СОДЕРЖАНИЕ

Номер 1, 2020

Архейские эукариоты: новый взгляд

А. Ю. Розанов, М. М. Астафьева 3

Копролит с конхостраками из терминальной перми Центральной России – палеобиологическое и стратиграфическое значение

А. Г. Сенников, В. В. Буланов, Ф. Шольце 6

Первая находка Gregoryceras (Ammonoidea, Aspidoceratidae) в среднем оксфорде севера Центральной России (р. Унжа)

В. В. Митта, А. В. Ступаченко 14

Изменчивость скорости морфогенеза и проявление модулярности развития у юрских аммонитов рода Arcticoceras Spath

Д. Н. Киселев 20

Остракоды ордовика бассейна р. Чуни (правый приток Подкаменной Тунгуски, Сибирская платформа)

Т. В. Гонта 33

Новые гриллоновые насекомые (Insecta: Gryllones) из местонахождения Бабий Камень (верхняя пермь России). 1. Отряд Eoblattida

Д. С. Аристов 44

Новые ручейники семейства Philopotamidae (Insecta, Trichoptera) из средней юры Сибири (местонахождение Кубеково)

И. Д. Сукачева, Д. В. Василенко 50

Новый род и вид скумбриевых рыб (Perciformes, Scombroidei, Scombridae) из нижнего олигоцена Кавказа

А. Ф. Банников 56

Наиболее древний случай неопластических изменений костной ткани у тетрапод

И. В. Новиков, П. А. Гайдук, А. В. Грибанов, А. Н. Иванов, А. В. Новиков, И. А. Стародубцева 66

К разнообразию и морфологии Anserini (Aves: Anatidae) позднего миоцена Западной Монголии

Н. В. Волкова, Н. В. Зеленков 70

Раннеплейстоценовые винторогие антилопы (Artiodactyla, Bovidae) из пещеры Таврида (Крым, Россия)

И. А. Вислобокова, В. В. Титов, А. В. Лавров, Д. О. Гимранов, Д. Б. Старцев, К. К. Тарасенко 78

Хроника

LXV сессия Палеонтологического общества

В. А. Гаврилова 89

* * *

Известному биологу члену-корреспонденту РАН Никите Гавриловичу Соломонову 90 лет 99

Игорь Сергеевич Барсков (1937–2019) 101

Contents

No. 1, 2020

Archean Eukaryotes: a New Look
A. Yu. Rozanov, M. M. Astafieva 3

Coprolite with Conchostracans from the Terminal Permian of Central Russia—Paleobiologic and Stratigraphic Significance
A. G. Sennikov, V. V. Bulanov, F. Scholze 6

The First Record of Gregoryceras (Ammonoidea, Aspidoceratidae) in the Middle Oxfordian of the Northern Part of Central Russia (Unzha River)
V. V. Mitta, A. V. Stupachenko 14

Morphogenesis Rate Variability and Modularity of Development in Jurassic Ammonites of the Genus *Arcticoceras* Spath, 1924
D. N. Kiselev 20

Ordovician Ostracods from the Chunya River Basin (the Right Tributary of the Podkamennaya Tunguska River, Siberian Platform)
T. V. Gonta 33

New Gryllones Insects (Insecta: Gryllones) from the Upper Permian of Russia. Part 1. Order Eoblattida
D. S. Aristov 44

New Caddisflies (Insecta, Trichoptera) Philopotamidae from the Middle Jurassic of Siberia (Kubekovo Locality)
I. D. Sukacheva, D. V. Vasilenko 50

A New Genus and Species of Scombrid Fishes (Perciformes, Scombroidei, Scombridae) from the Lower Oligocene of the Caucasus
A. F. Bannikov 56

The Earliest Case of Neoplastic Bone Lesion in Tetrapods
I. V. Novikov, P. A. Haiduk, A. V. Gribanov, A. N. Ivanov, A. V. Novikov, I. A. Starodubtseva 66

On the Diversity and Morphology of Anserini (Aves: Anatidae) from the Late Miocene of Western Mongolia
N. V. Volkova, N. V. Zelenkov 70

Early Pleistocene Spiral-horned Antelopes (Artiodactyla, Bovidae) from the Taurida Cave (Crimea, Russia)
I. A. Vislobokova, V. V. Titov, A. V. Lavrov, D. O. Gimranov, D. B. Startsev, K. K. Tarasenko 78

Chronicle

LXV session of the Paleontological Society
V. A. Gavrilova 89

* * *

The Famous Biologist Corresponding Member of RAS Nikita Gavrilovich Solomonov Is 90 Years Old 99

Igor' Sergeyevich Barskov (1937–2019) 101

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2020, № 1, с. 3–5

УДК 56.01;551.72

АРХЕЙСКИЕ ЭУКАРИОТЫ: НОВЫЙ ВЗГЛЯД

© 2020 г. А. Ю. Розанов[a], М. М. Астафьева[a, *]

[a] Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

*e-mail: astafieva@paleo.ru

Поступила в редакцию 22.02.2019 г.
После доработки 13.03.2019 г.
Принята к публикации 13.03.2019 г.

Рассматриваются самые ранние находки вероятных эукариот в древнейших отложениях различных регионов. Предполагается, что первые представители эукариот могли появиться уже в архее.

Ключевые слова: архей, ранний протерозой, докембрий, акритархи, празинофиты, Melanocyrillium, раковинные амебы

DOI: 10.31857/S0031031X20010109

Долгое время первое появление эукариот в ископаемой летописи Земли относилось к ганфлинтскому времени (1.8–2.0 млрд лет) раннего протерозоя (Schopf, 1983). Этот же возраст имеют органостенные микрофоссилии предположительно грибной природы из черных сланцев печенгского комплекса того же возраста (около 2.0 млрд лет) Кольского п-ва (Белова, Ахмедов, 2006) и отнесенные к празинофитам (зеленые водоросли) одноклеточные ископаемые микроорганизмы Pechengia из фосфоритов осадочной свиты Пилгуярви (2.04 млрд лет) Кольского п-ва (Розанов, Астафьева, 2008).

Первым эукариотные микрофоссилии (акритархи и крупные трихомы) (Розанов, Астафьева, 2008) из верхнеархейских отложений Центральной Карелии и Среднего Приднепровья описал Б.В. Тимофеев (1982). Но его работа прошла практически незамеченной, хотя более поздняя монография, вышедшая под редакцией Дж. Шопфа (Schopf, 1983), цитируется очень часто. Мало того, сама возможность нахождения эукариотных форм в архее до сих пор у многих вызывает большие сомнения. Однако в последнее время появились новые данные, подтверждающие выводы Тимофеева о возможном появлении эукариот более 3.0 млрд лет назад.

Еще в 2010 г. в среднеархейских сланцах и алевролитах серии Мудис (Moodies) зеленокаменного пояса Барбертон Южной Африки (3.2 млрд лет) были обнаружены крупные (до 300 мкм в диаметре) округлые углеродистые ископаемые микроорганизмы (Oehler et al., 2017). На основании изотопного и химического (рамановская микроспектроскопия) анализов, а также анализа морфологии этих форм авторы предположили связь этих микроорганизмов с цианобактериями, невзирая на то, что они намного крупнее всех известных цианобактерий. Однако, исследуя тот же самый материал, Р. Бьюик (Buik, 2010) предложил отнести эти крупные сфероидальные формы к акритархам, т.е., к эукариотам, хотя анализ на геохимию биомаркеров не проводился, и основные признаки эукариот, такие как хорошо орнаментированная поверхность, сложная ультраструктура клеточной стенки, отсутствуют. Но, по мнению Бьюика, не все протисты обладают этими диагностическими признаками, наличие же одного или нескольких таких признаков однозначно свидетельствует, что микрофоссилии являются протистами, но их отсутствие не является основанием для вывода об обратном. Мы придерживаемся того же мнения.

Позднее в архее кратона Пилбара, Австралия (3.0–3.4 млрд лет), были найдены довольно крупные (до 70 × 35 мкм) чечевицевидные формы с признаками складок смятия и грубой, необычно толстой стенкой (Oehler et al., 2017). Данные изотопного анализа дали возможность предположить, что эти микроорганизмы были, вероятно, автотрофами. Морфология этих форм (вероятное присутствие складок смятия, неоднородное строение клеточной стенки, состоящей из плотных скоплений сетчатого и глобулярного органического вещества) и их размеры дают возможность предположить, что они могли быть эукариотами.

Несколько лет тому назад нами было предпринято изучение древнейших кор выветривания, в том числе архейских предверхнелопийских кор выветривания по вулканитам (гранитам и плагиогранитам) охтинской серии Лехтинской структуры Карелии (оз. Воронье, устье р. Нижняя

Охта) с возрастом 2.8 млрд лет. Обнаруженный комплекс ископаемых микроорганизмов оказался интересным и довольно разнообразным. Среди прочих в этом комплексе была встречена форма (табл. I, фиг. 1; см. вклейку), интерпретация которой вызвала значительные затруднения. Она была опубликована как предположительно эукариотная форма неясного систематического положения (Астафьева и др., 2011, табл. XIII, фиг. 1). Это полуразрушенная удлиненно-овальная микрофоссилия, но, учитывая ее архейское происхождение, можно сказать, что сохранилась она довольно хорошо. Ее размеры: длина ~57 мкм, ширина ~17 мкм. Эта форма имеет довольно сложное внутреннее строение. Вероятно, она была покрыта оболочкой толщиной 2–3 мкм. В том же местонахождении были встречены и другие удлиненно-овальные бутылковидные формы (табл. I, фиг. 2). Они расплющены, длина их порядка 18 мкм, ширина до 3 мкм. Относительно последних микроорганизмов было сделано осторожное предположение, что они могут являться подобием хитинозой (Астафьева и др., 2011, табл. XII, фиг. 2). О некотором сходстве с хитинозоями говорилось и в описании изогнутой бутылковидной формы из предсариолийской коры выветривания оз. Паанаярви (табл. II, фиг. 1; см. вклейку) (Астафьева и др., 2011, табл. XII, фиг. 1).

Ранее при изучении архея Хизоварской зеленокаменной структуры Северной Карелии (2.5 млрд лет) было опубликовано сообщение о бутылковидной форме, покрытой чешуйчатыми пластинками и поразительно похожей на раковинных амеб (табл. II, фиг. 2). Однако ее слишком хорошая сохранность вызывала подозрения в более позднем засорении, и от окончательных выводов мы тогда воздержались (Astafieva et al., 2005). Сейчас мы склонны рассматривать эту форму как более позднюю контаминацию.

Надо отметить, что эта “бутылочка” напоминает представителей позднепротерозойского рода Melanocyrillium, занимающего неясное систематическое положение. В зарубежной литературе подобные бутылковидные формы позднего протерозоя долгое время описывались как “vase-shaped microfossils” (VSM). Основное отличие неопротерозойских форм Melanocyrillium от архейских в их большем размере. Ранее высказывалось мнение, что Melanocyrillium следует относить к Chitinozoa (Bloeser et al., 1977). Однако позднее было показано, что Melanocyrillium и хитинозои не имеют родственных отношений (Bloeser, 1985). Этим же автором было высказано предположение, что меланоциррилиумы представляют стадию цист (или, возможно, какой-то другой тип репродуктивной стадии) некоторых организмов (неопределенных водорослей), причем сам этот организм, вероятно, не обладал возможностью сохраняться в той физической среде, в которой его “цисты” (Melanocyrillium) сохранялись. Melanocyrillium также относили к спорангиям водорослей (Horodyski, 1987) и к гетеротрофным планктонным протистам, сходным с тинтиннидами (Fairchild et al., 1978). Шопф (Schopf, 1992) предположил, что бутылочковидные формы являются цистами раковинных амеб. Однако С. Портер и А. Нолл (Porter et al., 2003) предложили отнести роды Melanocyrillium и Caraburina к собственно раковинным амебам. Такая интерпретация укрепляет ту точку зрения, согласно которой диверсификация эукариот уже в среднепротерозойское время была достаточно продвинутой.

В позднепротерозойских отложениях раковинные амебы обильны, их концентрация достигает 4000 экз. на мм^3 (Porter et al., 2003). В исследованных нами породах архея и раннего протерозоя они единичны и крайне редки.

Можно предположить, что обнаруженные нами бутылочковидные формы, напоминающие раковинных амеб, одновозрастны с вмещающими их породами, т.е. жили одновременно с осадконакоплением. Данных, опровергающих это, не обнаружено. Следовательно, можно говорить о возможном существовании в позднеархейских морях представителей эукариот.

Таким образом, первое появление эукариот, причем таких высокоорганизованных как раковинные амебы, отодвигается в архей.

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 № 17-04-00324 и Министерством высшего образования и науки РФ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Астафьева М.М., Герасименко Л.М., Гептнер А.Р. Ископаемые бактерии и другие микроорганизмы в земных породах и астроматериалах / Ред. Розанов А.Ю., Ушатинская Г.Т. М.: ПИН РАН, 2011. 172 с.

Белова М.Ю., Ахмедов А.М. Petsamomyces – новый род органостенных микрофоссилий в углеродсодержащих отложениях раннего протерозоя Кольского полуострова // Палеонтол. журн. 2006. № 5. С. 3–12.

Розанов А.Ю., Астафьева М.М. Празинофиты (зеленые водоросли) из нижнего протерозоя Кольского полуострова // Палеонтол. журн. 2008. № 4. С. 90–93.

Тимофеев Б.В. Микрофитофоссилии раннего докембрия. Л.: Наука, 1982. 128 с.

Astafieva M.M., Hoover R.B., Rozanov A.Yu., Vrevskiy A.B. Fossil microorganisms in Archaean deposits of Northern Karelia // Proc. SPIE. 2005. V. 5906. P. 5906-1–5906-6.

Bloeser B. Melanocyrillium a new genus of structurally complex Late Proterozoic microfossils from the Kwaguant formation (Chuar Group), Grand Canyon, Arisona // J. Paleontol. 1985. V. 59. № 5. P. 741–765.

