включает остатки членистостебельных Equisetites arenaceus (Jaeger) Schenk, папоротников Cladophlebis shensiensis P'an, Danaeopsis rarinervis Turutanova-Ketova, пельтаспермов Lepidopteris microcellularis Dobruskina, гинкгофитов Sphenobaiera granulifer Sixtel, Glossophyllum sp., цикадофитов Apoldia surakaica (Prinada et Brick) Dobruskina и наиболее вероятно указывает на ладинский возраст местонахождения Лысов (Добрускина, 1982; Шишкин и др., 1995; Tverdokhlebov, 2004).

В средней части разреза (слой 5) В.П. Твердохлебов обнаружил захоронение зарослей гигантских членистостебельных Equisetites arenaceus (стволы и корневища) в прижизненном положении (Tverdochlebov, 2004). Десятки стволов этих древовидных хвощей расположены в обнажении вертикально, местами очень близко, почти вплотную друг к другу, образуя густые заросли (рис. 4). От одного корневища отходят до 10 стволов. Стволы хвощей имеют почти одинаковый



Рис. 4. Стволы Equisetites arenaceus, захороненные в прижизненном положении, слой 5 местонахождения Лысов (фото В.П. Твердохлебова).

диаметр – от 10 до 15 см, в высоту (в сохранившейся части) до 2–2.5 м, почти прямые, реже слабо изогнуты или разветвляются, заполнены плотной серой глинисто-алевритистой породой. Сохранились лишь нижние части стволов, верхушки часто отсутствуют (вероятно, обломаны). Основания стволов и корневища уходят в нижележащий слой темно-серых глин и алевритов, из которого они первоначально и росли, когда он представлял собой илистую отмель. Этот глинистоалевритистый слой содержит многочисленные растительные остатки, в том числе, обугленные. Все стволы почти по всей своей высоте, от оснований до верхушек, захоронены в слое табачножелтых мелкозернистых пологокосослоистых песков с редкими раковинами двустворчатых моллюсков. Песчаный слой с хвощами перекрыт слоем темно-серых глин и алевритов с многочисленотпечатками растений и углистыми ными прослоями. Вероятный сценарий захоронения этих зарослей Equisetites arenaceus в прижизненном положении следующий. Заросли крупных Equisetites arenaceus произрастали на илистой отмели обширного водоема на этапе медленного спокойного накопления глинистых и алевритистых осадков. Этому этапу соответствует нижний глинисто-алевритистый слой 4. Затем режим осадконакопления сменился в сторону относительно кратковременного привноса и спокойной разгрузки в бассейне песчаного материала более полноводными, но не слишком быстрыми потоками, что отражается в пологой косой слоистости песков вышележащего слоя. Уровень воды поднялся, водоем стал достаточно глубоким. Вскоре вся роща древовидных хвощей оказалась затопленной и погребенной в песке в прижизненном вертикальном положении, так как их стволы секут ряд песчаных прослоев слоя 5. Вероятно, последним, наиболее интенсивным привносом песчаного осадочного материала роща Equisetites arenaceus была уничтожена, верхняя часть некоторых из их стволов, вероятно, была обломана (Tverdochlebov, 2004). Этому этапу соответствуют верхи слоя 5. Затем, после заполнения водоема песчаным материалом, скорость осадконакопления уменьшилась, и снова начали отлагаться илистые отмельотложения (вышележащий ные глинистоалевритистый слой 6). Погребенные стволы Equisetites постепенно заполнились и заместились этими тонкозернистыми осадками, образовавшими естественный внутренний отлив растений.

РЕЗУЛЬТАТЫ ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ БУКОБАЙСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ПРЕДШЕСТВУЮЩИХ ЛЕТ

Миоспоры из букобайских отложений были изучены И.С. Макаровой (Шишкин и др., 1995; Tverdokhlebov, 2004). Для выявленного ею палинокомплекса характерно преобладание двухмешковой пыльцы, либо примерно равное соотношение пыльцы и спор. В общем виде он выглядит следующим образом.

Пыльцевая часть представлена немногочисленными видами родов Florinites, Alisporites, Protodiploxypinus (=Microcachryidites, по Макаровой), Minutosaccus, Sulcatisporites, видами Dipterella oblatinoides Maljavkina, Podocarpus (Neopodocarpus) tricoccaeformis f. triassica Maljavkina, Heliosaccus dimorphus Mädler, Chordasporites singulichorda Klaus, Brachysaccus sp., Platysaccus sp., Granosaccus sp., Lunatisporites sp. (=Taeniaesporites, по Макаровой), Vitreisporites pallidus Nilsson (=Caytoniapollenites sp., по Макаровой).

Вид Р. (Neopodocarpus) tricoccaeformis f. triassica, судя по описанию и изображениям, приведенным в публикациях В.С. Малявкиной, очень похож на широко распространенный в триасе вид Platysaccus queenslandi de Jersey.

Для споровой части характерно видовое разнообразие спор рода Aratrisporites. Присутствуют виды Punctatisporites punctatus Warjuchina, Carnisporites mesosoicus Mädler, Lycopodiacidites kuepperi Klaus, Duplexisporites gyratus Playford et Dettmann, Polypodites cladophleboides Brick, Acanthotriletes ilekensis Kopytova, Conosmundacidites aff. othmari Klaus, Baculatisporites sp., Verrucosisporites sp., Granulatisporites sp., Neoraistrickia sp., Stereisporites sp. Найдены также споры Leiotriletes rotundus Bolchovitina, Leiotriletes sp., Limbella ovaliformis Maljavkina. Последний из перечисленных видов, судя по довольно схематичному описанию и зарисовкам в публикациях Малявкиной, весьма близок, по нашему мнению, виду Nevesisporites limatulus Playford.

По своему видовому составу изученный И.С. Макаровой палинокомплекс в полной мере отвечает среднетриасовым комплексам миоспор в целом. О возможной его принадлежности к отложениям ладинского возраста может свидетельствовать лишь пыльца вида D. oblatinoides, если на основе данных Макаровой, а также полученных нами, считать указанный вид характерным для палинофлоры ладинского века.

ПАЛИНОКОМПЛЕКС МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ЛЫСОВ

Палинокомплекс из костеносной точки был изучен Н.В. Ильиной. Из образца ИГ КомиНЦ № 437/2002 был выделен чрезвычайно насыщенный и разнообразный комплекс миоспор с доминирующей пыльцевой частью. При анализе его таксономического состава за основу были приняты результаты крупных обобщающих исследований последних лет по триасовой палинофлоре Шпицбергена, акватории Баренцева моря, Южных Альп, севера Средней Сибири и Германского бассейна (Круговых, Могучева, 2000; Ильина, Константинов, 2018; Vigran et al., 1998, 2014; Bachmann, Kozur, 2004; Cirilli, 2010; Hochuli, Vigran, 2010; Kürschner, Herngreen, 2010; Mietto et al., 2012; Hochuli et al., 2015; Ilyina, Konstantinov, 2015 и др.).

По видовому составу палинокомплекс местонахождения Лысов отвечает типичной среднетриасовой, ладинской палинофлоре, хорошо изученной в триасовых осадочных бассейнах (табл. 1). В палинокомплексе весьма многочисленны миоспоры широкого стратиграфического диапазона. унаследованные от раннетриасовой эпохи и с разной степенью детальности распространенные практически повсеместно. В данном случае к ним отнесены пыльца родов Alisporites, Chordasporites, Falcisporites, Platysaccus, Striatoabieites, Sulcatisporites и споры родов Anapiculatisporites, Apiculatisporites, Aratrisporites, Calamospora, Carnisporites, Concavisporites, Cyathidites, Dictyophylidites, Nevesisporites, Polycingulatisporites, Todisporites (Vigran et al., 1998, 2014; Hochuli, Vigran, 2010; Kustatscher et al., 2012; Hochuli et al., 2015).

Палинокомплекс местонахождения Лысов содержит также группу таксонов, которые составляют основу всех среднетриасовых комплексов миоспор. При этом значительная их часть, представленная преимущественно единичными экземплярами, появляется в самых верхах верхнеоленекского подъяруса и его возрастных аналогов, а систематическое распространение связано уже со среднетриасовыми отложениями. Из них в палинокомплексе представлены споры рода Duplexisporites и виды L. kuepperi, Camptotriletes cerebriformis Naumova, Converrucosisporites cf. Lygodium japoniciforme Ivanova. Пыльца представлена видами родов Florinites (Illinites chitonoides Klaus в англоязычной литературе), Minutosaccus, Protodiploxypinus, Triadispora и видами Accinctisporites circumdatus Jain, Podocarpidites keuperianus Schuurman, Podosporites amicus Scheuring, Succinctisporites grandior Leschik, Voltziaceaesporites heteromorpha Klaus (Ильина, 2008; Hochuli et al., 1989; Hochuli, Vigran, 2010; Kürschner, Herngreen, 2010; Vigran et al., 1998, 2014).

ТВЕРДОХЛЕБОВ и др.

Ботаническая принадлежность	Таксономический состав	Экогруппы	
Мохообразные	Nevesisporites spp. Polycingulatisporites triangularis Retitriletes sp.	Влажные низины, речные берега	
Плауновидные	Anapiculatisporites spp. Aratrisporites spp.	Прибрежные области	
	Carnisporites spp.	Влажные низины	
	Anaplanisporites cf. echinatus	?	
Папоротники	Apiculatisporites sp. Concavisporites spp. Converrucosisporites cf. Lygodium japonici- forme Leschikisporites aduncus Cyathidites spp.	Влажные низины	
	Dictyophyllidites mortoni Gleicheniidites sp.	Сухие низины	
	Kyrtomisporis spp.	? Сухие низины	
	Duplexisporites spp.	Прибрежные области	
	Hymenophyllum cf. granulatum	Эпифиты	
	Lycopodiacidites kuepperi Todisporites spp.	Влажные низины, речные берега	
	Punctatosporites walkomi	Влажные низины	
	Camptotriletes cerebriformis	?	
Членистостебельные	Calamospora spp.	Речные берега	
Птеридоспермы	Falcisporites spp.	Территории с холмистым рельефом и территории, удаленные от побере- жья	
	Sulcatisporites spp. Vitreisporites pallidus	Сухие низины	

Таблица 1. Распределение миоспор палинокомплекса и	із образца ИГ Ког	ми НЦ № 437	/2002 по их	ботанической
принадлежности и экогруппам				

Таблица 1. Окончание

Ботаническая принадлежность	Таксономический состав	Экогруппы	
	Araucariacites sp. Florinites spp. Podosporites spp.	Прибрежные области	
Хвойные	Protodiploxypinus spp.	Прибрежные области/пионерная флора	
	Cyclosaccus cf. podocarpoides Dacrycarpites spp. Enzonalasporites spp. Lunatisporites rhaeticus Ovalipollis spp. Piceaepollenites sp. Podocarpidites spp. cf. Triadispora spp. Voltziaceaesporites heteromorpha Lueckisporites triassicus	Территории с холмистым рельефом и территории, удаленные от побере- жья	
	Kuglerina meieri	?Сухие низины	
	Patinasporites densus	Сухие низины	
	Vallasporites ignacii	Сухие низины, ?территории с хол- мистым рельефом и территории, удаленные от побережья	
	Dipterella oblatinoides Minutosaccus spp. Plicatisaccus badius Praecirculina granifer Pseudenzonalasporites summus Samaropollenites speciosus	?Территории с холмистым релье- фом и территории, удаленные от побережья	
?Хвойные	Infernopollenites spp. Institisporites cf. crispus Succinctisporites grandior	?Территории с холмистым релье- фом и территории, удаленные от побережья	
Хвойные + птеридоспермы	Alisporites spp.	Влажные низины, территории с холмистым рельефом и террито- рии, удаленные от побережья	
	Chordasporites spp. Pityosporites cf. scaurus Striatoabieites spp.	Территории с холмистым рельефом и территории, удаленные от побере- жья	
	Platysaccus spp.	Прибрежные области	
Цикадовые	Brachysaccus spp.	?Сухие низины	
	Chasmatosporites spp. Eucommiidites spp.	Сухие низины	
Цикадовые, гинкговые, бен- нетитовые, птеридоспермы	Cycadopites sp.	Сухие низины	
Вероятные гимноспермовые	Accinctisporites spp. Colpectopollis ellipsoideus	?	