Bloeser B., Schopf J.W., Horodyski R.J., Breed W.J. Chitinozoan from the Late Precambrian Chuar Group of the Grand Canyon, Arizona // Science. 1977. V. 195. P. 676–679.

Buik R. Ancient acritarchs // Nature. 2010. V. 463. P. 885–886.

Fairchild T.R., Barbour A.P., Haralyi N.L.E. Microfossils in the "Eopaleozoic" Jacadigo Group at Urucum, Mato Grosso, south-west Brazil // Bol. Inst. Geosci. Univ. São Paulo. 1978. № 9. P. 74–79.

Horodyski R.J. A new occurrence of the vase-shaped fossil Melanocyrillium and new data on this relatively complex Late Precambrian fossil // Geol. Soc. Amer. Abstr. Programs. 1987. № 19. 707 p.

Javaux E.J., Marshall C.P., Bekker A. Organic-walled microfossils in 3.2-billion-year-old shallow-marine siliciclastic deposits // Nature. 2010. V. 463. P. 934–938.

Oehler D.Z., Walsh M.M., Sugitani K. et al. Large and robust lenticular microorganisms on the young Earth // Precambr. Res. 2017. V. 296. P. 112–119.

Porter S.M., Meisterfeld R., Kholl A.H. Vase-shaped microfossils from the Neoproterozoic Chuar Group, Grand Canyon: a classification guided by modern testate amoebae // J. Paleontol. 2003. V. 77. № 3. P. 409–429.

Schopf J.W. Evolution of the Proterozoic biosphere: benchmarks, tempo, and mode // The Proterozoic biosphere: a multidisciplinary study / Eds. Schopf J.W., Klein C. Cambridge: Univ. Press, 1992. P. 585–600.

Schopf J.W. (ed.) Earth's earliest biosphere: Its origin and evolution. Princeton: Univ. Press, 1983. 544 p.

Объяснение к таблице I

Фиг. 1. Удлиненно-овальная форма, длина которой превышает 50 мкм, ширина больше 15 мкм; вероятно, имеется минерализованная оболочка толщиной 2–3 мкм, которая частично разрушена. По всей видимости, эта форма относится к эукариотам, даже можно предположить, что она относится к раковинным амебам. Архейская (лопийская) кора выветривания, оз. Воронье, Лехтинская структура, Карелия (~2.8 млрд лет).

Фиг. 2. Изогнутые расплющенные удлиненно-овальные бутылковидные формы. Имеется некоторое сходство с хитинозоями и раковинными амебами. Архейская (лопийская) кора выветривания, оз. Воронье, Лехтинская структура, Карелия (~2.8 млрд лет).

Объяснение к таблице II

Фиг. 1. Изогнутая бутылковидная форма, имеющая отдаленное сходство с хитинозоями. Нижний протерозой, кора выветривания по кислым метавулканитам, оз. Паанаярви, Сев. Карелия (~2.4 млрд лет).

Фиг. 2. Раковинная амеба, очень велика вероятность более позднего засорения. Архейские (лопийские) туфогенно-осадочные породы Хизоваарской зеленокаменной структуры, Сев. Карелия (~2.8 млрд лет).

Archean Eukaryotes: a New Look

A. Yu. Rozanov, M. M. Astafieva

The earliest finds of probable eukaryotes in the oldest sediments of various regions are considered. It is assumed that the first representatives of eukaryotes could appear already in the Archaean.

Keywords: Archean, Early Proterozoic, Precambrian, acritarchs, prasinophytes, *Melanocyrillium*, testate amoebae

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2020, № 1, с. 6–13

УДК 56.016-074.6-551.736.3-565.32

КОПРОЛИТ С КОНХОСТРАКАМИ ИЗ ТЕРМИНАЛЬНОЙ ПЕРМИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ – ПАЛЕОБИОЛОГИЧЕСКОЕ И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

© 2020 г. А. Г. Сенников[a, b, *], В. В. Буланов[a, b, **], Ф. Шольце[b, c, *]**

[a] *Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия*
[b] *Казанский федеральный университет, Казань, Россия*
[c] *Геологический институт, Технический университет Фрайбергская горная академия, Фрайберг, Германия*
**e-mail: sennikov@paleo.ru*
***e-mail: bulanov@paleo.ru*
****e-mail: Frank.Scholze@geo.tu-freiberg.de*

Поступила в редакцию 24.12.2018 г.
После доработки 05.02.2019 г.
Принята к публикации 05.02.2019 г.

Впервые описан копролит с конхостраками из местонахождения вязниковского фаунистического комплекса Быковка (терминальная пермь Владимирской обл., Россия). Наиболее вероятными продуцентами подобных копролитов могли быть сеймуриаморфы рода Microphon (Kotlassiidae), недавно обнаруженные в этом местонахождении. Состав комплекса конхострак дает дополнительное независимое биостратиграфическое подтверждение наиболее высокого положения местонахождения Быковка в пермской части разреза Вязников.

Ключевые слова: конхостраки, терминальная пермь, Владимирская область, граница перми и триаса, копролиты, сеймуриаморфы

DOI: 10.31857/S0031031X20010110

ВВЕДЕНИЕ

В Центральном регионе Европейской России, на востоке Владимирской области в районе гг. Гороховец и Вязники описаны наиболее полные, непрерывные разрезы пограничных континентальных отложений перми и триаса, охарактеризованные органическими остатками как ниже, так и выше границы. В соответствии с региональной стратиграфической шкалой Восточной Европы положение границы определяется по смене комплексов тетрапод (вязниковского на спасский), различных групп рыб, беспозвоночных и растений. В настоящее время имеющиеся данные позволяют детально проследить историю развития отдельных групп организмов и всей биоты на рубеже палеозоя и мезозоя в данном регионе (Сенников, 1995, 2017; Sennikov, 1996; Ивахненко и др., 1997; Sennikov, Golubev, 2005, 2006; Сенников, Голубев, 2006, 2012, 2017; Голубев и др., 2012; Lebedev et al., 2015; Шишкин и др., 2018).

ПОЗДНЕПЕРМСКОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ БЫКОВКА В КОМПЛЕКСЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ВЯЗНИКИ

В г. Вязники и его окрестностях было открыто несколько позднепермских и раннетриасовых местонахождений фауны и флоры. Местонахождение Быковка расположено на северо-западной окраине г. Вязники в песчаном карьере, в его юго-восточной части, где представлена самая верхняя часть разреза верхнепермских отложений в районе Вязников (Sennikov, Golubev, 2006; Lebedev et al., 2015; Сенников, 2017).

Разрез местонахождения Быковка приводится ниже (описание слоев снизу вверх):

P_3v Слой 1. Пески красновато-желтые полимиктовые разнозернистые с косослоистыми сериями до 1 м мощностью с резким наклоном слойков; косая слоистость сильно срезанная, разнонаправленная. Местами в тонких (1–3 см) алевритистых прослоях встречаются редкие фрагменты костей позвоночных и копролиты. Видимая мощность – 5–6 м.

Слой 2. Линзовидное переслаивание красновато-желтых горизонтальнослоистых, в отдельных линзовидных прослоях полого-косослоистых, полимиктовых мелкозернистых песков, пестроцветных алевритов и алевритистых глин с редкой галькой пестрых глин, многочисленными копролитами, чешуей рыб, реже – костями тетрапод и рыб. Линзовидные прослои песка срезают нижележащие напластования внутри слоя 2 и залегают на них с размывом. В основании таких песчаных прослоев местами наблюдаются пятна более темноокрашенных песков, обогащенных

органическими остатками. По простиранию к северо-западу песчаные прослои замещаются переслаиванием пестроцветных алевритистых глин и алевритов. Нижняя граница слоя четкая, неровная, с размывом. Мощность – 0.5–2 м.

Q Слой 3. Суглинки глинистые буровато-красные с валунами. Слой наблюдается по северо-восточному борту карьера. Видимая мощность – 2–3 м.

Местонахождение Быковка имеет аллювиальный генезис. Слой 1 представляет собой русловые отложения, а слой 2 – прибрежно-отмельные (пески и алевриты) и пойменные (глины и алевриты). Разрез местонахождения демонстрирует верхнюю, завершающую часть аллювиального седиментационного цикла, и сформирован при заполнении русла в фазе затухания силы потока. Захоронение костей и копролитов в алевролитовых прослоях слоя 1, очевидно, совпадало с кратковременными эпизодами ослабления течения в основном русле и заиления дна. Слой 2 образован на участке мелководья в остаточной протоке с непостоянной интенсивностью течения, в депрессиях дна которых после непродолжительного переноса и сортировки накапливались и захоранивались остатки позвоночных и их копролиты. Не исключено, что данный участок прибрежной, краевой части русла временами подвергался частичному осушению, так как кости тетрапод и копролиты иногда демонстрируют признаки изменений при нахождении в субаэральных условиях: для первых – это трещины усыхания, а для вторых – рыхлая консистенция, приобретенная в результате мацерации.

Местонахождение Быковка занимает наиболее высокое положение в пермской части разреза Вязников, непосредственно ниже границы перми и триаса, что подтверждают и данные по позвоночным (Sennikov, Golubev, 2006; Миних и др., 2014; Lebedev et al., 2015; Сенников, 2017). Однако на северо-западной окраине Вязников, где расположено местонахождение, нижнетриасовых отложений не обнаружено. К востоку от Вязников начинается участок распространения нижнетриасовых (вохминских) отложений, охарактеризованных в местонахождении Федурники органическими остатками (остракоды, конхостраки, рыбы, тетраподы). Для определения положения границы перми и триаса в данном регионе детальная фаунистическая характеристика местонахождения Быковка имеет особо важное значение.

КОПРОЛИТЫ КАК ИСТОЧНИК ИНФОРМАЦИИ О БИОТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСАХ НА РУБЕЖЕ ПЕРМИ И ТРИАСА

Копролиты позвоночных в большом количестве были обнаружены в терминальнопермских местонахождениях органических остатков в районе гг. Вязники и Гороховец во время систематических полевых работ Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), проводимых с 1999 г. по настоящее время, а также в результате совместных Польско-Российских палеонтологических экспедиций 2008, 2010 и 2013 гг. Копролиты были подробно описаны, выделено девять их морфотипов (“A”–“I”), представленных наиболее полно в местонахождении Быковка. Каждый из морфотипов предположительно соотнесен с определенной группой рыб или тетрапод (Owocki et al., 2012; Niedźwiedzki et al., 2016; Bajdek et al., 2016, 2017; Сенников, 2017). Копролиты морфотипов “A”–“H” содержат чешую рыб и обломки костей. Копролиты морфотипов “C” и “D” со следами спирального клапана принадлежат, вероятно, хищным рыбам, скорее всего, акулам или, может быть, двоякодышащим и лучеперым (Niedźwiedzki et al., 2016). Продуцентами копролитов морфотипа “A” были, наиболее вероятно, хищные зверообразные рептилии – тероцефалы, а морфотипа “B” – базальные архозавры протерозухиды (Owocki et al., 2012; Niedźwiedzki et al., 2016). Копролиты морфотипов “E”–“H” принадлежат, вероятно, хищным амфибиям или рептилиям, может быть, темноспондильным лабиринтодонтам, микрозаврам, сеймуриаморфам или хрониозухиям (Niedźwiedzki et al., 2016). Только копролиты одного особого морфотипа “I” без костных остатков, но с редкими остатками растений, принадлежат растительноядным тетраподам, скорее всего, дицинодонтам (Niedźwiedzki et al., 2016; Сенников, 2017).

КОПРОЛИТ С КОНХОСТРАКАМИ ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ БЫКОВКА

Конхостраки имеют большое значение для стратиграфии позднего палеозоя и мезозоя, для корреляции континентальных отложений этого возраста и для более точного обоснования границы перми и триаса в частности. Богатая и разнообразная фауна конхострак обнаружена в ряде позднепермских и триасовых местонахождений в районе Вязников и Гороховца (Scholze et al., 2015, 2019). Однако наиболее высокая, сложенная преимущественно песками часть разреза позднепермских отложений не была охарактеризована конхостраками. В частности, в местонахождении Быковка найти определимых конхострак до сих пор не удавалось. Только в копролите из этого местонахождения (слой 2) была обнаружена единственная раковина конхостраки плохой сохранности, определения для которой приведено не было (Owocki et al., 2012).

Во время полевых работ ПИН РАН в 2014 г. на местонахождении Быковка были собраны многочисленные копролиты. Один из копролитов морфотипа “F” из слоя 2 содержит раковины конхострак (экз. ПИН, № 5078/10; рис. 1, 2). Он имеет

несколько неправильную коротко-овальную форму, со слегка суженным одним концом и немного расширенным противоположным; длина копролита – около 55 мм, максимальная толщина – 20 мм. Весь копролит заполнен многочисленными и хорошо сохранившимися раковинами конхострак, как целыми раковинами и створками, так и раздавленными, а также их обломками, так что некоторые раковины немного выступают на его поверхности (рис. 1, *а*, *б*). При извлечении из вмещающей породы копролит раскололся почти пополам, а край его относительно узкого конца слегка обломался. Слом проходит почти по средней плоскости вдоль копролита. Поверхность копролита несет следы изменений в субаэральных условиях – небольшие трещины усыхания и неровности. На поверхности хорошо различимы ходы беспозвоночных (рис. 1, *а*, *б*). Представлены два типа ходов: 1) крупные, около 1–1.2 мм в поперечнике и 2) мелкие – около 0.3 мм в поперечнике. Для последних местами наблюдается вхождение их внутрь копролита в виде округлых норок; на сломе копролита также можно наблюдать округлый ход (рис. 1, *г*). Очевидно, эти ходы и норки образованы различными копрофагами или их личинками разного размерного класса.

Копролит, целиком заполненный раковинами конхострак, впервые встречен в пермо-триасовых отложениях Восточной Европы.

КОНХОСТРАКИ ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ БЫКОВКА И ИХ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Заполняющие описываемый копролит (экз. ПИН, № 5078/10) раковины и фрагменты раковин конхострак несколько различаются по степени сохранности, но в целом детальное изучение и описание их скульптуры затруднительно. Кроме того, даже целые створки раковин на поверхности слома копролита выступают из вмещающей массы в большей или в меньшей степени и могут наблюдаться в разных положениях, что также затрудняет их измерение и описание.

Благодаря тому, что в ряде верхнепермских и нижнетриасовых местонахождений в окрестностях Вязников и Гороховца конхостраки хорошей сохранности представлены в большом количестве (Scholze et al., 2015, 2019), имеется возможность сравнить остатки конхострак в рассматриваемом копролите с этими материалами. В вышеупомянутых публикациях подробно рассматриваются вопросы таксономии изучаемых родов и видов. Для верхней части вятского яруса в этих разрезах характерен род Pseudestheria Raymond, 1946, полностью исчезающий на границе перми и триаса и сменяющийся другими родами конхострак (Scholze et al., 2015, 2019). Доминирующей формой в верхневятских отложениях (нефедовский и жуковский горизонты) в окрестностях Вязников и Гороховца является P. cf. chatangensis (Novozhilov, 1946).

Заполняющих описываемый копролит конхострак по форме, общим пропорциям и, насколько можно судить, по скульптуре створок также можно определить как Pseudestheria sp., а раковины наилучшей сохранности, для которых есть возможность сделать измерения, – как P. cf. chatangensis (Novozhilov, 1946) (рис. 2). Соотношение длины (L) и высоты (H) створок для них следующее:

L = 2.1–2.4 мм

H = 1.5–1.7 мм

H/L = 0.63–0.76

Для сравнения для всей выборки створок P. chatangensis (Novozhilov, 1946) из позднепермских отложений в окрестностях Вязников и Гороховца измерения следующие (Scholze et al., 2019):

L = 2.2–4.1 мм

H/L = 0.63–0.80

В описаниях P. chatangensis (Novozhilov, 1946) упомянуты и еще более крупные экземпляры (Novozhilov,1958; Defretin-Lefranc, 1965):

L = 2.1–5.6 мм

H = 1.6–4.1 мм

H/L = 0.67–0.74

Таким образом, все определимые раковины конхострак из копролита (ПИН, № 5078/10) можно отнести к P. cf. chatangensis. По своим размерам и пропорциям все раковины конхострак в копролите укладываются в диапазон изменчивости створок P. chatangensis (Novozhilov, 1946), однако представлены лишь мелкими экземплярами. Для объяснения этого факта можно предположить, что выборка из описываемого копролита соответствует моменту их поимки продуцентом копролита в сезон размножения и формирования новой генерации в популяции конхострак, когда в данном месте были представлены почти исключительно мелкие ювенильные особи. Альтернативное объяснение – выборочность по размерному классу в питании конхостраками продуцента копролита – кажется крайне маловероятной. Не исключено, что конхостраки в описываемом копролите представлены хотя и взрослыми, но мелкими экземплярами, небольшой размер которых можно было бы объяснить какими-то не вполне благоприятными условиями существования.

Упомянутую выше раковину конхостраки плохой сохранности в копролите из местонахождения Быковка (Owocki et al., 2012) также можно определить как Pseudestheria sp.

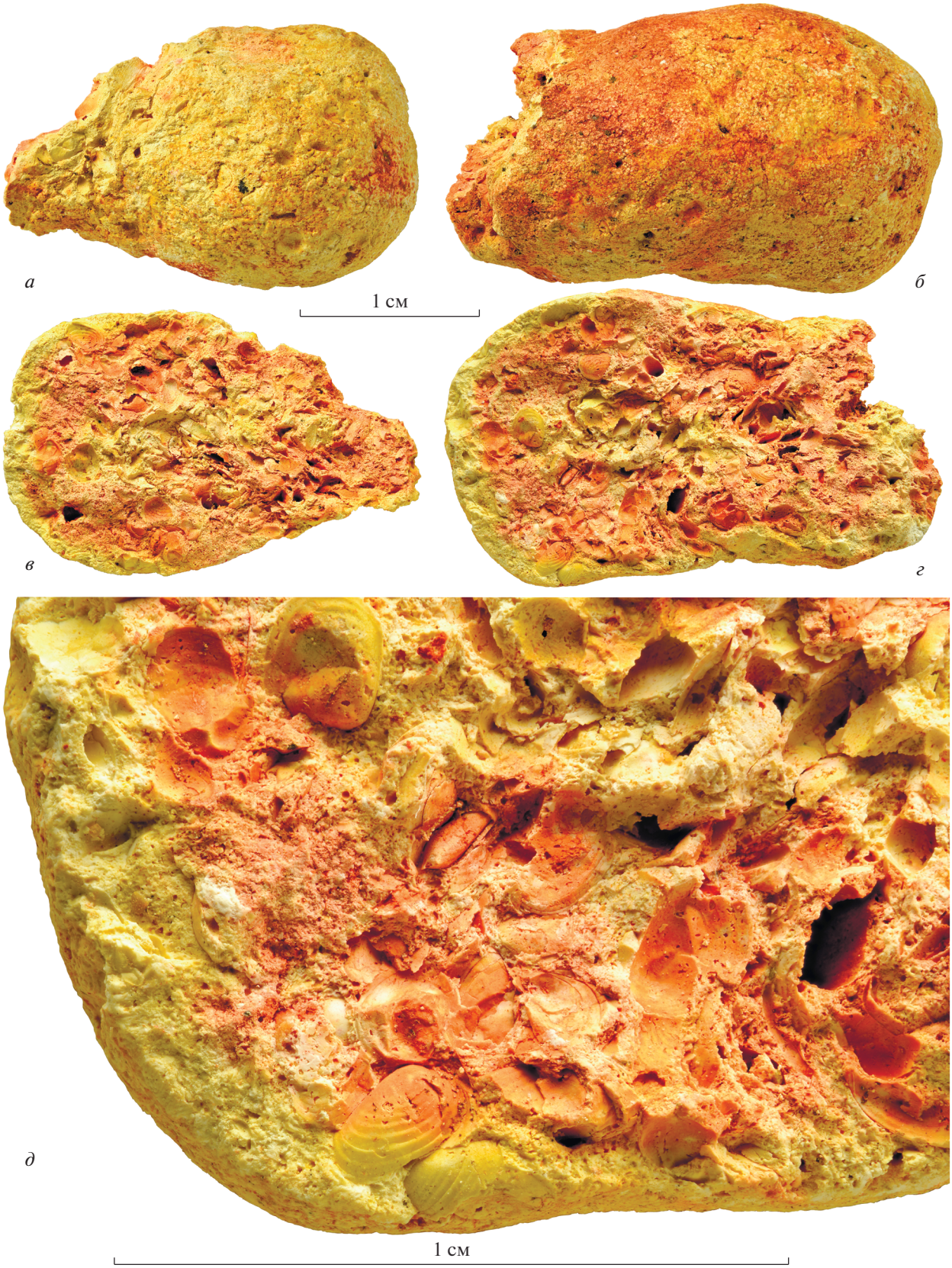


Рис. 1. Копролит морфотипа “F”, экз. ПИН, № 5078/10: *а*, *б* – вид снаружи с противоположных сторон; *в*, *г* – поверхности продольного слома с раковинами конхострак; *д* – фрагмент поверхности продольного слома с раковинами конхострак; Владимирская обл., г. Вязники, местонахождение Быковка; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус.

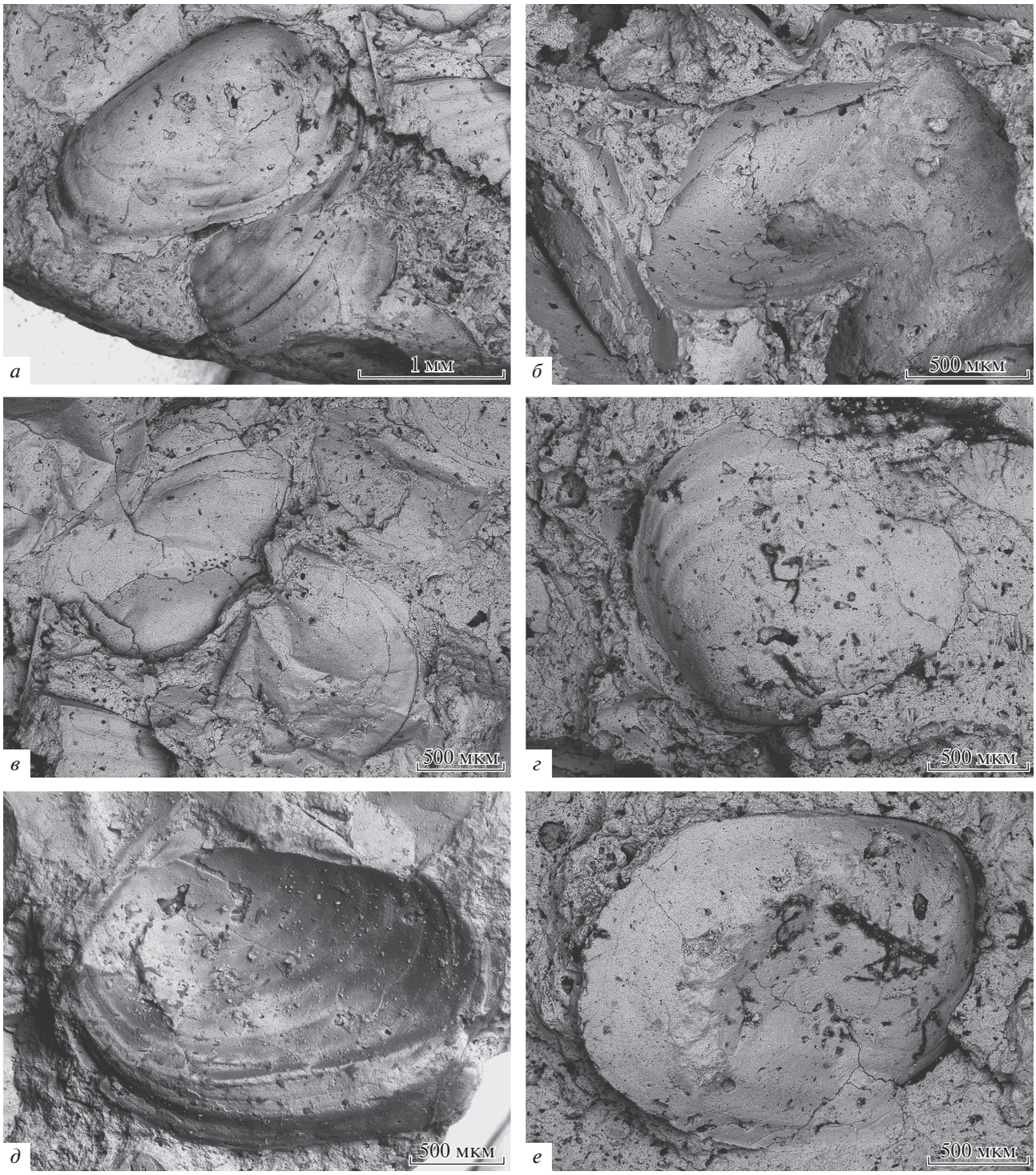


Рис. 2. Раковины конхострак Pseudestheria cf. chatangensis (Novozhilov, 1946) в копролите морфотипа “F”, экз. ПИН, № 5078/10. Фотографии сделаны на СЭМ Tescan Vega XMU.

ВОЗМОЖНЫЙ ПРОДУЦЕНТ КОПРОЛИТА С КОНХОСТРАКАМИ ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ БЫКОВКА

В местонахождении Быковка (с учетом материалов из раскопок 2018 г.) определены следующие тетраподы: сеймуриаморфы (котлассииды) Microphon sp. nov., хрониозухии (хрониозухиды) Uralerpeton tverdochlebovae Golubev, 1998, брахиопоиды (двинозавриды) Dvinosaurus sp., парейазавры Elginiidae gen. indet., протерозухии (протерозухиды) Archosaurus rossicus Tatarinov, 1960, дицинодонты Dicynodontinae gen. indet., тероцефалы мосховайтсииды

Moschowhaitsia (?) sp. и наниктидопиды Purlovia (?) sp., Cynodontia gen. indet. Здесь известны также рыбы Toyemia blumentalis A. Minich, 1995, Toyemia sp., Strelnia sp., Isadia sp., Evenkia (?) sp. Кроме того, найдены единичные зубы, ранее соотносимые с Saurichthys (?) sp. Последние, вероятно, принадлежат представителям нового таксона рыб (Миних и др., 2014; Lebedev et al., 2015).

Морфотип "F", к которому принадлежит рассматриваемый копролит, ранее был соотнесен с парарептилиями или амфибиями (скорее всего, сеймуриаморфными) (Niedźwiedzki et al., 2016). Парарептилии в вязниковских местонахождениях представлены единичными находками покровных костей растительноядных Elginiidae (Буланов, Яшина, 2005); таким образом, наиболее вероятным продуцентом копролита является одна из форм амфибий. Кроме вышеперечисленных земноводных, обнаруженных в Быковке, к числу вероятных продуцентов могут быть также отнесены определенные из других вязниковских местонахождений Karpinskiosauridae (Seymouriamorpha) и Microsauria.

Более точному определению продуцента может способствовать необычное заполнение копролита исключительно раковинками конхострак: активное (не исключено – факультативное) питание объектами с требующими раздавливания плотными покровами подразумевает наличие соответствующих адаптаций в строении зубной системы и челюстного аппарата.

Для хрониозухий возможность питания мелкоразмерными раковинными объектами крайне маловероятна ввиду их крупного размера и очевидных адаптаций к облигатной ихтиофагии, выражающихся в сильно удлиненном ростральном отделе черепа, большом количестве остроконических челюстных (и такой же формы увеличенных небных) зубов, гомодонтном характере построения маргинального озубления в целом (Ивахненко, Твердохлебова, 1980; Голубев, 2000; Witzmann, Schoch, 2018).