Другую часть этой группы составляют миоспоры, последовательное появление которых связано с анизийским веком. Из форм, первое появление которых связано с нижнеанизийским уровнем, в палинокомплексе местонахождения Лысов встречена пыльца Accinctisporites ligatus (Leschik) Clarke, Araucariacites australis Cookson, Colpectopollis ellipsoideus Visscher, Infernopollenites cf. claustratus Dolby, Institisporites cf. crispus Pautsch, Lueckisporites triassicus Clarke, Ovalipollis spp., Samaropollenites speciosus Dolby et Balme и споры Retitriletes sp., а со среднеанизийским – пыльца Brachysaccus neomundanus (Leschik) Mädler, Chasmatosporites spp., Dacrycarpites europeaus Mädler, Enzonalasporites cf. vigens Leschik, Eucommiidites cf. microgranulatus Scheuring, Kuglerina meieri Scheuring, Praecirculina granifer (Leschik) Klaus emend. Scheuring, Pseudenzonalasporites summus Scheuring, Vallasporites ignacii (Leschik) Scheuring и споры Leschikisporites aduncus (Leschik) Potonie.

Все перечисленные виды переходят в комплексы миоспор ладинского и позднетриасового возраста. Следует подчеркнуть, что первоначально первое появление многих из них было зафиксировано на более высоких стратиграфических уровнях, а приуроченность к анизийскому ярусу и его аналогам определена в результате палинологических исследований последних лет. причем в большинстве случаев уточненное стратиграфическое положение подтверждено сопутствующими комплексами морских беспозвоночных (Круговых, Могучева, 2000; Visscher, Krystyn, 1978; Visscher, Brugman, 1981; Hochuli et al., 1989, 2015; Vigran et al., 1998, 2014; Ilyina, Egorov, 2008; Hochuli, Vigran, 2010; Kürschner, Herngreen, 2010; Ilyina, Konstantinov, 2015).

В следующую группу палинокомплекса местонахождения Лысов входят миоспоры, появление которых связано с ладинским веком. Из них определены пыльца Cyclosaccus cf. podocarpoides Mädler, Patinasporites densus (Leschik) Scheuring, Plicatisaccus badius Pautsch и споры Hymenophyllum cf. granulatum Faddeeva, Kyrtomisporis cf. ervii Van der Eem, Kyrtomisporis specious Mädler, Punctatosporites walkomi de Jersey. В этой группе также есть виды, первоначально ставшие известными из более молодых отложений, а впоследствии встреченные с аммоноидеями в отложениях ладинского возраста (Ильина, Константинов, 2018; Vigran et al., 1998, 2014; Ilyina, Egorov, 2008; Hochuli et al., 2015).

Последней и самой интересной в составе палинокомплекса местонахождения Лысов является группа миоспор, которые до недавнего времени были известны только из верхнетриасовых отложений. Это пыльца видов D. oblatinoides, Lunatisporites rhaeticus (Schulz) Warrington, cf. Pityosporites scaurus (Nilsson) Schulz, и споры Kyrtomisporis cf. gracilis Bjaerke et Manum и Gleicheniidites sp.

Стратиграфическое положение некоторых vказанных выше таксонов спор и пыльцы требует пояснения. Пыльца V. ignacii, P. densus, P. summus и S. speciosus включена в группу видов, маркирующих начало карнийского века. Первоначально первое появление этих видов было установлено в аммоноидной зоне Daxatina canadensis, подошва которой в разрезе Prati di Stuores/Stuores Wiesen Южных Альп принята за стратотип границы между средним и верхним триасом (Cirilli, 2010; Mietto et al., 2012). Однако в дальнейшем они были обнаружены и в среднетриасовых отложениях, датированных аммоноидеями, а также в изученном нами образце из местонахождения букобайской фауны тетрапод. Этот факт существенно расширяет стратиграфический диапазон указанных видов и позволяет считать их характерными для среднетриасовых отложений в целом и палинокомплексов ладинского возраста в частности и. таким образом, выводит из группы видов-индексов для определения начала карнийского века.

Отдельно следует отметить споры рода Gleicheniidites, типичного элемента позднемезозойских отложений, который до недавнего времени (Vigran et al., 2014) в триасовых отложениях известен не был. В карнийских отложениях акватории Баренцева моря был определен вид Gleicheniidites senonicus Ross. В Южных Альпах вид Gleicheniidites sp. определен в составе палинокомплекса из верхней части лонгобардского подъяруса (Hochuli et al., 2015). Вероятно, следует признать, что в палинологической летописи споры Gleicheniidites появились гораздо раньше, чем это было принято считать.

Принадлежность миоспор D. oblatinoides, L. rhaeticus, cf. P. scaurus и K. cf. gracilis к отложениям ладинского возраста необходимо проверить на дополнительном фактическом материале.

Наряду с перечисленными выше группами, палинокомплекс местонахождения Лысов содержит единичные миоспоры, характерные для отложений индского и раннеоленекского возраста, а на данном стратиграфическом уровне, вероятнее всего, являющиеся переотложенными. К ним относятся споры Lundbladispora willmottii Balme и пыльца Cordaitina minor Pautsch, Crustaesporites globosus Jansonius, Klausipollenites cf. schaubergeri (Potonie et Klaus) Jansonius, Lunatisporites acutus (Leschik) Scheuring, L. noviaulensis (Leschik) Scheuring, Protohaploxypinus microcorpus (Schaarschmidt), Clarke sensu Morbey, P. samoilovichii (Jansonius) Hart, Striatites jacobii Jansonius. В палинокомплексе местонахождения Лысов выделяется также большая группа юрско-меловых миоспор: споры Cingulatitriletes sp. и пыльца Cedripites sp., Piceae valanjinica Rovnina, P. parvireticulata Rovnina, P. pseudorotundiformis Maljavkina, Picea sp., Pseudopicea variabiliformis (Maljavkina) Bolchovitina, Pinuspollenites sp. Присутствие перечисленных форм в букобайских отложениях может быть результатом их привноса из вышележащих толщ.

ДОПОЛНИТЕЛЬНОЕ ОБОСНОВАНИЕ ЛАДИНСКОГО ВОЗРАСТА ПАЛИНОКОМПЛЕКСА МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ЛЫСОВ

На территории Европейской России отложения среднетриасового возраста палинологически наиболее полно изучены в Прикаспийской впадине и в Тимано-Североуральском регионе. В Прикаспийской впадине в основу биостратиграфического расчленения среднетриасовых отложений по миоспорам положены результаты их изучения в опорной скважине 1-Хобда. Сходство видового состава палинокомплекса местонахождения Лысов наблюдается с палинокомплексом Heliosaccus dimorphus, который характеризует верхнекиильскую посвиту, мастексайскую и акмамыкскую свиты (Ярошенко и др., 2001). Первой общей чертой комплексов является доминирующая роль пыльцы в целом и двухмешковых форм в частности. Из форм широкого стратиграфического диапазона общими являются споры Anapiculatisporites spiniger (Leschik) Reinhardt и A. telephorus Klaus, L. kuepperi, Carnisporites spp., Todisporites spp., а также многочисленные в прикаспийском комплексе Aratrisporites spp., Limatulasporites spp. (синоним Nevesisporites), Polycingulatisporites spp. В пыльцевой части – это представители родов Alisporites, Chordasporites, Falcisporites, Platysaccus, Striatoabieites, Sulcatisporites, Vitreisporites, Cycadopites и вид V. heteromorpha.

Сходство также наблюдается по группе миоспор, составляющих основу среднетриасовых палинокомплексов: это споры Duplexisporites spp., Converrucosisporites и пыльца Accinctisporites spp., Illinites spp. (синоним Florinites spp.), Minutosaccus spp., Protodiploxypinus spp. (синоним Microcachryidites spp.), Triadispora spp., В. neomundanus, C. ellipsoideus, P. keuperianus, P. amicus. Из таксонов, последовательное появление которых связано с анизийским веком, общими являются споры L. aduncus, P. walkomi и пыльца C. apertus, Enzonalasporites sp., Е. microgranulatus, Ovalipollis spp., P. granifer. Пыльца рода Infernopollenites представлена в прикаспийском комплексе миоспор видом I. sulcatus (Pautsch) Scheuring. Виды, характерные для отложений ладинского возраста, в сравниваемых комплексах представлены спорами K. ervii.

Еще одной общей чертой обсуждаемых комплексов миоспор является заметное присутствие пыльцы хвойных растений группы Circumpolles и некоторых одномешковых форм, многочисленной в отложениях ладинского возраста и в верхнем триасе Тетической области и весьма редкой в Бореальных разрезах. В прикаспийском комплексе эта группа представлена родами Camerosporites, Duplicisporites и видом P. granifer, а одномешковые — определенным в открытой номенклатуре видом Enzonalasporites sp. В палинокомплексе хут. Лысов — это пыльцевые зерна E. cf. vigens, P. granifer, P. densus, P. summus и V. ignacii.

По видовому составу миоспор палинокомплекс местонахождения Лысов близок палинокомплексу Convertucosisporites conferteornatus— Florinites pseudostriatus Тимано-Североуральского региона, ладинский возраст которого определен по совместному нахождению с комплексом тетрапод фауны Mastodonsaurus в надкраснокаменской свите и на основе широкой межрегиональной корреляции с отложениями ладинского возраста морского происхождения (Ильина, 2001). В палинокомплексе С. conferteornatus—F. pseudostriatus также преобладает пыльца, но споровая часть при этом более насыщенная.

В группе миоспор широкого стратиграфического диапазона общие для двух палинокомплексов споры родов Anapiculatisporites, Apiculatisporites, Aratrisporites, Nevesisporites, Carnisporites, Todisporites, Dictyophyllidites, Cyathidites и Concavisporites многочисленнее и в видовом отношении разнообразнее. Присутствуют виды L. kuepperi, C. cerebriformis. Их дополняют споры родов Verrucosisporites и Cyclotriletes и видов Cyclogranisporites arenosus Mädler, Cycloverrutriletes presselensis Schulz, Camarozonosporites rudis (Leschik) Klaus, не встреченные в палинокомплексе местонахождения Лысов. Пыльца родов Alisporites, Chordasporites, Falcisporites, Platysaccus, Striatoabieites, Sulcatisporites в палинокомплексе С. conferteornatus-F. pseudostriatus также многочисленна, как и в палинокомплексе местонахождения Лысов.

Пыльцевая часть группы таксонов, составляющих основу среднетриасовых комплексов миоспор, у рассматриваемых палинокомплексов по качественному и количественному составу практически одинакова. Споры разнообразнее в палинокомплексе С. conferteornatus—F. pseudostriatus. Кроме общих Duplexisporites spp., здесь определены представители родов Convertucosisporites, Concentricisporites, Baculatisporites, Foveosporites, Uvaesporites и вид Conbaculatisporites mesosoicus Klaus.

Из миоспор, характерных для разных уровней среднетриасовых отложений. общими являются споры L. aduncus, P. walkomi и Kyrtomisporis sp. В палинокомплексе С. conferteornatus-F. pseudostriatus эта группа более представительна за счет спор Uvaesporites spp., Acanthotriletes spp., Granulatisporites spp., Microreticulatisporites opacus (Leschik) Klaus, Neoraistrickia taylori Playford et Dettmann. Porcellispora longdonensis (Clarke) Scheuring emend. Morbey, P. cladophleboides, Sellaspora rugoverrucata van der Еет и некоторых других. В пыльцевой части общих таксонов больше: это многочисленные Ovalipollis spp., Chasmatosporites spp. и виды S. speciosus, L. triassicus, P. badius, P. granifer, P. summus, P. densus, Eucommiidites sp.

Для дополнительного обоснования возраста палинокомплекса хут. Лысов следует обратиться к материалам по палинологии отложений ладинского яруса Шпицбергена, акватории Баренцева моря и Южных Альп, где они наиболее полно изучены и надежно датированы фауной аммоноидей. В Баренцевоморском бассейне отложения ладинского возраста охарактеризованы комплексом миоспор палинозоны Echinitosporites iliacoides (Hochuli et al., 1989; Vigran et al., 1998, 2014). В доминирующей пыльцевой части здесь определены некоторые виды родов Lunatisporites и Alisporites. В большом количестве присутствуют разнообразные Angustisulcites spp., Illinites spp., Podosporites spp., Protodiploxypinus spp., Striatoabieites spp., Triadisрога spp. Широкое распространение имеют виды Infernopollenites parvus Scheuring и I. sulcatus, Staurosaccites quadrifidus Dolby, Ovalipollis pseudoalatus (Thiergart) Schuurman, Chasmatosporites sp. A sensu Vigran et al., 2014, A. circumdatus, A. australis, Cordaitina gunyalensis (Pant et Srivastava) Balme, K. meieri, Dyupetalum vicentinense Brugman, E. microgranulatus и некоторые другие. Многочисленна пыльца E. iliacoides Schulz et Krutzsch. Подчеркнем присутствие редких экземпляров Duplicisporites granulatus (Leschik) Scheuring, D. scurrilis Scheuring и P. densus.

В споровой части многочисленны Aratrisporites spp., Striatella seebergensis Mädler (синоним D. gyratus), L. aduncus и гладкие треугольные споры родов Deltoidospora и Dictyophyllidites. Определены Acanthotriletes spp., Annulispora spp., Gordonispora spp., Perotrilites spp., Stereisporites spp., Uvaesporites spp., виды A. spiniger, Baculatisporites comaumensis (Cookson) Potonié, Conbaculatisporites hopensis Bjærke et Manum, C. rudis, Lycopodiacidites kokenii van der Eem, N. taylori. Следует обратить внимание на развитие в баренцевоморском палинокомплексе спор Kraeuselisporites cooksonae (Klaus) Dettmann, K. dentatus Leschik, Zebrasporites interscriptus (Thiergart) Klaus, Z. kahleri Klaus, Semiretisporis sp. A sensu Vigran et al., 2014, Ischvosporites sp., Gleicheniidites sp. и особенно Densoisporites velatus Weyland et Krieger. Последний из перечисленных видов является характерным для юрско-меловых отложений. Появление его в отложениях ладинского яруса либо меняет его стратиграфический диапазон, либо является следствием засорения пробы. Наряду с перечисленными формами, в палинокомплексе определено присутствие раннетриасовых спор Verrucosisporites spp., Cyclotriletes spp., C. presselensis.

В Южных Альпах ладинский ярус охарактеризован четырьмя палинокомплексами, выделенными по последовательному обновлению видового состава палинофлоры за счет первого появления в разрезе характерных групп миоспор (Hochuli et al., 2015). У палинокомплекса местонахождения Лысов с альпийской палинофлорой много общих черт.

В альпийских палинокомплексах также преобладает пыльца, и она гораздо разнообразнее в видовом отношении. Из форм широкого стратиграфического диапазона определены представители родов Alisporites, Chordasporites, Lunatisporites, Platysaccus, Striatoabieites, Sulcatisporites, вил V. heteromorpha. Остальная часть – это пыльца родов Angustisulcites. Araucariacites. Brachysaccus. Camerosporites, Duplicisporites, Enzonalasporites, Eucommidites, Illinites, Infernopollenites, Ovalipollis, Triadispora, виды Aulisporites astigmosus (Leschik) Klaus, C. gunvalensis, D. vicentinense, E. iliacoides, H. dimorphus, K. meieri, P. keupeianus, P. amicus, S. quadrifidus, а также некоторые другие формы, которые не были встречены в рассмотренных выше осадочных бассейнах.

В споровой части из форм широкого стратиграфического диапазона присутствуют Aratrisporites spp., Densoisporites spp., Punctatisporites spp., Verrucosisporites spp., Cyclogranisporites spp., Todisporites spp., C. mesozoicus, A. spiniger. Остальные споры – это Annulispora spp., Baculatisporites spp., Converrucosisporites spp., Convolutispora spp., Foveosporites spp., Reticulatisporites spp., Uvaesporites spp., K. dentatus, K. ervii, L. kokenii, N. taylori, P. longdonensis, Sellaspora foveorugulata van der Eem, S. rugoverrucata, Gleicheniidites sp. и некоторые другие виды. Следует еще раз подчеркнуть, что присутствие спор Gleicheniidites sp. в палинофлоре ладинского яруса, скорее всего, не случайно.

По нашему мнению, сходство палинокомплексов из отложений ладинского возраста Баренцевоморского бассейна, Тимано-Североуральского региона, Прикаспийской впадины и



Рис. 5. Количественное распределение миоспор палинокомплекса из образца ИГ Коми НЦ № 437/2002 по их ботанической принадлежности: 1 – мохообразные, 2 – плауновидные, 3 – папоротники, 4 – членистостебельные, 5 – птеридоспермы, 6 – хвойные + птеридоспермы, 7 – хвойные + ? хвойные, 8 – цикадовые + цикадовые, гинкговые, беннетитовые, птеридоспермы, 9 – вероятные гимноспермовые.

Южных Альп несомненно. Особенно важно то, что в Баренцевоморском бассейне и Южных Альпах они датируются этим временем непосредственно, по сопутствующей морской фауне. Общность видового состава палинофлоры перечисленных осадочных бассейнов и палинокомплекса местонахождения Лысов убедительно свидетельствует о ладинском возрасте последнего.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ РЕЗУЛЬТАТОВ ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Комплекс листовой флоры из местонахождения Лысов представлен фрагментами членистостебельных, папоротников, птеридоспермов, гинкгофитов и цикадофитов (см. выше). Вместе с тем, видовой состав изученного палинокомплекса позволяет предположить существование в ладинском веке более разнообразной растительности. По результатам палинологических исследований была проведена реконструкция растительного покрова. Затем видовой состав палинокомплекса Лысова был проанализирован с помощью метода экогрупп спороморф (SEG-analysis) для установления условий произрастания растений-продуцентов и метода морфогрупп, определяющего степень их гигрофильности и ксерофильности (Visscher, van der Zwan, 1981; Balme, 1995; Abbink, 1998; Abbink et al., 2004; Kustatscher et al., 2010, 2012; Lindström et al., 2017; Paterson et al., 2017 и др.). Список растительности дополнили мохообразные, плауновидные и хвойные, ставшие доминирующей группой с высоким содержанием ксерофильных элементов (табл. 1, рис. 5). Количественное распределение миоспор по экогруппам показано на рис. 6.

Среди споровых растений преобладающей группой оказались папоротники, которые произрастали в условиях теплого (субтропического и тропического) и влажного климата, занимали берега рек, влажные низины, пресноводные марши, были частью болотных ассоциаций, а также формировали подлесок лесных массивов (Kustatscher et al., 2012). Плауновидные колонизировали прибрежные области, влажные низины, заболоченные участки. Членистостебельные произрастали по берегам стоячих водоемов и рек, в заболоченных поймах. Пыльца птеридоспермов, найденная в составе палинокомплекса хут. Лысов, принадлежала растениям сухих низин. В целом же птеридоспермы были растениями, произраставшими в разных климатических условиях, от засушливых до жарких и влажных. В объемной группе пыльцы хвойных основную часть зерен продуцировали растения, обитавшие в пределах территорий с холмистым рельефом вдали от прибрежных областей. Только небольшую часть пыльцы продуцировали растения сухих низин и пойм. Существенная часть двухмешковой пыльцы в палинокомплексе хут. Лысов могла быть продуктом как хвойных, так и птеридоспермов. Местом обитания цикадовых были равнинные территории. Вместе с папоротниками и членистостебельными они являются индикатором гумидных обстановок.



Рис. 6. Количественное распределение миоспор палинокомплекса из образца ИГ Коми НЦ № 437/2002 по экогруппам, составленное с помощью метода экогрупп спороморф: 1 – влажные низины, 2 – прибрежные области, 3 – речные берега, 4 – сухие низины, 5 – территории с холмистым рельефом и территории, удаленные от побережья, 6 – миоспоры с неустановленной принадлежностью какой-либо экогруппе.

Миоспоры экогрупп болот, влажных и сухих низин, прибрежных областей и берегов рек в совокупности представляют растительный покров равнинной территории с достаточно широким развитием увлажненных биотопов. Следовательно, необходимо найти объяснение присутствию большого количества двухмешковой пыльцы растений из более засушливых областей. Поскольку растения-источники двухмешковой пыльцы имеют высокую репродуктивную способность, а основным способом транспортировки их пыльцы является перенос ветром, то ее высокое содержание в комплексах миоспор может быть результатом пыльцевых дождей (Kustatscher et al., 2012). Поэтому вполне вероятно, что в палинокомплексе местонахождения Лысов двухмешковая пыльца большей частью является привнесенной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение позвоночных, двустворчатых моллюсков и растительных остатков из местонахождения Лысов дает новую важную информацию для характеристики верхней части букобайской свиты среднего триаса в Южном Приуралье.

Комплекс позвоночных в этой части разреза не показывает изменений по сравнению с более полно фаунистически охарактеризованной нижней частью букобайской свиты. Вместе с тем, неожиданной оказалась находка остатков темноспондильных амфибий из семейства Rhytidosteidae, так как их распространение во всем мире до сих пор было ограничено ранним триасом. Макрофлора из данного местонахождения, наиболее вероятно, имеет ладинский возраст. Из местонахождения Лысов изучен насыщенный и разнообразный комплекс миоспор. Его ладинский возраст определяется на основе широкой межрегиональной корреляции его видового состава с другими палинокомплексами, в том числе, надежно датированными фауной аммоноидей. Результаты реконструкции растительного покрова по данным палинологических исследований показали, что его формирование происходило в условиях равнины с достаточно широким развитием увлажненных биотопов, что согласуется с данными по условиям захоронения остатков тетрапод.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов №№ 17-04-00410, 17-54-10013, а также в рамках государственной программы повышения конкурентоспособности Казанского (Приволжского) федерального университета среди ведущих мировых научно-образовательных центров.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Добрускина И.А. Стратиграфическое положение флороносных толщ триаса Евразии. М.: Наука, 1980. 163 с.