Обычно ихтиофагия как основная трофическая специализация подразумевается для неотенических брахиопоидов рода Dvinosaurus (Ивахненко, 2001), в целом наследующих архитектуру зубной системы типичных рыбоядных темноспондил (предковых Trimerorhachidae), в том числе фиксирующие клыковые пары на нижней челюсти и латеральных элементах небного комплекса. С этим положением, однако, плохо согласуются данные тафономического анализа: в отличие от Chroniosuchia, в известных местонахождениях пермских тетрапод находки описанных видов Dvinosaurus не имеют прямой количественной корреляции с остатками сопутствующей ихтиофауны (Голубев, 2009), что позволяет трактовать Dvinosauridae как водных хищников с широким спектром трофических преференций, к которым, однако, исходя из особенностей организации зубной системы, вряд ли могут быть отнесены мелкие раковинные объекты.

Облигатное питание мелкими беспозвоночными с плотными наружными покровами маловероятно также для Karpinskiosauridae. У видов рода Karpinskiosaurus крючковидная форма коронок маргинальных зубов свидетельствует о фиксации активной добычи, в качестве которой могла выступать молодь рыб или сравнительно крупные подвижные беспозвоночные (Буланов, 2006). Строение челюстного сустава K. secundus, допускавшего продольное скольжение articulare относительно иммобилизованного в черепную конструкцию quadratum, позволяло осуществлять проталкивание добычи внутрь ротовой полости за счет ретракционных движений нижней челюсти (Буланов, 2016).

Одной из типичных составляющих вязниковской фауны тетрапод являлись лепоспондилы отряда Microsauria. Первые материалы по этой группе из терминальнопермских отложений района Вязников в виде многочисленных элементов посткраниума были получены Б.П. Вьюшковым в 1955–1956 гг. при раскопках ныне недоступного для изучения местонахождения Вязники-1 (Шишкин и др., 2018) и трактовались как остатки рептилий неясного систематического положения (Вьюшков, 2018). Строение зубной системы описанного разнообразия микрозавров (Carroll, Gaskill, 1978) позволяет констатировать для многих видов питание мелкими беспозвоночными с плотными покровами, однако остатки этой группы в местонахождении Быковка пока не обнаружены. Кроме того, размер копролита ПИН, № 5078/10 достаточно велик для небольших по размеру вязниковских микрозавров.

Наиболее вероятным продуцентом является представитель нового вида рода Microphon (Kotlassiidae, Seymouriamorpha), описание которого вторым автором находится в печати. Положение crista paraquadrata на чешуйчатых костях, слабое развитие покровного орнамента и некоторые особенности строения челюстных зубов позволяют сближать данную форму с Microphon gracilis.

Как и у Karpinskiosauridae, челюстные зубы нового вида Microphon имеют отчетливый изгиб вершинок внутрь ротовой полости; зубы такого типа могли осуществлять эффективное удержание подвижной добычи, но мало пригодны для успешного манипулирования и раздавливания округлых раковин конхострак. Тем не менее, можно предполагать, что, как и других видов Microphon, зубная система нового вида представляла собой комплексное специализированное образование, позволявшее потреблять значительно более широкий спектр трофических объектов (Bulanov, 2003).

Так, зубная система предполагаемого предкового таксона (M. gracilis) была способна обеспечивать питание как растительным ресурсом (главным образом за счет стригущих движений поликуспидных маргинальных зубов преорбитального отдела черепа), так и склерированными или тонкораковинными беспозвоночными (Була-

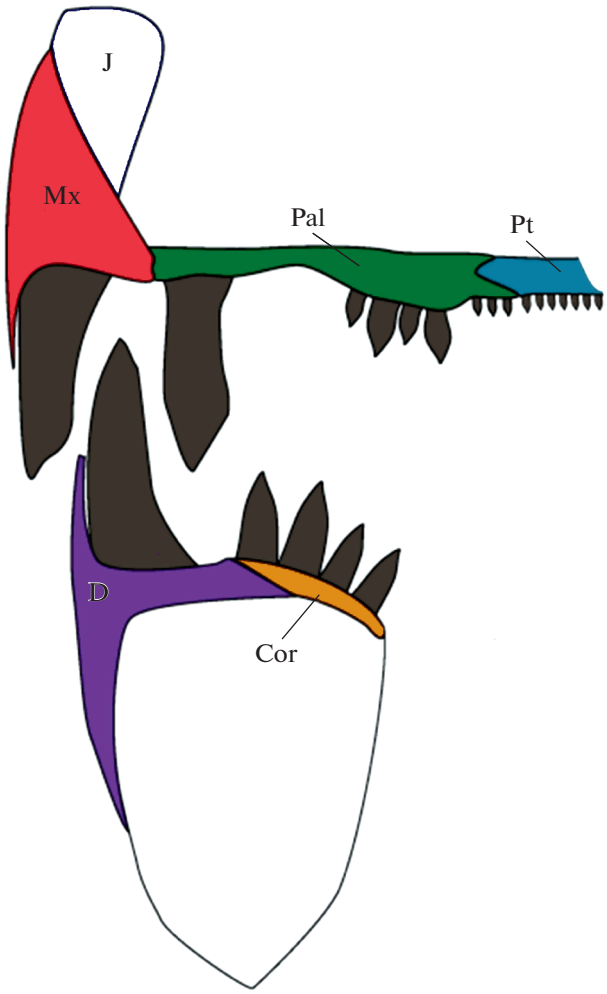


Рис. 3. Схема организация зубной системы позднепермского котлассиида Microphon gracilis Bulanov, 2003; поперечное сечение озубленных элементов верхнечелюстной дуги, неба и нижней челюсти на уровне передней половины орбиты. Обозначения: Cor – coronoideum, D – dentale, J – jugale, Mx – maxillare, Pt – pterygoideum, Pal – palatinum.

нов, 2006), раздавливаемыми при совокупном участии маргинальных боковых зубов, увеличенных зубов небного комплекса и зубов короноидной серии на участке между хоаной и аддукторной полостью (рис. 3). Последнее подтверждается сильной прижизненной деструкцией как челюстных, так и небных зубов у M. gracilis, которая проявляется уже на ранних стадиях онтогенеза (длина черепа менее 40 мм; Bulanov, 2003). Следует также отметить, что в типовом местонахождении остаткам M. gracilis (Бабинцево, Оренбургская обл.) сопутствуют многочисленные раковины конхострак.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые в пермо-триасовых отложениях Восточной Европы встречен копролит, целиком заполненный раковинами конхострак. Его наиболее вероятным продуцентом является котлассиидный сеймуриаморф нового вида рода Microphon, представленный в том же местонахождении многочисленными изолированными остатками. Находка свидетельствует в пользу предположений о принадлежности копролитов морфотипа “F” из вязниковских местонахождений сеймуриаморфным амфибиям (Niedźwiedzki et al., 2016) и о присутствии конхострак в рационе котлассиид рода Microphon (Буланов, 2006). Состав комплекса конхострак указывает на терминальнопермский возраст местонахождения Быковка и, тем самым, дает дополнительное независимое биостратиграфическое подтверждение наиболее высокого положения этого местонахождения в пермской части разреза Вязников. Смена фаун тетрапод, рыб и конхострак происходила в данном регионе синхронно и приходится на границу перми и триаса.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов №№ 17-04-00410, 17-04-01937, 17-54-10013, а также за счет средств субсидии, выделенной в рамках государственной поддержки Казанского (Приволжского) федерального университета в целях повышения его конкурентоспособности среди ведущих мировых научно-образовательных центров.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буланов В.В. Трофические адаптации сеймуриаморф (Parareptilia) и положение группы в структуре водных сообществ конца палеозоя // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Тов-во научн. изданий КМК, 2006. С. 394–415.

Буланов В.В. Принцип функционирования челюстного сустава у сеймуриаморфных амфибий // Матер. LXII сессии Палеонтологического общества. СПб.: ВСЕГЕИ, 2016. С. 230–231.

Буланов В.В., Яшина О.В. Элгиниидные парейазавры Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 85–90.

Вьюшков Б.П. Местонахождение пермских наземных позвоночных в окрестностях г. Вязники // Палеонтол. журн. 2018. № 2. С. 58–65.

Голубев В.К. Пермские и триасовые хрониозухии и биостратиграфия верхнетатарских отложений Восточной Европы по тетраподам. М.: Наука, 2000. 174 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 276).

Голубев В.К. Реконструкция трофических связей в позднепермском сообществе тетрапод Восточной Европы // Палеострат-2009. Годичн. собр. секции палеонтологии МОИП и Моск. отделения Палеонтологического об-ва. Москва, 26–27 января 2009 г. Прогр. и тез. докладов. М.: ПИН, 2009. С. 10–11.

Голубев В.К., Миних А.В., Балабанов Ю.П. и др. Опорный разрез перми и триаса в Жуковом овраге у г. Гороховец, Владимирская область // Бюлл. региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской платформы. Вып. 5 / Ред. Алексеев А.С. М.: РАЕН, 2012. С. 49–82.

Ивахненко М.Ф. Тетраподы Восточно-Европейского плакката – позднепалеозойского территориально-

природного комплекса. Пермь: Тип. “Книга”, 2001. 200 с.

Ивахненко М.Ф., Твердохлебова Г.И. Систематика, морфология и стратиграфическое значение верхнепермских хрониозухов востока Европейской части СССР. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1980. 69 с.

Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: ГЕОС, 1997. 216 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268).

Миних А.В., Миних М.Г., Андрушкевич С.О. Ихтиофауна терминальной перми в окрестностях г. Вязники Владимирской области // Изв. Сарат. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2014. Т. 14. Вып. 2. С. 91–96.

Сенников А.Г. Ранние текодонты Восточной Европы. М.: Наука, 1995. 142 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 263).

Сенников А.Г. Новые данные по синэкологии вязниковского наземного сообщества (терминальная пермь, Центральная Россия) // Палеонтол. журн. 2017. № 4. С. 65–77.

Сенников А.Г., Голубев В.К. Вязниковская фауна: черты экологического кризиса // Природа. 2006. № 7. С. 39–48.

Сенников А.Г., Голубев В.К. К фаунистическому обоснованию границы перми и триаса в континентальных отложениях Восточной Европы. 1. Гороховец–Жуков овраг // Палеонтол. журн. 2012. № 3. С. 88–98.

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

Шишкин М.А., Сенников А.Г., Голубев В.К. О статье Б.П. Вьюшкова “Местонахождение пермских наземных позвоночных в окрестностях г. Вязники” // Палеонтол. журн. 2018. № 2. С. 66–77.

Bajdek P., Qvarnsröm M., Owocki K. et al. Microbiota and food residues including possible evidence of pre-mammalian hair in Upper Permian coprolites from Russia // Lethaia. 2016. V. 49. № 4. P. 455–477.

Bajdek P., Owocki K., Niedźwiedzki G. et al. Residues from the Upper Permian carnivore coprolites from Vyazniki in Russia – key questions in reconstruction of feeding habits // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2017. V. 482. P. 70–82.

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

Carroll R.L., Gaskill P. The order Microsauria // Mem. Amer. Philos. Soc. Philad. 1978. V. 126. 211 p.

Defretin-Lefranc S. Etude et révision de Phyllopodes Conchostracés en provenance d’U.R.S.S // Ann. Soc. Géol. Nord. 1965. V. 85. P. 15–48.

Lebedev O.A., Sennikov A.G., Golubev V.K. et al. The first find of Permian ceratodontids (Dipnoi, Osteichthyes) in Russia // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 10. P. 1112–1124.

Niedźwiedzki G., Bajdek P., Qvarnström M. et al. Reduction of vertebrate coprolite diversity in association to the end-Permian extinction event in Vyazniki region, Central Russia // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2016. V. 450. P. 77–90.

Novozhilov N. Conchostraca du Permien et du Trias du littoral de la Mer des Laptev et de la Toungounzka inférieure // Ann. Serv. Inform. Géol. Bureau Rech. Geol., géophys., minières. 1958. V. 26. P. 15–80.

Owocki K., Niedźwiedzki G., Sennikov A.G. et al. Upper Permian vertebrate coprolites from Vyazniki and Gorokhovets, Vyatkian regional stage, Russian platform // Palaios. 2012. V. 27. № 12. P. 867–877.

Scholze F., Golubev V.K., Niedzwiedzki G. et al. Early Triassic Conchostracans (Crustacea: Branchiopoda) of the terrestrial Permian-Triassic boundary sections in the Moscow syncline // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2015. V. 429. P. 22–40.

Scholze F., Golubev V.K., Niedźwiedzki G. et al. Late Permian conchostracans (Crustacea, Branchiopoda) from continental deposits in the Moscow syneclise, Russia // J. Paleontol. 2019. V. 93. № 1. P. 72–97.

Sennikov A.G. Evolution of the Permian and Triassic tetrapod communities of Eastern Europe // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1996. V. 120. № 3–4. P. 331–351.

Sennikov A.G., Golubev V.K. Unique Vyazniki biotic complex of the terminal Permian from the central Russia and the global ecological crisis at the Permo-Triassic boundary // New Mexico Museum Natur. Hist. Sci. Bull. 2005. № 30. P. 302–304.

Sennikov A.G., Golubev V.K. Vyazniki biotic assemblage of the terminal Permian // Paleontol. J. 2006. V. 40. Suppl. 4. P. 475–481.

Witzmann F., Schoch R.R. Skull and postcranium of the bystrowianid Bystrowiella schumanni from the Middle Triassic of Germany, and the position of chroniosuchians within Tetrapoda // J. Syst. Palaeontol. 2018. V. 16. № 9. P. 711–739.

Coprolite with Conchostracans from the Terminal Permian of Central Russia—Paleobiologic and Stratigraphic Significance

A. G. Sennikov, V. V. Bulanov, F. Scholze

The conchostracans in the coprolite from the terminal Permian Bykovka locality of Vyaznikovian tetrapod faunistic assemblage in the east of the Vladimir Region are described for the first time. The most likely producers of such coprolites might be seymouriamorphs belonging to the genus *Microphon*, recently discovered in this locality. The composition of the conchostracan assemblage provides additional independent biostratigraphic confirmation of the highest position of Bykovka locality within the Permian part of the Vyazniki section.