Добрускина И.А. Триасовые флоры Евразии. М.: Наука, 1982. 196 с.

Ильина Н.В. Палиностратиграфия среднего триаса Тимано-Североуральского региона. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. 230 с.

Ильина Н.В. Граница нижнего и среднего триаса в Тимано-Североуральском регионе // Стратигр. седиментол. нефтегаз. басс. 2008. № 1. С. 15–30.

Ильина Н.В., Константинов А.Г. Палиноассоциации ладинских (средний триас) отложений в разрезе мыса Цветкова, Восточный Таймыр, север Средней Сибири // Эволюция жизни на Земле: Матер. V междунар. симпоз. / Ред. Подобина В.М. Томск: Издательский дом Томского гос. ун-та, 2018. С. 153–155.

Круговых В.В., Могучева Н.К. Палино- и фитостратиграфия опорного разреза триаса мыса Цветкова на Восточном Таймыре // Геол. геофиз. 2000. Т. 41. № 4. С. 535–550.

Твердохлебов В.П. Стратиграфия среднего и верхнего триаса Южного Приуралья // Вопр. геол. Южного Урала и Поволжья. 1967. Вып. 4. Ч. 1. С. 78–91.

Шишкин М.А., Очев В.Г., Твердохлебов В.П. и др. Биостратиграфия континентального триаса Южного Приуралья. М.: Наука, 1995. 206 с.

Ярошенко О.П., Макарова И.С., Романовская Г.М. и др. Палинокомплексы отложений среднего и верхнего триаса Прикаспийской впадины // Недра Поволжья и Прикаспия. 2001. Вып. 26. С. 10–18.

Abbink O.A. Palynological identification in the Jurassic of the North Sea region // LPP contrib. ser. 1998. V. 8. P. 1–192.

Abbink O.A., Van Koijnenburg-Van Cittert J.H.A., Visscher H. A sporomorph ecogroup model for the Northwest European Jurassic–Lower Cretaceous: Concepts and framework // Neth. J. Geosci. 2004. V. 83. P. 17–38.

Bachmann G.H., Kozur H. The Germanic Triassic: correlations with the international chronostratigraphic scale, numerical ages and Milankovitch-cyclicity // Hall. J. Geowiss. 2004. Bd 26. P. 17–62.

Balme B.E. Fossil in situ spores and pollen grains: an annotated catalogue // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. V. 87. P. 81–323.

Cirilli S. Upper Triassic–lowermost Jurassic palynology and palynostratigraphy: a review // The Triassic Timescale / Ed. Lucas S.G. Geological Society, London, Spec. Publ. V. 334. L.: Geol. Soc., 2010. P. 285–314.

Hochuli P.A., Colin J.P., Vigran J.O. Triassic biostratigraphy of the Barents Sea area // Correlation in Hydrocarbon Exploration / Ed. Collinson J.D. L.: Graham & Trotman, 1989. P. 131–153.

Hochuli P.A., Roghi G., Brack P. Palynological zonation and particulate organic matter of the Middle Triassic of the Southern Alps (Seseda and Val Gola-Margon sections, Northern Italy) // Rev. Palaeobot. Palynol. 2015. V. 218. P. 28–47.

Hochuli P.A., Vigran J.O. Climate variations in the Boreal Triassic – inferred from palynological records from the Barents Sea // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2010. V. 290. P. 20–42.

Ilyina N.V., Egorov A.Yu. The Upper Triassic of northern Middle Siberia: stratigraphy and palynology // Polar Res. 2008. V. 27. P. 372–392.

Ilyina N., Konstantinov A. New biostratigraphic data on Anisian (Middle Triassic) miospores from Cape Tsvetkov section, Northern Middle Siberia, Russia // Ber. Inst. Erdwiss. Karl-Franzens-Univer. Graz. 2015. Bd 21. S. 174.

Kürschner W.M., Herngreen G.F.W. Triassic palynology of central and northwestern Europe: a review of palynofloral diversity patterns and biostratigraphic subdivisions // The Triassic Timescale / Ed. S.G. Lucas. Geological Society, London, Spec. Publ. V. 334. L.: Geol. Soc., 2010. P. 263–283.

Kustatscher E., Heunisch C., Van Konijnenburg-Van Cittert J.H.A. Taphonomical implications of the Ladinian megaflora and palynoflora of the Thale (Germany) // PALAIOS. 2012. V. 27. P. 753–764.

Kustatscher E., Van Konijnenburg-Van Cittert J.H.A., Roghi G. Macrofloras and palynomorphs as possible proxies for palaeoclimatic and palaeoecological studies: A case study from the Pelsonian (Middle Triassic) of Kühwiesenkopf/Monte Prà della Vacca (Olang Dolomites, N-Italy) // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2010. V. 290. P. 71–80.

Lindström S., Erlström M., Piasecki S. et al. Palynology and terrestrial ecosystem change of the Middle Triassic to lowermost Jurassic succession of the eastern Danish Basin // Rev. Palaeobot. Palynol. 2017. V. 244. P. 65–95.

Mietto P., Manfrin S., Preto N. et al. The global boundary stratotype section and point (GSSP) of the Carnian Stage (Late Triassic) at Prati di Stuores/Stuores Wiesen Section (Southern Alps, NE Italy) // Episodes. 2012. V. 35. P. 414–430.

Paterson N.W., Mangerud G., Mørk A. Late Triassic (early Carnian) palynology of shallow stratigraphical core 7830/5-U-1, offshore Kong Karl Land, Norwegian Arctic // Palynol. 2017. V. 41. P. 230–254.

Tverdokhlebov V.P. Buried Equisetites thickets from the Middle Triassic of the south Cis-Urals, Russia // N. J. Geol. Paläontol. Monats. 2004. Bd 10. S. 595–604.

Vigran J.O., Mangerud G., Mørk A. et al. Biostratigraphy and sequence stratigraphy of the Lower and Miidle Triassic deposits from the Svalis Dome, Central Barents sea, Norway // Palynology. 1998. V. 22. P. 89–141.

Vigran J.O., Mangerud G., Mørk A. et al. Palynology and geology of the Triassic succession of Svalbard and the Barents Sea // Geol. Surv. Norway Spec. Publ. 2014. V. 14. 270 p.

Visscher H., Brugman W.A. Ranges of selected palynomorphs in the Alpine Triassic of Europe // Rev. Palaeobot. Palynol. 1981. V. 34. P. 115–128.

Visscher H., Krystyn L. Aspects of Late Triassic palynology. 4. A palynological assemblage from ammonoid-controlled late Karnian (Tuvalian) sediments of Sicily // Rev. Palaeobot. Palynol. 1978. V. 26. P. 115–128. *Visscher H., van der Zwan C.J.* Palynology of the circum-Mediterranean Triassic: Phytogeographical and palaeoclimatological implications // Geol. Rundschau. 1981. Bd 70. P. 625–634.

The Youngest Triassic Land Vertebrate Assemblage of Russia: Composition and Dating

V. P. Tverdokhlebov, A. G. Sennikov, I. V. Novikov, N. V. Ilyina

The youngest Triassic land vertebrate faunistic assemblage of Russia is originated from the top of the Bukobay svita (Middle Triassic) of South Cis-Urals in the Lysov locality (Orenburg region). In addition to tetrapods and fishes, bivalve mollusks, diverse macro-flora, and a rich palinocomplex are known from this locality. The study of the palynomorphs made it possible to date the bone-bearing rocks by Ladinian age. Bukobay time is a peculiar (Ladinian) stage of development of fauna and flora in the territory of the South Cis-Urals.

Keywords: Vertebrates, palynology, Middle Triassic, South Cis-Urals

УДК 569.54:551.781.43(470.26)

ПЕРВАЯ НАХОДКА БАЗИЛОЗАВРИД (MAMMALIA, CETACEA) В ВЕРХНЕЭОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ПРИБАЛТИКИ (КАЛИНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2020 г. Э. В. Мычко^{*a*, *b*, *c*, *, К. К. Тарасенко^{*c*, **}}

^аИнститут океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия ^bФГБУК "Музей Мирового океана", Калининград, Россия ^cПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия *e-mail: eduard.mychko@gmail.com **e-mail: tarasenkokk@gmail.com Поступила в редакцию 22.04.2019 г. После доработки 13.05.2019 г. Принята к публикации 17.12.2019 г.

Впервые с территории Прибалтики описаны остатки китообразного, относящегося к семейству Basilosauridae. Описываемая находка, представленная крупным позвонком из верхнеэоценового янтареносного слоя "голубая земля" Самбийского п-ова Калининградской области, расширяет представления о палеогеографическом и стратиграфическом распространении базилозаврид.

Ключевые слова: китообразные, археоцеты, Basilosauridae, палеоген, эоцен, приабонский ярус, Прибалтика, Калининградская область

DOI: 10.31857/S0031031X20030113

введение

В хранилише Калининградского областного историко-художественного музея (КОИХМ) находится ископаемый позвонок, происходящий из янтареносных отложений карьеров Янтарного комбината. На неочищенных участках позвонка остались фрагменты вмещающей породы, представленной глинистыми частицами с большим содержанием глауконита и светло-зеленым алевролитом, типичными для слоя "голубая земля" в месторождениях по добыче янтаря в Калининградской области. Морфологическое изучение позвонка позволило определить, что он принадлежал крупному ископаемому китообразному базилозавриду – представителю группы, которая была широко распространена в тепловодных морских бассейнах эоцена.

ДАННЫЕ О МЕСТОНАХОЖДЕНИИ

Палеогеновые отложения, хорошо развитые на территории Калининградской обл. и представленные палеоценом, эоценом и, возможно, олигоценом (Загородных и др., 2001; Мычко, 2019), имеют сложное фациальное строение и характеризуются чередованием морских и континентальных образований (Григялис и др., 1971). Верхнеэоценовые отложения обнажаются на побережье Самбийского п-ова (рис. 1, δ) и вскрыты в карьерах АО "Калининградский янтарный комбинат" (рис. 1, ϵ , ϵ).

Описываемый ископаемый позвонок кита был найден в одном из карьеров Янтарного комбината во второй половине XX в. в отложениях основного янтареносного слоя "голубая земля", который относится к прусской свите (рис. 1, *a*). Кроме "голубой земли", внутри прусской свиты выделяется ряд других слоев различного фациального состава: "дикая земля", "плывун" и "белая стена" (Григялис и др., 1971; Краснов, 1977; Загородных и др., 2001; Александрова, Запорожец, 2007; Мычко, 2018а, б, 2019).

Наибольшая концентрация макрофауны приурочена в прусской свите к глиняным катунам "голубой земли" в зоне контакта с "плывуном" и слою ожелезненных песков и песчаников "земли кранта", обособленно залегающих выше "голубой земли". Эта фауна изучалась рядом европейских исследователей XIX в. (Mayer, 1861; Schlüter, 1879; Noetling, 1885, 1888; Koenen, 1894 и др.), считавших ее возраст раннеолигоценовым.



Рис. 1. Приморское месторождения янтаря (Россия, Калининградская обл.; эоцен): *a* – сводный литолого-стратиграфический разрез палеогеновых отложений, вскрытых в карьере [Каплан и др., 1977; а также данные с официального сайта АО "Калининградский янтарный комбинат" (ambercombine.ru) с изменениями и дополнениями]: 1 – пески кварцево-глауконитовые зеленовато-серые; 2 – светло-зеленые тонкослоистые глины; 3 – глинистые кварцево-глауконитовые алевриты зеленовато-серые; 4 – рыжие ожелезненные песчаники "фация Крант"; 5 – конкреции фосфоритов; 6 – желваки янтаря; 7 – глиняные катуны; 8 – прослои и линзы кварцево-глауконитовых песков; 9 – находка позвонка кита; *б* – карта-схема Калининградской обл. с обозначением места находки позвонка кита (звездочка); *в*, *г* – Приморский карьер по добыче янтаря: общий вид (*в*), слой "голубая земля" (*г*); фото Э.В. Мычко, 2018.

Остатки позвоночных этого комплекса весьма разнообразны и представлены зубами химер и акул, остатками лучеперых рыб, зубами крокодилов (Noetling, 1885, 1888; Jentzsch, 1892), а также остатками костных рыб и единичными позвонками питонов (Bericht ..., 1892). В настоящее время возраст прусской свиты определен как приабонский и подтвержден на сновании биостратиграфических данных по диноцистам (Kosmowska-Ceranowicz et al., 1997; Александрова, Запорожец, 2007), спорам и пыльце (Покровская, Зауер, 1960, 1964), комплексу ги-

104



Рис. 2. Географическое распределение находок базилозаврид в эоценовых отложениях Старого Света (палеогеографическая карта по: Popov et al., 2004). Серыми контурами показаны очертания современной и древней суши.

стрихосфер (Eisenack, 1938, 1954; Затула, 1973) и прочим группам.

НАХОДКИ БАЗИЛОЗАВРИД СТАРОГО СВЕТА

В последнее время в мире было сделано довольно много находок ранних базилозаврид (см. Koëhler, Fordyce, 1997; Uhen et al., 2011; Zvonok, 2012; Калмыков, 2012; Тесаков и др., 2012). Бо́льшая часть этих находок приурочена к верхнезоценовым отложениям окраин Тетиса, а затем – Паратетиса, существовавшего с олигоцена по миоцен (Rögl, 1999) на территории значительной части Европы и Азии (рис. 2). В приабонском веке северная часть Паратетиса, или Северный Перитетис, был одним из самых просторных из последних полуоткрытых палеогеновых бассейнов Западной Евразии. Он был связан через Припятский пролив с бассейном Северного моря, не имеющим на ранних стадиях связи с Атлантикой. Контакты с Тетической областью (Древнее Средиземноморье) происходили через Предальпийские и Словенские проливы, бассейн Центрального Ирана и пролив Малого Кавказа. Важно отметить, что связь этого моря с Арктическим

бассейном была утрачена еще до позднего эоцена (Popov et al., 2004).

Существуют разные варианты палеобиогеографического районирования областей Паратетиса в приабоне. Так, по планктону выделяются две области – северная субтропическая и южная субтропическая. Граница между этими областями шла по системе поднятий Альпийской складчатости, отделявшей Тетическую область от Северного Перитетиса (Попов и др., 2009). На основании палеозоогеографического районирования акваторий обсуждаемого бассейна по бентосу и ихтиофауне С.В. Попов и др. (2009) выделяют две другие крупные области – североевропейскую с умеренно тепловодной бентосной фауной латдорфского типа и древнесредиземноморскую с тропической фауной, включающей разнообразные комплексы колониальных кораллов и других таксонов, обитавших в тепловодных бассейнах. Авторы также отмечают, что древнесредиземноморский тип бентоса резко отличался от североевропейского, однако наличие переходных комплексов свидетельствует о широких связях между этими бассейнами, а также о том, что граница между ними была скорее климатической.

Весьма разнообразны и многочисленны находки базилозаврид в Египте. Так. из позднеэоценового местонахождения Вади-аль-Хитан ("Долина китов") в Эль-Файюме происходит Dorudon atrox (Andrews, 1906), известный по многочисленным фрагментам скелетов, в том числе и целым черепам (Uhen, 2004). Из формации Каср-аль-Сага приабонского возраста около о. Карун описаны Saghacetus osiris (Dames, 1894), установленный по хорошо сохранившимся челюстям (Gingerich, 1992), и Stromerius nidensis Gingerich, 2007, известный по грудным, поясничным и хвостовым позвонкам (Gingerich, 2007). Из формации Биркет-Карун, возраст которой оценивается как бартонский-раннеприабонский (Seiffert et al., 2008), описан Ancalecetus simonsi Gingerich et Uhen, 1996 по фрагментарному материалу, включающему частично сохранившийся череп (Gingerich, Uhen, 1996). Basilosaurus isis (Andrews, 1904) известен из формации Биркет-Карун, а также из формации Вади-аль-Хитан того же возраста в Иордании (Zalmout et al., 2000).

Сhrysocetus fouadassii Gingerich et Zouhri, 2015 был недавно описан (Gingerich, Zouhri, 2015) по фрагментам скелета из формации Аридал бартонского возраста в Марокко. Basilosaurus puschi (nom. nud.) из Польши первоначально указывался как "Zeuglodon" puschii (Brandt, 1873); его возраст не вполне ясен, а характер отложений определяется как "заполнение трещин в компактном белом юрском известняке".

До настоящего времени на территории России базилозавриды были известны только из позднебартонского местонахождения Хорошевка в Ростовской обл. (Тесаков и др., 2012). С территории Украины известно большое количество посткраниального материала (Гольдин и др., 2012), представленного отдельными позвонками и ребрами. Многие из этих находок, так же как и некоторые другие европейские "Eocetus", описаны как представители рода Basilotritus на основании морфологии поперечных отростков и невральной дуги удлиненных последних грудных и поясничных позвонков, а также особой (т.н. "pock-marked") структуры поверхности позвонков с небольшими многочисленными нерегулярно расположенными отверстиями сосудистых каналов (Goldin, Zvonok, 2013). К Basilotritus, помимо типового вида B. uheni Goldin et Zvonok, 2013 (местонахождение Белоскелеватое, Украина), также отнесены "Eocetus" wardii (Uhen, 2001) из Северной Каролины (США) и ряд разрозненных посткраниальных материалов "Eocetus" sp. из местонахождений Центральной Украины (рис. 2). Также некоторые находки "Eocetus" известны из нижнего бартона Северной Америки и Египта, бартонских отложений Германии (Uhen, Berndt, 2008; Weems et al., 2011) и Гебель-Мокаттам в Египте (Goldin, Zvonok, 2013). Здесь стоит также упомянуть находки из Куреневки (окрестности г. Киев, Украина), возраст которых определяется киевским ярусом, что соответствует верхнему лютету—бартону (Гольдин и др., 2012).

Следует заметить, что для Basilotritus не известно целых черепов, и некоторые находки представлены разрозненными позвонками, хотя для B. uheni известна барабанная кость, а для Basilotritus sp. описаны фрагмент челюсти и зубы, ряд грудных, поясничных и хвостовых позвонков, лопатка и грудная кость (Goldin, Zvonok, 2013).

Остальные представители базилозаврид (Сулthiacetus Uhen, 2005, Ocucajea Uhen et al., 2011, Supayacetus Uhen et al., 2011, Zygorhiza True, 1908) не известны из местонахождений Старого Света, за исключением Basilosaurus drazindai Gingerich et al., 1997 и Basiloterus husseini Gingerich et al., 1997, описанных из бартонской формации Даразинда в Пакистане (Gingerich et al., 1997).

ОПИСАНИЕ МАТЕРИАЛА

Поясничный позвонок Basilosauridae indet. (табл. XIV, фиг. 1; см. вклейку) (экз. КОИХМ, № КГОМ2-13184) представлен укороченным телом с разрушенной невральной дугой. С боковой стороны тело позвонка имеет трапециевилную форму; поверхность сглажена, ругозистая в области лимбов тела позвонка. Передняя поверхность тела позвонка имеет округлую, слегка уплощенную, форму, каудальная – форму усеченной трапеции. Гребень на дорсальной стороне тела позвонка развит слабо. Боковые отростки направлены вентрально. Пахеосклеротические изменения боковых отростков позвонка не наблюдаются. Описываемый позвонок значительно короче позвонков Basilotritus и не имеет особой структуры поверхности, характерной для представителей этого рода. Длина тела описываемого позвонка сопоставима с "Eocetus" [экз. National San Francisco Museum (NSFM), № 4470], но последний имеет сравнительно меньшие высоту и ширину тела (табл. 1).

Описываемый позвонок кита не может быть отнесен к известным видам родов Eocetus и Basilotritus, в связи с различиями в пропорциях и размерах (рис. 3). В отличие от представителей Basilotritus, у описываемого экземпляра нет четко различимой и характерной скульптуры, образованной сосудистыми отверстиями. Достаточно проблематично отождествлять этот экземпляр и с другими базилозавридами по причине того, что отсутствует краниальный материал, который можно было бы ассоциировать с посткраниаль-



Рис. 3. Сравнение отношений пропорций описываемого позвонка с поясничными позвонками Basilotritus и друих Basilosauridae.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 3 2020

Позвонок	Длина тела	Передняя ширина	Передняя высота	Задняя ширина	Задняя высота
Basilotritus wardii USNM 310633	146e	_	_	123e	_
Basilotritus wardii USNM 310633	164.8	110	93	120.3	95.6
Eocetus sp. NSFM 4470	119e	80e	65e	71e	73e
Basilotritus sp. USNM 534001	210e	160e	_	_	_
Basilotritus uheni OФ-1694*	133	138	115	155	127
Basilotritus uheni OФ-1695*	160	147	120	158	134
Basilosauridae indet. колл. КОИХМ экз. № КГОМ2-13184	120	135	150	_	_

Таблица 1. Размеры изучаемого поясничного позвонка в сравнении с поясничными позвонками Basilotritus и др. Basilosauridae

ным. Кроме того, у изучаемого позвонка разрушена невральная дуга, что затрудняет его сравнение по ряду признаков с "Eocetus", Basilotritus и другими базилозавридами.

Следует отметить, что основная проблема в систематическом определении всех находок базилозаврид на территории бывшего СССР связана с фрагментарностью и разрозненностью материала. Тем не менее, описываемая находка расширяет знания о палеогеографическом и стратиграфическом распространении базилозаврид.

* * *

Авторы выражают благодарность М.А. Поповой (КОИХМ) за предоставление ископаемого материала из фондов музея. Работа выполнена в рамках государственного задания ИО РАН тема № 0149-2019-0013 (данные о местонахождении), при частичной поддержке проектов РФФИ № 19-04-00057 (описание материала по китообразным) и РФФИ и правительства Калининградской области № 19-45-390001 р_а (стратиграфические данные), программы Президиума РАН "Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов" (рубрика про иные местонахождения базилозаврид).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова Г.Н., Запорожец Н.И. Палинологическая характеристика верхнемеловых и палеогеновых отложений запада Самбийского полуострова (Калининградская область). Статья 1 // Стратигр. Геол. корреляция. 2008. Т. 16. № 3. С. 295–316.

Гольдин П., Звонок Е., Крахмальная Т. Новые материалы "Eocetus" sp. (Mammalia: Cetacea) из эоцена Украины // Геол. Укр. 2012. № 3(39). С. 104–113.

Григялис А.А., Балтакис В., Катинас В. Стратиграфия палеогеновых отложений Прибалтики // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1971. Вып. 3. С. 107–116.

Загородных В.А., Довбня А.В., Жамойда В.А. Стратиграфия Калининградского региона. Калининград: Деп. природ. ресурс. России по сев.-зап. рег., 2001. 226 с.