Keywords: conchostracans, terminal Permian, Vladimir region, Permo-Triassic boundary, coprolites, seymouriamorphs

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2020, № 1, с. 14–19

УДК 551.762.3:564.53(470)

ПЕРВАЯ НАХОДКА GREGORYCERAS (AMMONOIDEA, ASPIDOCERATIDAE) В СРЕДНЕМ ОКСФОРДЕ СЕВЕРА ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ (Р. УНЖА)

© 2020 г. В. В. Митта[a, b, *], А. В. Ступаченко[c]

[a] Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

[b] Череповецкий государственный университет, Череповец, Россия

[c] Независимый исследователь, Москва, Россия

*e-mail: mitta@paleo.ru

Поступила в редакцию 07.02.2019 г.
После доработки 19.02.2019 г.
Принята к публикации 20.02.2019 г.

Из разреза Михаленино на р. Унже (Костромская обл.) по голотипу описывается самый северный представитель рода Gregoryceras – G. boreale sp. nov. Новый вид происходит из нижней части зоны Tenuiserratum (подзона Zenaidae), сопоставимой с верхами зоны Plicatilis (подзона Arkelli) среднего оксфорда субсредиземноморской шкалы.

Ключевые слова: аммониты, верхняя юра, средний оксфорд, Gregoryceras, Aspidoceratidae, Центральная Россия

DOI: 10.31857/S0031031X20010079

ВВЕДЕНИЕ

Род Gregoryceras Spath (семейство Aspidoceratidae) широко распространен в оксфорде и известен почти со всех континентов. Особенно важна его роль для биостратиграфического расчленения и корреляции среднего оксфорда, откуда описана большая часть видов этого рода. С Русской платформы известно всего несколько находок Gregoryceras, изображенных без описания с определениями в открытой номенклатуре, из южных районов Центральной России (Рогов, 2004). В 2017 г. одним из авторов (А.В. Ступаченко) при планомерных расчистках разреза Михаленино на р. Унже (Костромская обл.) среди доминирующих раковин Cardioceras spp. и Perisphinctes spp. в зоне Tenuiserratum среднего оксфорда были найдены два экземпляра, несомненно, относящиеся к роду Gregoryceras. Один экземпляр, представленный небольшим фрагментом, утрачен. Другой экземпляр, с частично сохранившимися оборотами фрагмокона и передней частью жилой камеры, описывается здесь как голотип нового вида – самого северного из известных представителей рода.

БИОСТРАТИГРАФИЯ

Обнажения оксфордского яруса известны в Костромском Поволжье издавна. Еще экспедицией Р. Мурчисона и др. в окрестностях Макарьева на Унже были отмечены “bituminous shales with Ammonites cordatus” (Murchison et al., 1845, с. 233). Эта маломощная (до 0.4 м) пачка битуминозных глин (или черных сланцев) залегает на границе среднего и верхнего оксфорда и является хорошим маркирующим горизонтом.

Аммониты и биостратиграфия оксфорда бассейна Унжи изучались многими видными геологами и палеонтологами. С.Н. Никитин (1885) впервые разделил оксфордские отложения этого района на горизонт с Cardioceras cordatum (внизу) и горизонт с Cardioceras alternans (вверху). Эти подразделения соответствовали нижнему и верхнему оксфорду, при ныне устаревшем представлении о двучленном делении этого яруса. М.И. Соколов (1929) впервые обособил битуминозные сланцы с Cardioceras ilovaiskii в бассейне Унжи в ранге одноименной зоны, по его мнению, терминальной для оксфордского яруса.

Комплексные исследования среднего и верхнего оксфорда в обнажениях в окрестностях г. Макарьев были предприняты М.С. Месежниковым с коллегами (1989). В среднем оксфорде были установлены сложенные серыми глинами зона Densiplicatum (с подзонами Popilaniense и Densiplicatum), мощностью 2.5 м, и зона Tenuiserratum, мощностью 0.5 м. Выше по разрезу, в подошве верхнего оксфорда, отмечена пачка битуминозных сланцев буровато-черных, мощностью 0.2–0.4 м, отнесенная Месежниковым к подзоне Ilovaiskii зоны Alternoides. Еще выше указаны глинистые отложения верхней части зоны Alternoi-

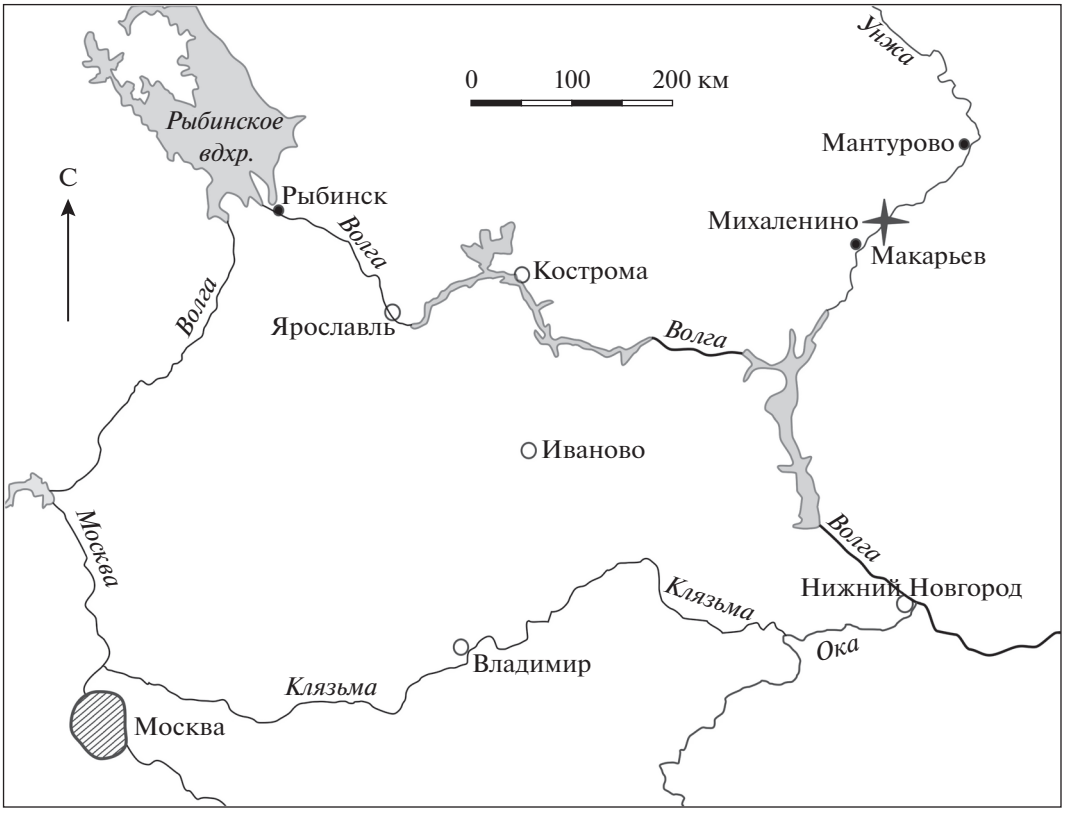


Рис. 1. Схема расположения местонахождения Михаленино на р. Унже.

des, и далее зон Serratum и Rawni, общей мощностью около 2.5 м.

Позднее эти же разрезы были переизучены российско-французским коллективом исследователей (Hantzpergue et al., 1998a, b). На зоны среднего оксфорда (Densiplicatum и Tenuiserratum), согласно этим исследованиям, приходятся лишь верхние 1.8 м серых глин, а ниже располагается зона Cordatum нижнего оксфорда. Позднее в этом обнажении был найден и вид-индекс зоны Mariae (Митта, 2004, рис. 1.3). Черные сланцы мощностью 0.12 м отнесены П. Анцпергом с соавт. также к подзоне Ilovaiskii (зоны Glosense) верхнего оксфорда.

Глины оксфорда и нижнего кимериджа, объединенные в региональный для Русской платформы михаленинский горизонт (Унифицированная ..., 2012), прослеживаются в прерывистом ряде обнажений по правому берегу Унжи от г. Макарьев до пос. Унжа. В 3 км ниже пос. Унжа у ныне не существующих селений Михаленино и Попово расположен один из наиболее полных естественных разрезов средней (келловей) и верхней (оксфорд и нижний кимеридж) юры бассейна Унжи, разрез “Михаленино” (рис. 1). Этот разрез в геологической литературе стал известен лишь с XXI в., но отсюда уже опубликованы аммониты келловея (Митта, 2000), некоторые гастроподы (Guzhov, 2004), фораминиферы (Устинова, 2009) и остракоды (Тесакова, Гужов, 2009). Кроме того, из зоны Cymodoce нижнего кимериджа разреза Михаленино по сборам одного из авторов (Ступаченко) и датировке отложений на основе определения ассоциированных аммонитов другим автором (Митта) была опубликована находка колеоидеи, отнесенная к новому роду Kostromateuthis (Doguzhaeva, 2000).

Систематический состав и стратиграфическое распределение аммонитов среднего-верхнего оксфорда и низов кимериджа разреза Михаленино детально изучались международным коллективом исследователей (Glowniak et al., 2010). Согласно полученным данным, над серыми глинами зон Densiplicatum и Tenuiserratum среднего оксфорда (слои 1–7) видимой мощностью около 1.65 м залегает слой 8, представляющий “fossiliferous horizon of bituminous oil shales with Chondrites” (рис. 2). Из этого слоя Э. Гловняк с соавт. привели изображения следующих аммонитов: Decipia (?) kostromensis Glowniak et al., Perisphinctes (Dichotomosphinctes) elisabethae de Riaz, P. (D.) luciaeformis Enay, Amoeboceras (Amoeboceras) ilovaiskii (Sokolov), A. (A.) transitorium Spath. Битуминозные сланцы отнесены к подзоне Ilovaiskii зоны Glosense.

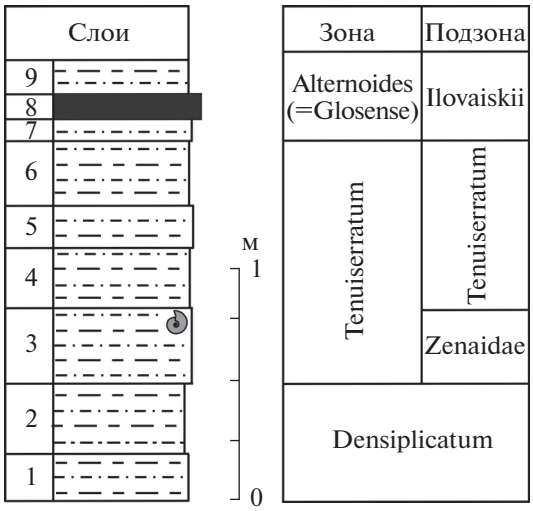


Рис. 2. Схема пограничных подразделений среднего–верхнего оксфорда разреза Михаленино (по Glowniak et al., 2010, с дополнениями и изменениями) и уровень находки Gregoryceras boreale sp. nov.

Как уже указывалось выше, слой 8 (по Głowniak et al., 2010) является хорошим репером для стратиграфических исследований оксфорда бассейна Унжи. Он часто переполнен фоссилиями, обычно полностью или частично раздавленными в процессе седиментации; наряду с аммонитами здесь встречаются и их аптихи. Отметим, что в 0.05–0.07 м ниже подошвы этого слоя нами найдены нередкие Amoeboceras ilovaiskii. Из этого интервала (слой 7) Гловняк с соавт. указывают Cardioceras (Miticardioceras) tenuiserratum (Oppel) и C. (Cawtoniceras) blakei Spath. Нами последние C. tenuiserratum встречены только ниже, в слое 6. Исходя из первого появления Amoeboceras ilovaiskii, сл. 7, отнесенный в работе Гловняк с соавт. к зоне Tenuiserratum, должен считаться базальной частью подзоны Ilovaiskii зоны Alternoides [=Glosense][1].

Находка Gregoryceras приурочена к уровню, представленному серыми биотурбированными глинами, в 0.8–0.9 м ниже подошвы битуминозных сланцев, то есть в кровле слоя 3 (рис. 2, 3). Согласно Гловняк с соавт., подошва слоя 4 (“grey silty clays, bioturbated in the upper part of the bed”), вполне определенно отнесенного к зоне Tenuiserratum, залегает в 0.75 м ниже подошвы черных сланцев. Ниже коллектив исследователей указывает литологически сходный слой 3 мощностью до 0.3 м (“grey silty clays, bioturbated near the top”), в кровле которого был найден Gregoryceras. Отнесение слоя 3 к зоне Tenuiserratum или зоне Densiplicatum оказалось (Głowniak et al., 2010, с. 9) затруднительным.

Месежников обособил нижнюю часть зоны Tenuiserratum как подзону Zenaidae [нижняя граница по появлению Cardioceras tenuiserratum (Oppel), верхняя – по исчезновению C. zenaidae Ilovaisky], а верхнюю часть зоны обозначил как подзону с C. (Miticardioceras) spp. (Месежников и др., 1989, рис. 17 и табл. 8) или Tenuiserratum (там же, рис. 18). Им приведены характерные для подзоны Zenaidae виды – наряду с C. (M.) tenuiserratum (Oppel) и C. (M.?) zieteni (Rouillier), это C. (Subvertebriceras) zenaidae Ilovaisky, C. (Maltoniceras) schellwieni Boden, C. (M.) bodeni Maire, C. (Cawtoniceras) kokeni Boden. По Месежникову, большинство этих видов встречается и выше по разрезу зоны Tenuiserratum, но чаще – в нижней части зоны.

В слое 3, на уровне находки Gregoryceras, помимо Perisphinctidae indet., нами были найдены раковины небольших Cardioceras: C. zenaidae, C. tenuiserratum, C. zieteni. Соответственно, уровень находки Gregoryceras, верхнюю биотурбированную часть слоя 3, или даже весь этот слой, можно отнести к подзоне Zenaidae зоны Tenuiserratum среднего оксфорда Бореальной шкалы. Согласно корреляционным схемам, этот интервал соответствует подзоне Arkelli зоны Plicatilis среднего оксфорда западноевропейских шкал (Głowniak et al., 2010).