Затула К.Ф. Комплексы гистрихосфер из янтареносных отложений Прибалтики // Докл. АН СССР. 1973. Т. 212. С. 981–983.

Калмыков Н.П. Новая находка древнего кита Basilosaurus (Cetacea, Archaeoceti: Basilosauridae) на Нижнем Дону // Докл. Акад. наук. 2012. Т. 442. С. 521–523.

Краснов С.Г. Геология и янтареносность палеогена Калининградской области. Автореф. дисс. ... канд. геол.мин. наук. Л., 1977. 25 с.

Мычко Э.В. Уточнение возраста пальвеской свиты ("зеленая стена") Самбийского полуострова (Калининградская область) // Вестн. Балт. фед. ун-та им. И. Канта. Ест. мед. науки. 2018а. № 2. С. 54–61.

Мычко Э.В. Новые находки крабов Coeloma balticum Schlüter, 1879 в верхнеэоценовых отложениях Самбийского полуострова (Калининградская обл.) // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 20186. Т. 93. Вып. 3. С. 63–72.

Мычко Э.В. Янтарный край: страницы ископаемой летописи // Природа. 2019. № 3. С. 47–57.

Покровская И.М., Зауер В.В. Палинологическое обоснование возраста янтареносных отложений Прибалтики // Докл. АН СССР. 1960. Т. 130. С. 162–165.

Покровская И.М., Зауер В.В. Эоценовые и нижнеолигоценовые споро-пыльцевые комплексы Прибалтики // Атлас верхнемеловых, палеоценовых и эоценовых споро-пыльцевых комплексов некоторых районов СССР / Ред. Покровская И.М., Стельмак И.К. М.: Недра, 1964. С. 143–183.

Попов С.В., Ахметьев М.А., Лопатин А.В. и др. Палеогеография и биогеография бассейнов Паратетиса. Часть 1. Поздний эоцен — ранний миоцен. М.: Научн. мир, 2009. 178 с.
Тесаков А.С., Александрова Г.Н., Тарасенко К.К. и др. Палинологическая характеристика палеогеновых от-ложений и находка древнего кита на юго-западном побережье Цимлянского водохранилища (Ростовская область) // Бюлл. Рег. межвед. стратигр. комис. центра и юга росс. платф. № 5. М.: РАН, 2012. С. 138–143.

Bericht über die in den Sitzungen der Physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg in Pr. gehaltenen Vorträge im Jahre 1892 // Schr. Phys.-Ökonom. Ges. Königsberg. 1892. Bd 33. 414 S.

Dames W. Über Zeuglodonten aus Aegypten und die Beziehungen der Archaeoceten zu den Übrigen Cetaceen // Palaeontol. Abh. 1894. № 1. S. 189–221.

Eisenack A. Die Phosphoritknollen der Bernsteinformation als Überlieferer tertiären Planktons // Schr. Phys.-Ökonom. Ges. Königsberg. 1938. Bd 70. S. 181–188.

Eisenack A. Mikrofossilien aus Phosphoriten des samländischen Unteroligozäns und über die Einheitlichkeit der Hystrichosphaerideen // Palaeontogr. Abt. A. 1954. Bd 105. S. 49–95.

Gingerich P.D. Marine mammals (Cetacea and Sirenia) from the Eocene of Gebel Mokattam and Fayum, Egypt: stratigraphy, age, and paleoenvironments // Univ. Michigan Pap. Paleontol. 1992. \mathbb{N} 30. P. 1–84.

Gingerich P.D. Early evolution of whales: a century of research in Egypt // Elwyn Simons: A Search for Origins / Eds. Fleagle J.G., Gilbert C.C. N.Y.: Springer, 2007. P. 107–124.

Gingerich P.D., Arif M., Bhatti M.A. et al. Basilosaurus drazindai and Basiloterus hussaini, new archaeoceti (Mammalia, Cetacea) from the middle Eocene Drazinda Formation, with a revised interpretation of ages of whale-bearing strata in the Kirthar Group of the Sulaiman Range, Punjab (Pakistan) // Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Michigan. 1997. V. 30. \mathbb{N} 2. P. 55–81.

Gingerich P.D., Uhen M.D. Ancalecetus simonsi, a new dorudontine archaeocete (Mammalia, Cetacea) from the early late Eocene of Wadi Hitan, Egypt // Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Michigan. 1996. V. 29. \mathbb{N} 13. P. 359–401. *Gingerich P.D., Zouhri S.* New fauna of archaeocete whales (Mammalia, cetacean) from the Bartonian middle Eocene

of southern Morocco // J. Afr. Sci. 2015. V. 111. P. 273–286. *Goldin P., Zvonok E.* Basilotritus uheni, a new cetacean (Cetacea, Basilosauridae) from the late middle Eocene of East-

ern Europe // J. Paleontol. 2013. V. 87. Iss. 2. P. 254–268. *Jentzsch A*. Führer durch die geologischen Sammlungen des

Provinzialmuseums der physikalisch-ökonomischen Gesells. Königsberg, 1892. 116 S.

Koëhler R., Fordyce R. An archaeocete whale (Cetacea: Archaeoceti) from the Eocene Waiho Greensand, New Zealand // J. Vertebr. Paleontol. 1997. V. 17. P. 574–583.

Koenen A., von. Revision der Mollusken-Fauna des Samlandischen Tertiars // Abh. geol. Specialkarte Preussen. 1894. Bd 10. S. 1366–1392. Kosmowska-Ceranowicz B., Kohlman-Adamska A., Grabowska I. Erste Ergebnisse zur Lithologie und Palynologie der bernsteinführenden Sedimente im Tagebau Primorskoje // Metalla. 1997. V. 66. P. 5–17.

Mayer K. Faunula des marinen Sandsteines von Klleinkubren bei Königsberg // Vierteljahresschrift Naturforsch. Ges. Zürich. 1861. Bd 6. 109 S.

Noetling F. Die Fauna des Samländischen Tertiärs. Teil I (Vertebrata, Crustacea und Vermes, Echinodermata) // Abh. Geol. Specialkarte von Preussen und den Thüringischen Staaten. 1885. Bd 6. S. 1–216.

Noetling F. Die Fauna des Samländischen Tertiärs. Teil II (Gastropoda, Pelecypoda, Bryozoa, Geologischer Theil) // Abh. Geol. Specialkarte von Preussen und den Thüringischen Staaten, 1888. Bd 6. S. 1–109.

Popov S.V., Rögl F., Rozanov A.Y. (Eds.) Lithological and paleogeographic maps of Paratethys // Cour. Forsch. Senckenb. 2004. Bd 250. S. 1–46.

Ritzkowski S. K-Ar Altersbestimmungen der bernsteinführenden Sedimente des Samlandes (Paläogen, Bezirk Kaliningrad) // Metalla. 1997. V. 66. P. 19–24.

Rögl F. Mediterranean and Paratethys. Facts and hypotheses of an Oligocene to Miocene paleogeography (short overview) // Geol. Carpath. 1999. V. 50. P. 339–349.

Schlüter C. Neue und weniger gekannte Kreideund Tertiär-Krebse des nördlichen Deutschlands // Z. Dtsch. geol. Ges. Berlin. 1879. Bd 31. S. 586–615.

Seiffert E.R., Bown T.M., Clyde W.C., Simons E.L. Geology, paleoenvironment, and age of Birket Qarun Locality 2 (BQ-2), Fayum Depression, Egypt // Elwyn Simons: a Search for Origins / Eds. Fleagle J.G., Gilbert C.C. N. Y.: Springer, 2008. P. 71–86.

Uhen M.D. Form, function, and anatomy of Dorudon atrox (Mammalia, Cetacea): an archaeocete from the middle to late Eocene of Egypt // Univ. Michigan Mus. Pap. Paleontol. 2004. V. 34. P. 1–222.

Uhen M.D., Berndt H.-J. First record of the archaeocete whale family Protocetidae from Europe // Fossil Rec. 2008. V. 11. P. 57–60.

Uhen M.D., Pyenson N., Devries T. et al. New middle Eocene whales from the Pisco Basin of Peru // J. Paleontol. 2011. V. 85. P. 955–969.

Weems R.E., Edwards L.E., Osborne J., Alford A.A. An occurrence of the protocetid whale Eocetus wardii in the middle Eocene Piney Point Formation of Virginia // J. Paleontol. 2011. V. 85. P. 271–278.

Zalmout I.S., Mustafa H.A., Gingerich P.D. Priabonian Basilosaurus isis (Cetacea) from the Wadi Esh-Shallala Formation: first marine mammal from the Eocene of Jordan // J. Vertebr. Paleontol. 2000. V. 20. P. 201–204.

Zvonok E. On the problematic Eocene cetacean from Nagirne site (Kirovograd prov., Ukraine) and the significance of archaeocetes for stratigraphic research // Geol. Ukr. 2012. V. 2. P. 87–93.

Объяснение к таблице ХІV

Фиг. 1. Поясничный позвонок Basilosauridae indet.; экз. КОИХМ, № КГОМ2-13184: 1а – вид спереди; 16 – вид сбоку; 1в – вид спереди (увеличено); 1г – вид снизу; 1д – вид сзади; 1е – вид сверху; Россия, Калининградская обл., карьер Янтарного комбината; верхний эоцен, приабон, прусская свита, верхняя часть слоя "голубая земля".

МЫЧКО, ТАРАСЕНКО

The First Finding of Basilosauridae (Mammalia: Cetacea) in the Upper Eocene of Baltic States (Russia, Kaliningrad Region)

E. V. Mychko, K. K. Tarasenko

Remains of a fossil cetacean, belonging to the family Basilosauridae, are for the first time found on the territory of the Baltic states. The finding is represented by a large vertebra and comes from the amber-bearing "blue earth" layer of the Sambia Peninsula of the Kaliningrad Region, which is of Late Eocene age. The described find extends the knowledge of paleogeography and stratigraphic occurrence of Basilosauridae.

Keywords: Cetacea, Archaeoceti, Basilosauridae, Paleogene, Eocene, Priabonian, Baltic states, Kaliningrad region

ВОПРОСЫ НОМЕНКЛАТУРЫ

УДК 56.016.3:551.734.2

РАLMATOLEPIS SUBPERLOBATA TATARICA NOM. NOV. – НОВОЕ ПОДВИДОВОЕ НАЗВАНИЕ ДЛЯ ФАМЕНСКОГО (ВЕРХНИЙ ДЕВОН) ПОДВИДА PALMATOLEPIS SUBPERLOBATA HELMSI ОVNATANOVA, 1976 (CONODONTA)

© 2020 г. Н. С. Овнатанова^{а, *}, Ю. А. Гатовский^{b, **}

^аВсероссийский научно-исследовательский геолого-разведочный нефтяной институт, Москва, Россия

^bМосковский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

*e-mail: ovnatanova@mail.ru

**e-mail: gatovsky@geol.msu.ru/ustas62@bk.ru Поступила в редакцию 03.12.2019 г. После доработки 20.12.2019 г. Принята к публикации 23.12.2019 г.

DOI: 10.31857/S0031031X20030149

Н.С. Овнатанова (1976, с. 113) опубликовала новое подвидовое название Palmatolepis subperlobata helmsi Ovnatanova, 1976 в честь известного немецкого исследователя девонских конодонтов И. Хелмса. Подвид был обнаружен в скважине 116 в интервале 1630.1—1633.6 м Приказанской площади Татарстана с комплексом раннефаменских конодонтов. Как оказалось впоследствии (Кlapper et al., 2004, с. 379), название это преоккупировано и является младшим омонимом вида Palmatolepis helmsi Ziegler, 1962. Позднее (Becker, Hartenfels, 2016, с. 37) также упоминается, что данный подвид является омонимом. Вид P. helmsi описан В. Циглером из фаменских отложений Рейнских сланцевых гор (Ziegler, 1962).