Аммониты рода Gregoryceras известны со времен Ф. Квенштедта, описавшего из кантона Aargau (Швейцария) вид Ammonites transversarius (Quenstedt, 1847, табл. 15, фиг. 12); этот вид впоследствии был предложен в качестве типового для рода Gregoryceras (Spath, 1931). Наиболее детально род Gregoryceras изучен из Швейцарии и Франции (Jeannet, 1951; Gygi, 1977; Bert, 2004; Bert, Enay, 2004; Bert et al., 2009; и др.).

Расцвет Gregoryceras в Европе приходится на интервал между зоной Plicatilis среднего оксфорда и зоной Bifurcatus верхнего оксфорда средиземноморской шкалы. Первые представители рода, объединяемые обычно в подрод Pseudogregoryceras, известны из зоны Cordatum нижнего оксфорда Швейцарии (Jeannet, 1951; Gygi 1977), последние – из зоны Bimammatum верхнего оксфорда юго-запада Германии (Schweigert, Ebel, 1999).

Род Gregoryceras космополитный, с очень широким ареалом: Западная и Восточная Европа, Центральная Азия, Индия, Северная Африка, Мадагаскар, Чили, Мексика, США (Oppel, Waagen, 1866; Collignon, 1959; Gygi, 1977; Gygi, von Hillebrandt, 1991; Безносов, Митта, 1995; D’Arpa, Meléndez, 2004; Bert, 2004; Villaseñor et al., 2004; Bert et al., 2009). Описываемый ниже вид является самым северным представителем рода.

[1] Amoeboceras alternoides как вид-индекс зоны имеет приоритет перед A. glosense – см. Месежников и др. (1989, с. 39).

Рис. 3. Часть обнажения оксфордского яруса на берегу р. Унжи (местонахождение Михаленино): слева общий вид раскопа, справа крупным планом зона Tenuiserratum; стрелками показаны: внизу – подошва слоя 3 (граница зон Tenuiserratum и Densiplicatum); выше – уровень находки Gregoryceras; вверху – подошва слоя 8 (черных сланцев подзоны Ilovaiskii).

ОПИСАНИЕ НОВОГО ВИДА

НАДСЕМЕЙСТВО PERISPHINCTOIDEA STEINMANN, 1890

СЕМЕЙСТВО ASPIDOCERATIDAE ZITTEL, 1895

ПОДСЕМЕЙСТВО PELTOCERATINAE SPATH, 1924

Род Gregoryceras Spath, 1924

Gregoryceras boreale Mitta et Stupachenko, sp. nov.

Название от borealis *лат.* – северный.

Голотип – ПИН, № 5612/1; Костромская обл., берег р. Унжи ниже пос. Унжа (местонахождение Михаленино); средний оксфорд, зона Tenuiserratum, подзона Zenaidae.

Описание (рис. 4). Раковина достигает 100 мм в диаметре. Жилая камера вздутая, сечение низко-трапециевидной формы с наибольшей толщиной в припупковой части. Боковые стороны слабовыпуклые, вентральная сторона широкая, слабо закругленная. Пупок широкий, с высокой отвесной стенкой; перегиб закругленный. Жилая камера занимает 3/4 оборота, устьевая часть не сохранилась.

Скульптура представлена рельефными, преимущественно двураздельными ребрами, через два чередующимися с одним простым ребром. Изредка встречаются бидихотомные ребра, образующиеся при слиянии первичных ребер в припупковой части. Первичные ребра возникают еще на пупковой стенке, на умбональном перегибе часто гребневидно приподняты. В припупковой части первичные ребра субрадиальные или слабо изогнуты назад, ближе к середине боков их ветви направлены вперед. Вентральную сторону ребра пересекают с легким изгибом назад.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
5612/1	~100	33.6	41	45	0.34	0.41	0.45
	82	29	36	30.6	0.35	0.44	0.37

Сравнение. Скульптура нового вида очень сходна с таковой G. riazi (de Grossouvre, 1917, табл. 9, фиг. 10–12 – лектотип) и G. tenuisculptum (Gygi, 1977, табл. I, фиг. 5 – голотип). Однако G. boreale хорошо отличается от этих видов толстыми оборотами низко-трапециевидного сечения, возникающими еще на пупковой стенке первичными ребрами и почти параллельными вентральными ребрами. Последний признак характерен для типового вида рода – G. transversarium (Quenstedt), имеющего более высокие обороты иной формы сечения.

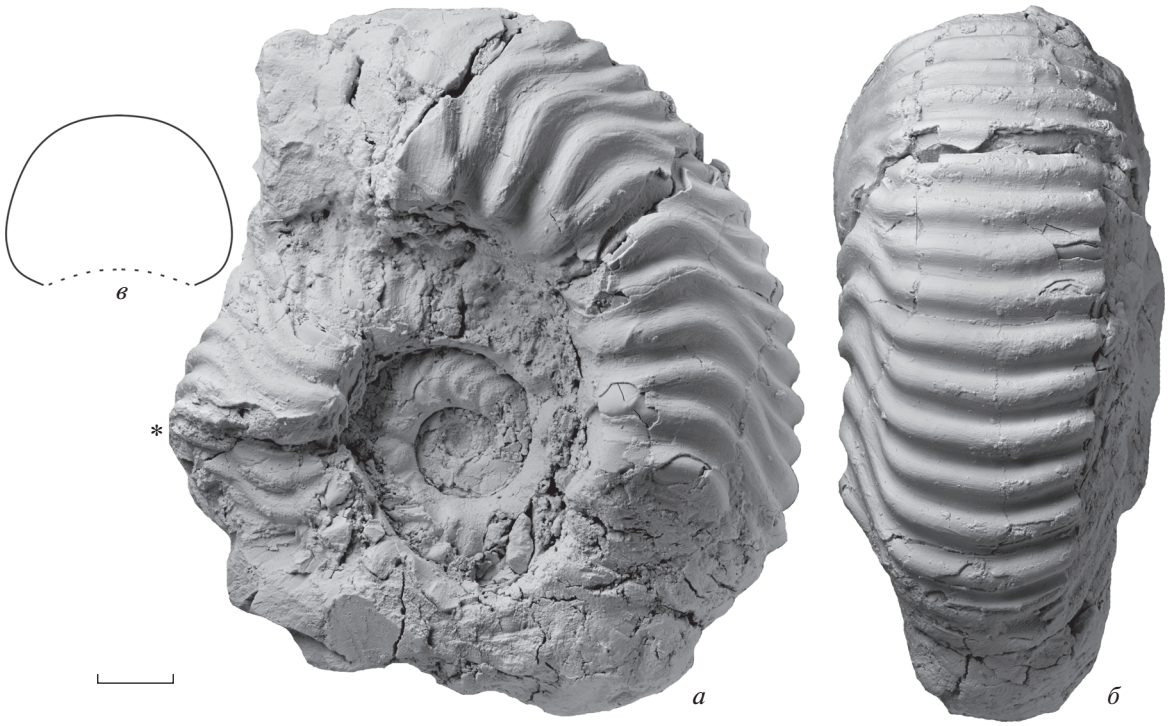


Рис. 4. Gregoryceras boreale sp. nov., голотип ПИН № 5612/1, *а* – сбоку, *б* – с вентральной стороны, *в* – зарисовка формы сечения в начале жилой камеры; Костромская обл., берег р. Унжи ниже пос. Унжа; средний оксфорд, зона Tenuiserratum, подзона Zenaidae. Звездочкой (*) обозначено начало жилой камеры, масштабный отрезок 10 мм.

Замечания. М.А. Рогов (2004) изобразил без описания несколько фрагментов раковин Gregoryceras из центральных районов Русской платформы, найденных в зонах Densiplicatum и Tenuiserratum. Эти находки сделаны в Рязанской и Белгородской обл., соответственно, в 500 и 800 км к югу и юго-западу от местонахождения Михаленино. Два относительно крупных фрагмента, определенных как G. cf. romani (de Riaz) (Рогов, 2004, с. 324, рис. 2) и G. cf. transversarium (Quenstedt) (там же, рис. 4), характеризуются слабоизогнутыми ребрами и вполне определенно не относятся к описываемому виду. Два фрагмента вероятно жилых камер, определенные как G. cf. romani (там же, рис. 1, 3), отличаются от нового вида сильно изогнутыми назад вторичными ребрами.

Материал. Голотип.

* * *

Авторы выражают искреннюю благодарность С.В. Багирову (ПИН), за выполненные им фотографии голотипа нового вида, и Р. Эне (Prof. Raymond Enay, Лион, Франция) за полезную дискуссию. Также мы признательны за критические замечания двум зарубежным коллегам, пожелавшим остаться неназванными; некоторые их рекомендации, несомненно, позволили улучшить рукопись.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безносов Н.В., Митта В.В. Верхнеюрские аммонитиды и черные сланцы Центральной Азии. М.: ВНИГНИ, 1995. 124 с.

Месежников М.С., Азбель А.Я., Калачева Е.Д., Ротките Л.М. Средний и верхний оксфорд Русской платформы. Л.: Наука, 1989. 183 с.

Митта В.В. Аммониты и биостратиграфия нижнего келловея Русской платформы // Бюлл. колл. фонда ВНИГНИ. 2000. № 3. 144 с.

Митта В.В. О новых публикациях по аммонитам и стратиграфии юры // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2004. Т. 79. Вып. 1. С. 90–98.

Никитин С. Общая геологическая карта России. Лист 71 // Тр. Геол. ком-та. 1885. Т. 2. № 1. 218 с.

Рогов М.А. Аммониты рода Gregoryceras в оксфордских отложениях Центральной России и их значение для палеобиогеографических реконструкций // Эволюция тектонических процессов в истории Земли. Матер. молодежн. школы-конф. XXXVII тектонич. совещ. М.: Геос, 2004. С. 322–326.

Соколов М.И. Геологические исследования по р. Унже в 1925 г. // Изв. Ассоц. НИИ при 1 МГУ. 1929. Т. 2. Вып. 1. С. 5–31.

Тесакова Е.М., Гужов А.В. Среднеоксфордские–нижнекимериджские слои с остракодами разреза Михаленино (Костромская обл.) и их сравнение с синхронными стратонами Западной Европы // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Саратов: Изд. центр “Наука”, 2009. С. 240–242.

Унифицированная стратиграфическая схема юрских отложений Восточно-Европейской платформы. Объяснительная записка / Ред. Митта В.В., Алексеев А.С., Шик С.М. и др. М.: ПИН – ВНИГНИ, 2012. 14 л. + 64 с.

Устинова М.А. Распределение видов фораминифер в оксфордско-кимериджских отложениях разреза Михаленино (Костромская обл.) // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Саратов: Изд. центр "Наука", 2009. С. 246–248.

Bert D. Révision, étude systématique et évolution du genre Gregoryceras Spath, 1924 (Ammonoidea, Oxfordien) // Ann. Mus. Hist. Natur. Nice. 2004. V. 19. 183 p.

Bert, D., Enay R. Les Gregoryceras (Ammonitina, Oxfordien moyen) de la Cluse de Chabrières (sud-est de la'France): étude paléobiologique et nouvelles interprétations // Rev. Paléobiol. 2004. V. 23. № 2. P. 441–461.

Bert D., Enay R., Atrops F. Les Gregoryceras (Ammonitina) de l'Oxfordien moyen terminal et supérieur téthysien: révision systématique, biostratigraphie et evolution // Géobios. 2009. V. 42. P. 451–493.

Cariou E., Enay R., Atrops F. et al. Oxfordien // Bull. Centre Rech. Elf Explor. Prod. 1997. Mém. 17. P. 79–86.

Collignon M. Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar. Fasc. IV. Argovien-Rauracien // Serv. Géol. Madagascar. Tananarive, 1959. 95 pl.

D'Arpa C., Meléndez G. Oxfordian biostratigraphy and ammonite associations from West Sicily: biostratigraphic succession of the genus Gregoryceras and correlation with Tethyan Perisphinctid scale // Riv. Ital. Paleontol. Stratigr. 2004. V. 110. № 1. P. 255–267.

Doguzhaeva L.A. A rare coleoid mollusc from the Upper Jurassic of Central Russia // Acta Palaeontol. Pol. 2000. V. 45. № 4. P. 389–406.

Głowniak E., Kiselev D.N., Rogov M.A. et al. The Middle Oxfordian to lowermost Kimmeridgian ammonite succession at Mikhalenino (Kostroma District) of Russian Platform, and its stratigraphical and palaeogeographical importance // Volum. Jurass. 2010. V. 8. P. 8–45.

Grossouvre A. de. Etude sur le groupe des Peltoceras toucasi et Peltoceras transversarium // Petitclerc P. Note sur les fossiles nouveaux rares ou peu connus de l'Est de la France. Vesoul, 1917. P. 53–55.

Guzhov A.V. Jurassic gastropods of European Russia (orders Cerithiformes, Bucciniformes and Epitoniiformes) // Paleontol. J. 2004. V. 38. Suppl. 5. P. 457–562.

Gygi R. Revision der Ammonitengattung Gregoryceras (Aspidoceratidae) aus dem Oxfordian (Oberer Jura) der Nordschweiz und von Süddeutschland. Taxonomie, Phylogenie, Stratigraphie // Ecl. Geol. Helv. 1977. V. 70. № 2. P. 435–542.

Gygi R., Hillebrandt A. von. Ammonites (mainly Gregoryceras) of the Oxfordian (Late Jurassic) in northern Chile and time-correlation with Europe // Schweiz. Paläontol. Abh. 1991. V. 113. P. 137–185.

Hantzpergue P., Baudin F., Mitta V. et al. Le Jurassique supérieur du bassin de la Volga: biostratigraphie des faunes d'ammonites et corrélations avec les zonations standards européennes // C. R. Acad. Sci. 1998a. T. 326. P. 633–640.