В связи с омонимией, для P. subperlobata helmsi Ovnatanova, 1976, в соответствии со ст. 52.1 MK3H (Международный..., 2000), предлагается новое подвидовое название Palmatolepis subperlobata tatarica Ovnatanova et Gatovsky, nom. nov., по Республике Татарстан, где подвид был впервые описан. Принадлежность подвида к виду P. subperlobata Branson et Mehl, 1934 и его голотип (Овнатанова, 1976, табл. IX, фиг. 7) сохраняются. Голотип № 40/68 хранится во Всесоюзном научноисследовательском геологоразведочном нефтяном ин-те (ВНИГНИ) в Москве. Авторы выражают благодарность С.В. Николаевой за консультацию по вопросам зоологической номенклатуры, А.С. Алексееву и Л.И. Кононовой за замечания и рекомендации по тексту заметки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 2000. 221 с.

Овнатанова Н.С. Новые позднедевонские конодонты Русской платформы // Палеонтол. журн. 1976. № 2. С. 106–115.

Becker R.T., Hartenfels S. Species list of Palmatolepis // SDS Newsletter. 2016. № 31. P. 35–44.

Branson E., Mehl M. Conodonts from the Grassy Creek Shale of Missouri // Stud. Missouri Univ. 1934. V. 8. № 3. P. 171–259.

Klapper G., Uyeno T.T., Armstrong D.K., Telford P.G. Conodonts of the Williams Island and Long Rapids formations (Upper Devonian, Frasnian–Famennian) of the Onakawana B Drillhole, Moose River Basin, northern Ontario, with a revision of Lower Famennian species // J. Paleontol. 2004. V. 78. \mathbb{N} 2. P. 371–387.

Ziegler W. Taxionomie und Phylogenie Oberdevonischer Conodonten und ihre stratigraphische Bedeutung // Abb. hess. L.-Amt Bodenforsch. 1962. Bd 38. 166 s.

вопросы номенклатуры

УЛК 568.193.1:551.763.3(234.86)

RIABININOHADROS – НОВЫЙ РОД ДЛЯ ПТИЦЕТАЗОВОГО ДИНОЗАВРА **ORTHOMERUS WEBERAE (ORNITHOPODA, IGUANODONTIA)** ИЗ ПОЗДНЕГО МЕЛА КРЫМА

© 2020 г. А. В. Лопатин^{*a*, *b*, *, А. О. Аверьянов^{*c*, *d*}}

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия ^bМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия ^сЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия ^dКазанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия *e-mail: alopat@paleo.ru Поступила в редакцию 09.01.2020 г. После доработки 13.01.2020 г.

Принята к публикации 13.01.2020 г.

DOI: 10.31857/S0031031X20030083

В опубликованной посмертно работе А.Н. Рябинина (1945) были описаны кости задней конечности птицетазового динозавра (Ornithischia), найденные Г.Ф. Вебер в 1934 г. на вершине горы Беш-Кош в окрестностях г. Бахчисарай в Крыму. Это была первая находка динозавров на Крымском полуострове (см. Лопатин и др., 2018; Лопатин. Аверьянов. 2019: Аверьянов. Лопатин. 2019). Костеносные отложения сначала считались латскими (Рябинин, 1945, 1946; Яншин, 1960), а затем были отнесены к верхнему маастрихту (см. Найдин, 1960; Jeletzky, 1962; Верхний мел ..., 1986). Рябинин провел сравнение этой находки с известными в то время позднемеловыми орнитоподами Европы и выделил крымского динозавра в новый вид Orthomerus weberi Riabinin, 1945. Л.А. Несов (1995) обоснованно исправил видовое название на Orthomerus weberae (исправленное название в настоящее время преобладает в употреблении). Позже этот таксон рассматривался как nomen dubium, а крымский материал определялся как Hadrosauridae incertae sedis (Brinkmann, 1988; Horner et al., 2004; Алифанов, 2012; Dalla Vecchia, 2015).

Р. Уланским (2015) Orthomerus weberae Riabinin, 1945 был выделен в особый род Riabininohadros, однако его характеристика не содержит диагностических признаков, а сама электронная публикация с новым родовым названием не имеет ISSN или ISBN, так же как и запись, регистрирующая название в Официальном реестре зоологической номенклатуры на интернет-ресурсе "ZooBank" (см. http://zoobank.org/References/ 9D18B433-FC21-4866-8D13-BB368299FE9F). Coгласно статье 8.5.3.2 Международного кодекса зоологической номенклатуры (МКЗН; см. International Commission on Zoological Nomenclature, 2012), последнее обстоятельство (отсутствие ISBN для работы или ISSN для издания, содержащего работу, в записи в Официальном реестре зоологической номенклатуры при электронной публикации) делает название Riabininohadros Ulansky, 2015 непригодным, так как оно не считается опубликованным в соответствии с критериями МКЗН (2004). Дискуссию об аналогичном случае см. у П. Гальтона и К. Карпентера (Galton, Carpenter, 2016, c. 202–203).

Наши недавние публикации с указанием названия Riabininohadros Ulansky, 2015 (Лопатин и др., 2018; Лопатин, Аверьянов, 2019; Аверьянов, Лопатин, 2019) также не могут служить основой для установления названия Riabininohadros как пригодного (с нашим авторством), так как они не включали в себя прямого указания на его новизну (см. МКЗН, 2004, статья 16.1).

Все это определяет необходимость формального описания нового рода (приведено ниже). В целях стабильности номенклатуры мы вводим здесь название Riabininohadros gen. nov. как новое, соответствующее критериям пригодности и валидности МКЗН.

Η Α Δ Ο Τ Ρ Я Δ DINOSAURIA ОТРЯД ORNITHISCHIA ПОДОТРЯД ORNITHOPODA И Η Φ Ρ Α Ο Τ Ρ Я Д IGUANODONTIA ПАРВОТРЯД ANKYLOPOLLEXIA ANKYLOPOLLEXIA INCERTAE SEDIS

Род Riabininohadros Lopatin et Averianov, gen. nov.

Название рода в честь палеонтолога А.Н. Рябинина.

Типовой вид – Orthomerus weberae Riabinin, 1945; верхний маастрихт Крыма.

Диагноз. Экстенсорная борозда между дистальными мыщелками бедренной кости открыта с латеральной стороны. На дистальном латеральном мышелке бедренной кости имеется обширная депрессия для передней крестообразной связки. Перемычка между дистальными мыщелками бедренной кости расположена близ переднего края кости. Латеральная лодыжка большой берцовой кости заметно длиннее медиальной лодыжки и направлена дистально. Передний восходящий отросток таранной кости расположен близ латерального края. На его передней поверхности отсутствует дорсальная депрессия. Задний восходящий отросток таранной кости отсутствует. Фасетка для малой берцовой кости на пяточной кости каплевидной формы, с заостренным задним концом. Проксимальная поверхность третьей плюсневой кости с глубокой вырезкой вдоль постеромедиального края. Проксимальная фаланга второго пальца стопы с негинглимоидным дистальным суставом и с гребнем на задней поверхности.

Сравнение и замечания. Строение задней конечности Riabininohadros достаточно своеобразно и не имеет аналогов у известных игуанодонтий. Видимо, аутапоморфиями Riabininohadros являются следующие признаки: необычное строение дистального эпифиза бедренной кости (передние концы медиального и латерального мыщелка находятся на разных уровнях, экстенсорная борозда полностью открыта с латеральной стороны); связанное с редукцией латерального мыщелка бедренной кости расположение перемычки между дистальными мыщелками близ переднего конца кости (а не посередине, как у большинства орнитопод); глубокая вырезка на проксимальном конце третьей плюсневой кости вдоль ее постеромедиального края, распространяющаяся дистально на проксимальную треть длины кости; длинная, направленная дистально латеральная лодыжка большой берцовой кости.

Уникальными признаками также являются обширная депрессия для передней крестообразной связки на латеральном мыщелке дистального эпифиза бедренной кости и каплевидная форма фасетки для малой берцовой кости на пяточной кости. Однако плохая изученность пяточных костей базальных игуанодонтий не позволяет считать последний признак аутапоморфией Riabininohadros. Довольно примитивная по строению таранная кость Riabininohadros отличается от таковой гадрозавроидов латеральным положением переднего восходящего отростка, отсутствием депрессии на его передней стороне и отсутствием заднего восходящего отростка. По совокупности морфологических признаков Riabininohadros pacсматривается как негадрозавроидный представитель клады Styracosterna, входящей в состав Ankylopollexia (Аверьянов, Лопатин, 2019).

Видовой состав. Типовой вид, R. weberae (Riabinin, 1945) [голотип – Центральный научноисследовательский геологоразведочный музей им. Ф.Н. Чернышева, № 5751, фрагментарный скелет левой задней конечности; хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) в Москве; детальное описание и изображения см.: Аверьянов, Лопатин, 2019].

Авторы благодарят П.Ю. Пархаева и Н.В. Зеленкова (ПИН), за полезное обсуждение описанной номенклатурной проблемы.

Работа поддержана Российским научным фондом (проект 19-14-00020); частично выполнена за счет средств государственных заданий ПИН и Зоологического ин-та РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов А.О., Лопатин А.В. Остатки динозавров из верхнего мела Крыма // Палеонтол. журн. 2019. № 4. C. 73-86.

Алифанов В.Р. Надотряд Dinosauria // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Ч. 2 / Ред. Курочкин Е.Н., Лопатин А.В. М.: Геос, 2012. С. 153–309.

Вебер Г.Ф. От Ялты через д. Коккоз до Бахчисарая // Международный геологический конгресс. XVII сессия. Южная экскурсия. Крымская АССР / Ред. Моисеев А.А. М., Л.: Главн. редакция геол.-развед. лит-ры, 1937. C. 48-58.

Верхний мел юга СССР / Ред. Алиев М.М., Миркамалов Х.Х. М.: Наука, 1986. 232 с.

Лопатин А.В., Аверьянов А.О. О находках динозавров в Крыму // Изв. вузов. Геол. и разведка. 2019. № 1. C. 67-71.

Лопатин А.В., Аверьянов А.О., Алифанов В.Р. Новые данные о динозаврах Крыма // Докл. Акад. наук. 2018. T. 482. № 6. C. 736–738.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4-е. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2004. 223 c.

Найдин Д.П. К вопросу о границе между маастрихтским и датским ярусами // Международный геологический конгресс. XXI сессия. Докл. сов. геологов. Проблема 5: Граница меловых и третичных отложений. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 41-46.

Несов Л.А. Динозавры Северной Евразии: новые данные о составе комплексов, экологии и палеобиогеографии. СПб.: Изд-во СПб. гос. ун-та, 1995. 156 с.

Рябинин А.Н. Остатки динозавра из верхнего мела Крыма // Палеонтология и стратиграфия. 1945. Сб. 4. C. 4-10.

Рябинин А.Н. Новые находки ископаемых рептилий в Крыму // Природа. 1946. № 11. С. 65–66.