Hantzpergue P., Baudin F., Mitta V. et al. The Upper Jurassic of the Volga basin: ammonite biostratigraphy and occurrence of organic-carbon rich facies. Correlations between boreal-subboreal and submediterranean provinces // Epicratonic basins of Peri-Tethyan Platforms (Peri-Tethys Mem. 4) / Eds. Crasquin-Soleau S., Barrier E. P., 1998b. P. 9–33 (Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. № 179).

Jeannet A. Stratigraphie und Palaeontologie des oolithischen Eisenerzlagers von Herznach und seiner Umgebung (1. Teil) // Beitr. Geol. Schweiz. Geotechn. Ser. 1951. Bd 13. № 5. 240 s.

Murchison R.I., Verneuil E. de, Keyserling A. v. The geology of Russia in Europe and the Ural mountains. Vol. I. Geology. P.: Masson, 1845. 700 p.

Oppel A., Waagen W. Über die Zone des Ammonites transversarius // Geogn.-Paläontol. Beitr. 1866. Bd. 1. № 2. S. 207–318.

Quenstedt F.A. Petrefactenkunde Deutschlands. 1. Abt. 1: Cephalopoden. Tübingen: Fues, 1846–1849. 580 s.

Schweigert G., Ebel, K. Der stratigraphisch jungste Nachweis der Ammonitengattung Gregoryceras (Oberjura, Bimammatum-Zone) // N. Jb. Geol. Paläontol. Monatsh. 1999. Bd. 2. S. 95–100.

Spath L.F. Revision of the Jurassic cephalopod fauna of Kachh (Cutch) // Palaeontol. Ind. N. S. 1931. V. 9 (2). Pt 4. P. 279–550.

Villaseñor A.B., Olóriz F., López-Palomino I. Inner whorls of Gregoryceras (Ammonitina, Peltoceratinae) as first occurrence of the genus in Mexico // Riv. Ital. Paleontol. Stratigr. 2004. Bd. 110. № 1. P. 249–254.

The First Record of *Gregoryceras* (Ammonoidea, Aspidoceratidae) in the Middle Oxfordian of the Northern Part of Central Russia (Unzha River)

V. V. Mitta, A. V. Stupachenko

The northernmost representative of the genus *Gregoryceras*, *G. boreale* sp. nov., based on a holotype from the Mikhalenino Section on the Unzha River (Kostroma Region), is described. The new species comes from the lower part of the Tenuiserratum Zone (Zenaidae Subzone), comparable to the tops of the Plicatilis Zone (Arkelli Subzone) of the Middle Oxfordian of Submediterranean scale.

Keywords: ammonites, Upper Jurassic, Middle Oxfordian, *Gregoryceras*, Aspidoceratidae, Central Russia

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2020, № 1, с. 20–32

УДК 564.534.7/551.762.22

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СКОРОСТИ МОРФОГЕНЕЗА И ПРОЯВЛЕНИЕ МОДУЛЯРНОСТИ РАЗВИТИЯ У ЮРСКИХ АММОНИТОВ РОДА ARCTICOCERAS SPATH

© 2020 г. Д. Н. Киселев*

Педагогический университет им. К.Д. Ушинского, Ярославль, Россия

**e-mail: dnkiselev@mail.ru*

Поступила в редакцию 10.01.2019 г.
После доработки 06.02.2019 г.
Принята к публикации 07.02.2019 г.

Высокая изменчивость у аммонитов во многом обусловлена разнообразием сочетаний внутривидовых гетерохроний (брадиморфии, тахиморфии, брадигеронтии и тахигеронтии) и модулярностью развития. На примере рода Arcticoceras показано, что гетерохронии разного знака могут сочетаться по любому числу признаков, при этом внутривидовые гетерохронии отличаются от филогенетических меньшей широтой и большим числом сочетаний. Изучение таких сочетаний позволило выделить внутривидовые морфы и провести ревизию пригодных видов Arcticoceras. На протяжении раннего и среднего бата эволюция семейства Cardioceratidae происходила на основе различных педоморфозов, после чего, при появлении кадоцератин, пошла по пути акселерации.

Ключевые слова: гетерохронии, мозаичность развития, таксономия, аммониты, Cardioceratidae, батский хрон

DOI: 10.31857/S0031031X20010067

В последнее время наблюдается очередное возобновление интереса к анализу гетерохроний у современных и ископаемых организмов. Во многом это связано с разработкой концепции модулярности – относительно независимого (мозаичного или диссоциированного) развития в онтогенезе органов, признаков и их сочетаний, которые рассматриваются как модули, определяющих структурную сложность организма (Исаева, 2014). При модулярном развитии гетерохронии по разным признакам формируются с разной скоростью, что существенно усложняет периодизацию морфогенеза (онтогенеза) и диагностику таксонов, как минимум, видового ранга. По этой причине изучение изменчивости скорости развития по комплексу признаков имеет не только теоретическое, но и практическое значение. В основном оно дает возможность осуществить ревизию таксономического разнообразия, определить более объективные границы таксонов и сократить число пригодных видов, если они представляют разного рода морфы или вариации валидных видов.

Неодинаковость темпов изменений различных признаков одного и того же организма в онтогенезе или филогенезе – фундаментальный принцип концепции гетерохроний, который постулировался в большинстве работ теоретического плана на эту тему (Cope, 1868; Северцов, 1921, 1939; Шмальгаузен, 1938; 1939; De Beer, 1940; Gould, 1977; McNamara, 1986 и др.). На основании этого принципа предложено различать общую (или глобальную) гетерохронию, осуществляющуюся в масштабе всего организма, и диссоциированную (локальную, мозаичную) гетерохронию, которая проявляется лишь у отдельных признаков (McKinney, 1984; McKinney, McNamara, 1991). Этот же принцип применяется при анализе других разновидностей гетерохроний. В частности, возможность диссоциированного развития признаков предполагается в большей степени для неотении, постдисплайсмента, акселерации, предисплайсмента и, в меньшей степени, для прогенеза и гиперморфоза (McNamara, 1986). В крайнем выражении такая мозаичность может привести к ситуации, когда в онтогенезе одного и того же организма по одним признакам происходит задержка развития, а по другим – ускорение (Леонова, 2012; McNamara, 2012).

Аммониты как объект для изучения гетерохроний, рассматриваемых в категориях пераморфоза или педоморфоза или их понятийных аналогов, используются уже более ста лет (Pavlow, 1901; Schindewolf, 1925; Spath, 1932; Иванов, 1945а, б, 1976; Landmann, 1988; Korn, 1992, 1995; Landmann, Geyssant, 1993; Леонова, 2012, 2016; Leonova, 2015 и др.). Основным предметом изучения в

таких работах являются гетерохронии, приводящие к филогенетическим изменениям и появлению новых таксонов. Гораздо реже публикуются результаты изучения внутривидовой изменчивости задержек или ускорения развития отдельных признаков или целого комплекса, наблюдаемые в онтогенезе отдельных особей. Такая изменчивость изучалась как у палеозойских аммонитов (Schmidt, 1924; Korn, Vöhringer, 2004), так и у мезозойских (Михальский, 1890; Иванов, 1945а, б, 1976; Dommergues et al., 1986; Landmann, 1988; Митта, 1990; Courville, Crônier, 2003; Киселев, Рогов, 2018).

Явление модулярности лучше проявляется во внутривидовой изменчивости онтогенетических процессов, нежели в филогенезе, где уже виден конечный результат таких изменений. Диссоциированность развития признаков раковины аммонитов можно наблюдать в том случае, когда изучается морфогенез одновременно по нескольким признакам, при условии четкой фиксации измерений параметров признаков к диаметру раковины. Уже А.Н. Ивановым (1945а, 1976) на примере рода Kepplerites было показано, что основные признаки, использующиеся для периодизации морфогенеза [диаметр раковины, при котором: а) исчезают боковые бугорки, б) устьевое отношение равно единице и в) боковые бугорки покрываются последующим оборотом] развиваются разными темпами, вследствие чего у разных особей граница морфогенетических стадий может выделяться по одному признаку или сочетанию двух или трех признаков. Тем не менее, разграничение стадий морфогенеза у Kepplerites (субкосмоцеросовой и кепплеритовой) Ивановым проводится по сочетанию всех признаков, которые среднестатистически изменяются почти синхронно.

Если различная скорость развития отдельных признаков становится филогенетическим трендом, то эволюция таксонов происходит путем задержки или ускорения развития одного или нескольких модулей. Для процессов филогенетического замедления развития такой вид гетерохронии был назван Ивановым (1969) частичной брадигенией. Впоследствии подобные разновидности, отмеченные и у других гетерохроний, были названы локальными (McKinney, McNamara, 1991).

Одним из следствий модулярности развития раковины у аммонитов может быть появление высокого разнообразия морфологических типов в пределах одного вида. Это создает определенные трудности для систематики, поскольку формы с различным сочетанием развития признаков на разных стадиях морфогенеза могут выделяться в самостоятельные виды. Эту проблему предлагается рассмотреть на примере юрских аммонитов рода Arcticoceras Spath, 1924, важнейшего стратиграфического репера для бореального нижнего и среднего бата.

О ВИДОВОМ РАЗНООБРАЗИИ В РОДЕ ARCTICOCERAS

Род Arcticoceras Spath, 1924 [тип рода A. ishmae (Keyserling, 1846)] является важнейшим стратиграфическим репером для бореального нижнего и среднего бата, поэтому вопросы его систематики и оценки видового разнообразия имеют практическое значение. В настоящее время он включает 10 пригодных видов и подвидов, а также 4 непригодных вида и 2 подрода, описанные только в рукописи. В стратиграфической практике эти виды принято использовать как стратиграфические индексы для различных зон или инфразональных подразделений. Между тем, есть веские основания считать, что большинство выделенных видов относятся к морфам внутривидовой изменчивости и, соответственно, являются невалидными. Это требует специальной ревизии систематики рода на основе анализа всех видоспецифических признаков. Вопросы ревизии данной группы аммонитов обстоятельно разобраны в предыдущей статье автора (Киселев, 2020), где показано, что большинство пригодных видов и подвидов – A. ishmae (Keyserling), A. ishmae tenuicostatum Repin, A. kochi Spath, A. pseudolamberti Spath, A. stepankovi Tuchkov, A. excentricum Voronez, A. harlandi Rawson и A. pseudishmae (Spath) являются младшими синонимами A. ishmae. Внутривидовая изменчивость A. ishmae настолько высока, что особи с контрастным морфотипом могут ошибочно рассматриваться как самостоятельные виды. Нами такие разновидности обозначены как морфы, отличающиеся различным сочетанием признаков, в первую очередь формой оборотов и частотой ребер. Предположительно, основной механизм этой изменчивости связан с гетерохрониями, что и будет рассмотрено в настоящей статье.

МЕТОДИКА

Изменчивость скорости развития у Arcticoceras, как и у других аммонитов, выражается неодновременным появлением у разных особей характерных признаков, по которым может осуществляться периодизация морфогенеза (онтогенеза). К таким признакам в первую очередь относится конечный диаметр раковины, сглаживание ребристости на конечной жилой камере, изменение показателя ветвления ребер в морфогенезе и плотность первичных ребер. Эти признаки иногда рассматриваются как диагностические для некоторых видов Arcticoceras (Меледина, 1973, 1987; Poulton, 1987; Callomon, 1993). Терминальная раковина (конечная жилая камера) у арктикоцерасов легко различается по наличию ряда специфи-

ческих особенностей, к которым относятся следующие: конечное устье с выростом на вентральной стороне; глубокий предустьевой пережим, заметный, в основном, на ядрах; небольшой разворот умбилика и постепенное или резкое сглаживание скульптуры вплоть до полного ее исчезновения.

Для изучения изменчивости в качестве универсального хронометра развития используется диаметр раковины (по: Иванов, 1945б, 1976), относительно которого фиксируется появление или исчезновение того или иного признака. Замедленное развитие признаков приводит к тому, что морфотип, характерный в норме для более ранних оборотов, наблюдается у некоторых особей при большем диаметре раковины (брадиморфия; Schmidt, 1926). В отдельных случаях задержка развития может привести к увеличению терминальных размеров или брадигеронтии (Teisseyre, 1889, emend. Митта, 1990). Ускоренное развитие приводит к появлению характерных признаков при меньшем диаметре [тахиморфия (Schmidt, 1926)] или уменьшению диаметра терминальной раковины [тахигеронтия (Teisseyre, 1889, emend. Митта, 1990)]. Соответственно, в выборке можно различать, с одной стороны, брадигеронтные, нормогеронтные и тахигеронтные экземпляры и, с другой – брадиморфные, нормоморфные и тахиморфные. Норма развития определяется по среднестатистическим показателям.

Остальные признаки раковины (параметры пропорций поперечного сечения, относительный диаметр умбилика и частота ребер) также могут использоваться для периодизации морфогенеза. Тем не менее, анализ гетерохроний по ним затруднен, поскольку имеющийся материал не пригоден для изучения этих признаков на всех оборотах у каждого экземпляра в качественной выборке. В основном, измерения этих признаков удается сделать на одном-двух соседних оборотах.

Для оценки эффекта замедления или ускорения развития используется понятие *широты гетерохронии*. Для внутривидовых гетерохроний она вычисляется как временная или размерная продолжительность морфогенеза (онтогенеза) особи, соответствующая величине гетерохронного сдвига относительно той стадии или момента в морфогенезе, которые характеризуются средними величинами признака для всей выборки. Первоначальное значение широты гетерохронии вычисляется в размерных величинах (диаметр раковины), после чего оно переводится в число оборотов раковины. Для филогенетических гетерохроний широта вычисляется как интервал между теми моментами в морфогенезе предка и потомка, где зафиксированы среднестатистические значения признака.