Уланский Р.Е. Riabininohadros, новый род для гадрозавра из маастрихта Крыма, Россия // Dinologia. 2015. C. 1-10. http://dinoweb.narod.ru/Ulansky 2015 Riabininohadros Crimean hadrosaur.pdf.

Яншин А.Л. Стратиграфическое положение датского яруса и проблема мел-палеогеновой границы // Международный геологический конгресс. XXI сессия. Докл. сов. геологов. Проблема 5: Граница меловых и третичных отложений. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 5–14.

Brinkmann W. Zur Fundgeschichte und Systematik der Ornithopoden (Ornithischia, Reptilia) aus der Ober-Kriede von Europa // Documenta Naturae. 1988. Bd 45. P. 1–157. *Dalla Vecchia F.M.* An overview of the latest Cretaceous hadrosauroid record in Europe // Hadrosaurs / Eds. Eberth D.A., Evans D.C. Bloomington, Indianapolis: Indiana Univ. Press, 2015. P. 268–297.

Galton P.M., Carpenter K. The plated dinosaur Stegosaurus longispinus Gilmore, 1914 (Dinosauria: Ornithischia; Upper Jurassic, western USA), type species of Alcovasaurus

n. gen. // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2016. V. 279. № 2. P. 185–208.

Horner J.R., Weishampel D.B., Forster C.A. Hadrosauridae // The Dinosauria. 2nd ed. / Eds. Weishampel D.B., Dodson P., Osmolska H. Berkeley, Los Angeles, L.: Univ. California Press, 2004. P. 438–463.

International Commission on Zoological Nomenclature. Amendment of Articles 8, 9, 10, 21 and 78 of the International Code of Zoological Nomenclature to expand and refine methods of publication // ZooKeys. 2012. V. 219. P. 1–10.

Jeletzky J.A. The allegedly Danian dinosaur-bearing rocks of the globe and the problem of the Mesozoic-Cenozoic boundary // J. Paleontol. 1962. V. 36. № 5. P. 1005–1018.



17 декабря 2018 г. после продолжительной и тяжелой болезни на 68 году жизни скончался специалист по ископаемым амфибиям, сотрудник Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН Юрий Михайлович Губин.

Юрий Михайлович родился 4 сентября 1950 г. в городе Барнаул Алтайского края. В 1968 г. поступил на геолого-географический факультет Новосибирского университета, по специальности геология. После переезда в Москву в 1973 г. Юрий Михайлович поступил на работу в Палеонтологический институт АН СССР на должность старшего лаборанта в отдел фаун палеозоя. В 1980 г. он стал младшим научным сотрудником, с 1986 г. – научным сотрудником, а с 1993 г. – старшим научным сотрудником лаборатории палеогерпетологии. В 1987 г. по результатам защиты диссертации ему была присвоена ученая степень кандидата биологических наук. С 2002 по 2017 г. Юрий Михайлович был главным хранителем Палеонтологического музея им. Ю.А. Орлова.

ЮРИЙ МИХАЙЛОВИЧ ГУБИН (1950-2018)

С самого начала его научной деятельности главным предметом исследований стали палеозойские амфибии, прежде всего из ранней средней перми. Юрий Михайлович описал ряд новых таксонов, много сделав для познания их морфологии и родственных связей. Результаты исследований пермских лабиринтодонтов обобщены в монографии "Пермские архегозавроидные амфибии СССР" (1991). После защиты диссертации его научные интересы значительно расширились; Юрий Михайлович обратился к изучению мезокайнозойских лиссамфибий, палеозойских и мезозойских фаун тетрапод, а также к вопросам биостратиграфии, палеоихнологии, палеопатологии и тафономии.

Ю.М. Губин был опытным полевым работником и прекрасным начальником экспедиционных отрядов. Он многократно участвовал в полевых исследованиях, как на территории СССР (России), так и Монголии. На протяжении 80-х гг. он неоднократно организовывал поисковые исследования пермо-триасовых местонахождений тетрапод в Центральной России, успешные крупномасштабные их раскопки в Татарстане (Ишеево), в Котельниче на р. Вятке и в Казахстане (на оз. Индер). В 1976 и 1988 гг. Ю.М. Губин работал также на позднемезозойском местонахождении тетрапод Тээтэ в Якутии. Начиная с 1976 г., Юрий Михайлович семь раз принимал участие в работах Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции, в том числе дважды (в 1987 и 1989 гг.) в качестве начальника отряда. И до 2011 г. он продолжал выезжать в экспедиции, передавая свой богатый опыт молодым коллегам.

Юрий Михайлович принимал активное участие в создании нового Палеонтологического музея. Он был автором и соавтором ряда витрин, работал над их оформлением вместе с дизайнерами и художниками, а также участвовал в монтаже скелетов позвоночных и других экспонатов музея. Приобретя ценный опыт музейной работы, он много сил и времени посвятил организации выставочной работы института. С 1978 г. и до начала этого века он участвовал в организации, монтаже и проведении большинства палеонтологических выставок института за рубежом – в Японии, на Тайване, в Финляндии, Австралии и США. Став главным хранителем Палеонтологического музея, он приложил огромные усилия для поддержания и развития его экспозиции, подготовил и смонтировал несколько новых интересных экспонатов. Юрий Михайлович провел значительную работу по каталогизации и составил базу данных экспонатов музея. Он также уделял большое внимание популяризации палеонтологии и регулярно проводил экскурсии в Палеонтологическом музее.

Нельзя не отметить и замечательные личные качества Ю.М. Губина. И в институте, и в поле, и на отдыхе он всегда был душой коллектива, благодаря умению найти контакт с любым человеком, а также своему обаянию, мягкому юмору, доброжелательности, готовности помочь. Работать и общаться с ним было всегда легко и просто. Высоко оценивая вклад Ю.М. Губина в палеонтологию позвоночных и в развитие Палеонтологического музея, мы сохраним о нем добрую память как о неординарной личности и замечательном коллеге.

Сотрудники Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН



10 июля 2019 г. в Саратове на 78-м году жизни после болезни скончался известный палеонтолог и биостратиграф, доктор геолого-минералогических наук, профессор Максим Георгиевич Миних. Он родился 13 июня 1942 г. в Тбилиси в семье горного инженера. Осенью 1959 г. Максим Георгиевич стал студентом геологического факультета Саратовского государственного университета (СГУ). Там над ним взял шефство будущий профессор В.Г. Очев, под руководством которого начинающий исследователь выполнил свою первую научную работу (дипломный проект) по двоякодышащим рыбам триаса Оренбургского Приуралья.

В 1965 г. после окончания университета М.Г. Миних остался в НИИ геологии при СГУ. С тех пор его научная деятельность была связана, прежде всего, с исследованием ихтиофаун перми и триаса и стратиграфией отложений этого возраста. В 1974 г. он защитил кандидатскую диссертацию на тему "Триасовые двоякодышащие рыбы востока европейской части СССР и их стратиграфическое значение". С 1990 по 2004 гг. М.Г. Миних был заведующим отделом биостратиграфии и палеонтологии НИИ геологии СГУ. В

МАКСИМ ГЕОРГИЕВИЧ МИНИХ (1942–2019)

течение 18 лет (с 1969 г.) Максим Георгиевич возглавлял Северную тематическую экспедицию Института геологии СГУ. С 1967 по 2009 гг. он руководил геологическими партиями, исследовавшими пермские и триасовые отложения европейской части России на пространстве от Баренцева до Каспийского моря. В течение ряда лет (1967, 1971, 1987 гг.) он изучал также триасовые отложения Ферганской долины. М.Г. Миних принимал участие в оценке влияния на природную среду проекта переброски северных рек в Волгу (1986 г.). Вместе с коллегами им были научно обоснованы негативные последствия такого проекта для экологии Европейского Севера.

В 1998 г. М.Г. Миних защитил докторскую диссертацию на тему "Позднепермская и триасовая ихтиофауна Европейской России (систематика, этапы развития, стратиграфической значение)". В 2004 г. он был назначен директором НИИ геологии при СГУ (с 2005 г. – Отделение геологии НИИ естественных наук СГУ).

Главным предметом исследований М.Г. Миниха были проблемы палеоихтиологии — морфологии, систематики, палеоэкологии и эволюционной истории пермских и триасовых двоякодышащих и лучеперых рыб, а также характеристики образуемых ими сообществ. Его работы в огромной степени обогатили прежние представления о таксономическом составе и ареалах древних ихтиофаун Восточной Европы и позволили впервые провести стратификацию перми и триаса этого региона по смене палеоихтиологических комплексов.

М.Г. Миних был почетным членом Всесоюзного палеонтологического общества (ныне – Палеонтологическое общество при РАН), членом триасовой и пермской комиссий Межведомственного стратиграфического комитета (МСК), а также верхнепермской, триасовой и номенклатурной секций Региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской платформы. Он состоял куратором по пермской и триасовой ихтиофауне МСК России, а также был членом-корреспондентом Международной академии минеральных ресурсов. В НИИ геологии при СГУ М.Г. Миних создал лабораторию рыб и рыбообразных, в которой изучение палеоихтиофауны под его руководством достигло высоких мировых стандартов, а результаты вылились в серию монографий, ряд диссертаций и постановку крупных базовых тем института. Максим Георгиевич был автором более 200 научных работ, в том числе персональных и коллективных монографий, соавтором ряда листов Геологической карты СССР.

Большого внимания заслуживает деятельность М.Г. Миниха в качестве педагога и наставника. На кафедре исторической геологии и палеонтологии СГУ он читал курс "Историческая геологическое картирование в рамках учебной полевой практики на Саратовском и Жирновском (Волгоградская обл.) научно-образовательных полигонах. Он активно поддержал создание на геологическом факультете СГУ новой кафедры геоэкологии и с большим вдохновением начал работать в ее коллективе в качестве профессора, взявшись за освоение новых для него дисциплин — таких как история и методология геоэкологии, методы геоэкологических исследований и другие.

Максим Георгиевич удивительно сочетал в себе увлеченного исследователя, талантливого организатора и незаменимого исполнителя. Он всегда глубоко осознавал необходимость обеспечения преемственности поколений в науке. Не случайно, будучи сыном геолога-маркшейдера, он вместе со своей супругой Аллой Васильевной направил по пути изучения наук о Земле своих детей и внуков, чем продолжил семейную научную династию. Ему было присуще уважение к истории науки и к памяти учителей. В Саратовском Поволжье М.Г. Миних был известен также как активный общественный деятель. Он неоднократно избирался депутатом Саратовского городского и областного советов (с 1990 по 1993 гг.), где курировал экологические вопросы и возглавлял соответствующие комиссии. Совмещая научные и общественные задачи, Максим Георгиевич организовывал систематические выезды по Среднему и Нижнему Поволжью с целью экспертизы памятников природы, стремясь обеспечить должное сохранение природного наследия.

Из всего сказанного можно понять, какой разносторонней личностью был М.Г. Миних и насколько широк был круг его интересов. Для тех коллег, кто его близко знал, он запомнился, прежде всего, как доброжелательный и приветливый человек, полный оптимизма и готовности к действию, легко располагающий к общению с ним. Таким он и останется в нашей памяти.

Лопатин А.В., Иванов А.В., Шишкин М.А., Новиков И.В., Сычевская Е.К., Афанасьева О.Б., Голубев В.К., Грунт Т.А., Ильина Н.В., Кухтинов Д.А., Лебедев О.А., Молостовская И.И., Новицкая Л.И., Первушов Е.М., Попов Е.В., Сенников А.Г., Твердохлебов В.П., Твердохлебова Г.И.