Материалом для изучения Arcticoceras на терминальной стадии развития послужили 23 конечные жилые камеры, из которых 12 экземпляров происходят из разрезов бассейна р. Печоры. Выборка для измерений признаков на внутренних оборотах составляет 102 экз., из которых около половины происходят из Тимано-Печорской территории, а остальные из различных регионов Арктики (Северная и Восточная Сибирь, Новая Земля, Шпицберген, Восточная Гренландия, Арктическая Канада). Измерения сделаны как на самих экземплярах, так и по фотографиям оригиналов из публикаций.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СКОРОСТИ МОРФОГЕНЕЗА У ARCTICOCERAS

Конечный диаметр раковины (КД), измеряемый вблизи конечного устья, характеризует момент естественного завершения онтогенеза (сенильную стадию). У арктикоцерасов он варьирует в широких пределах, от 110 до 161 мм. Среднее значение, фиксирующее норму, составляет 128 мм. Все экземпляры, имеющие меньший конечный диаметр, следует рассматривать, как быстро стареющие, или тахигеронтные (табл. III, фиг. 4; см. вклейку). Соответственно, экземпляры с большим конечным диаметром являются брадигеронтными (табл. IV, фиг. 1, 5; см. вклейку). Область нормогеронтности (преимущественно нормальных значений вблизи среднего) определяется статистически и для данной выборки соответствует интервалу значений от 123.7 мм до 149.5 мм. В этой области находится 13 экз., из которых 9 происходят из разрезов бассейна р. Печоры (табл. III, фиг. 2, 3), 2 экз. из Северной Сибири, 2 экз. из Восточной Гренландии и один из Юкона (рис. 1). К тахигеронтной области значений (КД меньше 123.7 мм) относятся экземпляры, в основном, из тех же регионов, за исключением Сибири. В брадигеронтной области (КД больше 149.5 мм) печорские экземпляры отсутствуют, но появляются экземпляры из окрестностей Саратова, а также из Северной Сибири и Восточной Гренландии.

В данной картине не наблюдается никакой существенной закономерности, в особенности, если учесть недостаточность выборки по большинству регионов, кроме Тимано-Печорского. Изменчивость печорских арктикоцеросов можно считать умеренной (коэффициент вариации 8.2%). Оценить изменчивость популяций других регионов на имеющемся материале затруднительно. Однако, если принять масштаб изменчивости печорской популяции как естественную для Arcticoceras, то диапазон изменчивости арктических популяций должен быть существенно шире.

Сглаживание ребристости на конечной жилой камере. У Arcticoceras, как и у большинства арктоцефалитин, на терминальном обороте и конечной жилой камере происходит редукция скульп-

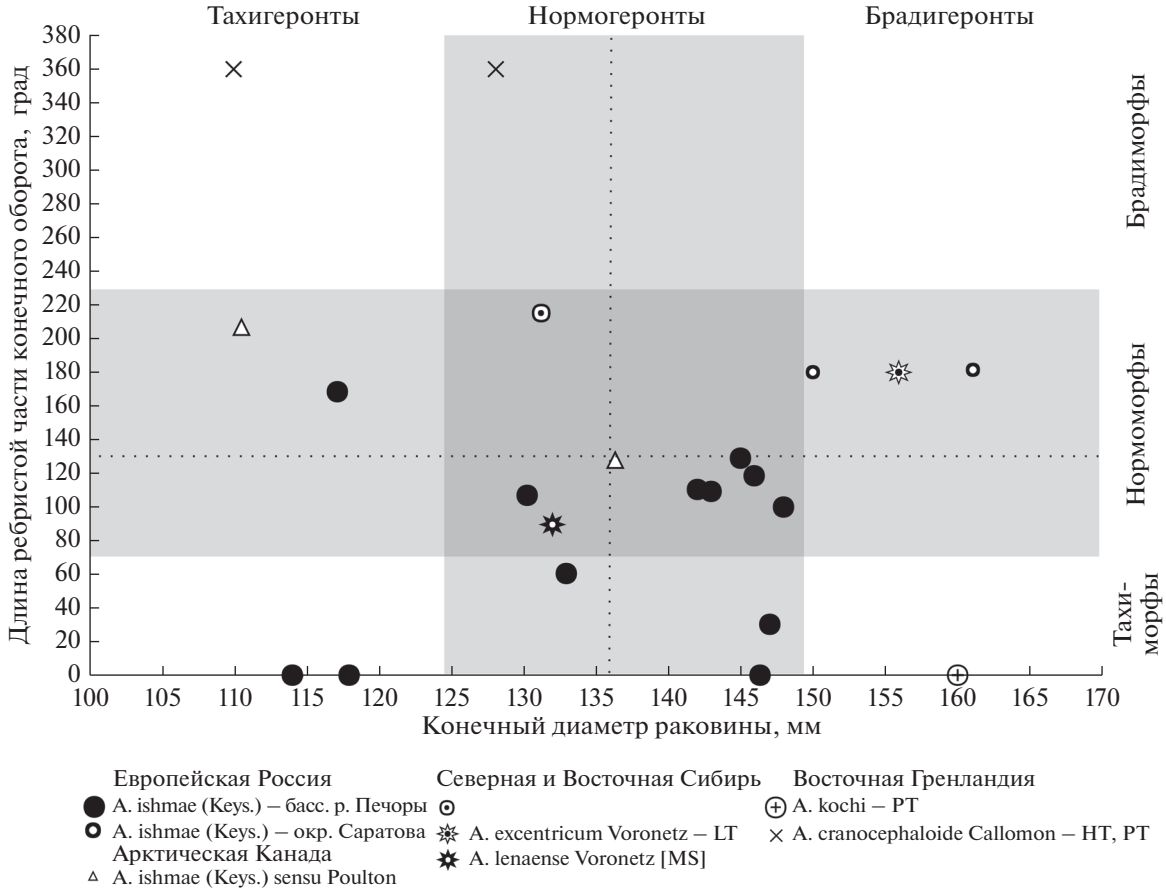


Рис. 1. Распределение экземпляров Arcticoceras нижнего и среднего бата по размеру зоны ребристости на терминальном обороте и конечному диаметру раковины. Сплошной заливкой показаны области нормы для конечного диаметра и сохранности ребер.

туры вплоть до полного ее исчезновения, вследствие чего наступает стадия гладкой раковины. При этом область терминального оборота, покрытая скульптурой (L_r), по размеру может отличаться у разных видов, поэтому угловая длина этой области может иметь диагностическое значение. В частности, С.В. Мелединой (1987) предполагалось, что A. harlandi отличается от A. ishmae, помимо комплекса других отличительных признаков, более поздним сглаживанием ребер. Вероятно, этот признак действительно может быть видоспецифичным при условии стабильности его проявления в морфогенезе, обусловленной низкой изменчивостью.

Для проверки этой гипотезы изучена выборка экземпляров Arcticoceras на стадии терминальной раковины, у которых измерена длина гладкой и скульптурированной части в угловых величинах. Наибольшую часть выборки составляют экземпляры из бассейна р. Печоры, на основе которой можно судить о масштабах и диапазоне изменчивости этого признака.

Среди арктикоцеросов печорской выборки встречаются экземпляры совершенно гладкие ($L_r = 0°$, табл. III, фиг. 4, 5) и частично ребристые ($360° > L_r > 0°$, табл. III, фиг. 1–3, 6), при этом отсутствуют экземпляры, полностью покрытые скульптурой ($L_r = 360°$). Длина ребристой части терминального оборота изменяется от 0° до 169° градусов, среднее значение составляет около 77.7°. Изменчивость этого признака очень высока (коэффициент вариации 64%).

Таким образом, положение точки сглаживания скульптуры у печорских A. ishmae изменяется в настолько широких пределах, что вряд ли этот признак может рассматриваться как таксономический. Наиболее вероятное объяснение столь существенных колебаний признака связано с изменением скорости морфогенеза. Поскольку ребристость свойственна более ранним стадиям развития (средние обороты), а гладкая раковина – терминальной стадии, то колебание точки сглаживания ребер отражает замедление или ускорение развития. Увеличение размера ребристой части конечного оборота свидетельствует о замед-

лении развития, или брадиморфии, и наоборот, увеличении сектора гладкой раковины является признаком ускоренного развития – тахиморфии.

Диапазон изменчивости всех раннебатских Arcticoceras, включая также экземпляры A. ishmae из окрестностей Саратова и различных регионов Арктики, несколько превышает таковой печорской популяции: L_r = 0°–215°, между тем коэффициент вариации для всей выборки немного меньше – 53.5%. Это свидетельствует о том, что изменение скорости морфогенеза у всех раннебатских арктикоцерасов происходит примерно в одних и тех же границах.

В отличие от A. ishmae, арктикоцерасы среднего бата (A. cranocephaloide) отличаются отсутствием стадии гладкой раковины (L_r = 360°). Если включить в выборку Arcticoceras экземпляры как из раннего, так и среднего бата, то картина изменчивости несколько меняется: повышается среднее значение положения точки сглаживания ребер (129°) и стандартное отклонение (58%). Область нормоморфных экземпляров находится в диапазоне L_r = 70°–231.7°. Более низкие значения, вплоть до L_r = 0°, характеризуют область тахиморфных особей, более высокие – область брадиморфных. Раннебатские популяции не переходят в брадиморфную область и преобладают в нормоморфной (63% экземпляров).

Ветвление ребер. У арктикоцерасов ветвление первичных ребер приводит к появлению двураздельных или трехраздельных вторичных ребер, при этом одно из вторичных ребер при неплотном прилегании к точке ветвления может рассматриваться как вставное. На средних оборотах (D = 30–60 мм) преобладают двойные ребра, иногда чередующиеся с простыми, что выражается низким коэффициентом ветвления (от 1 до 2). На взрослых оборотах (при D > 50–60 мм), на последнем обороте перед КЖК, простые ребра обычно заменяются двойными, появляются тройные ребра, что увеличивает коэффициент ветвления иногда до 3. Таким образом, низкий показатель ветвления характеризует более молодые стадии развития, а с возрастом он увеличивается. Соответственно, изменчивость в скорости развития по признаку ветвлению ребер может проявляться или в понижении коэффициента ветвления на взрослых оборотах (брадиморфия), или в повышении коэффициента ветвления на средних и ранних оборотах (тахиморфия).

Для анализа развития стиля ветвления ребер в морфогенезе в данной работе используется специальный показатель – кумулятивный коэффициент ветвления $R^f_{(i)}$. Он вычисляется для каждого ребра как среднее арифметическое коэффициентов ветвления R^f всех предшествующих ребер: $R^f_{(i)} = 1/n(R^f_{(1)} + ... + R^f_{(n)})$. Каждый экземпляр представлен морфогенетической кривой, длина которой соответствует числу наблюдаемых ребер. Экземпляры разного морфогенетического возраста могут быть сопоставлены друг с другом по диаметру раковины методом пропорций с возможной ошибкой около 4–5 ребер. Выборка любой популяции представляет совокупность особей с различным уровнем тахиморфии или брадиморфии (рис. 2).

Изменение скорости развития рассматриваемого признака хорошо проявляется на двух последних оборотах перед стадией гладкой раковины. На взрослой стадии (последний оборот перед стадией гладкой раковины) брадиморфные экземпляры характеризуются показателем ветвления меньше 2.1, нормоморфные экземпляры находятся в интервале 2.1–2.6 и тахиморфные – выше 2.6. На средних стадиях развития эти границы определяются меньшими значениями показателя ветвления: брадиморфные особи находятся в области значений меньше 1.2–1.6, нормоморфные – 1.8–2.1, и тахиморфные – более высокими значениями. Распределение морфогенетических кривых показывает следующее:

А. Большинство экземпляров характеризуются индивидуальным трендом развития ветвления, который, в целом, определяется или высокими значениями по всей морфогенетической кривой

Рис. 2. Изменение кумулятивного коэффициента ветвления $R^f_{(i)}$ в морфогенезе экземпляров Arcticoceras ishmae (Keys.) из различных регионов Бореальной области. По горизонтальной оси отложен N_r – порядковый номер ребер, при этом минимальное значение (N_r = 0) соответствует последнему ребру перед стадией гладкой раковины. HT – голотип, LT – лектотип, PT – паратип. Вертикальными пунктирными линиями показано усредненное положение границ оборотов (КО – конечный оборот). Звездочкой обозначено начало конечной жилой камеры. 1 – Митта, Сельцер, 2002, табл. 3; 2 – экз. ЯрГПУ, № Dr/2-2; 3 – экз. ЯрГПУ, № Dr/2-1; 4 – Mitta et al., 2015, фиг. 6-2; 5 – Mitta et al., 2015, фиг. 6-3; 6 – экз. ЯрГПУ, № Dr/2-4; 7 – Mitta et al., 2015, фиг. 5-1; 8 – Репин и др., 2006, табл. 8, фиг. 5 (=A. ishmae tenuicostatum Repin – HT); 9 – Репин и др., 2006, табл. 13, фиг. 1а–г (=A. ishmae ishmae (Keyserling) – HT); 10 – Mitta et al., 2015, фиг. 5-2; 11 – экз. ЯрГПУ, № Dr/2-5; 12 – экз. ЯрГПУ, № АДЗ-7; 13 – экз. ЯрГПУ, № АДЗ-2; 14 – экз. ЯрГПУ № АДЗ-10; 15 – экз. ЯрГПУ № АДЗ-13; 16 – экз. ЯрГПУ, №АДЗ-11; 17 – экз. ЯрГПУ, № АДЗ-12; 18 – Poulton, 1987, табл. 20, фиг. 1; 19 – Poulton, 1987, табл. 20, фиг. 5–8; 20 – Poulton, 1987, табл. 19, фиг. 5; 21 – Poulton, 1987, табл. 19, фиг. 2; 22 – Poulton, 1987, табл. 20, фиг. 3, 4; 23 – Poulton, 1987, табл. 21, фиг. 5; 24 – Rawson, 1982, табл. 2, фиг. 2; 25 – Rawson, 1982, табл. 2, фиг. 4 (=A. harlandi Rawson – HT); 26 – Rawson, 1982, табл. 2, фиг. 7; 27 – Rawson, 1982, табл. 2, фиг. 5.

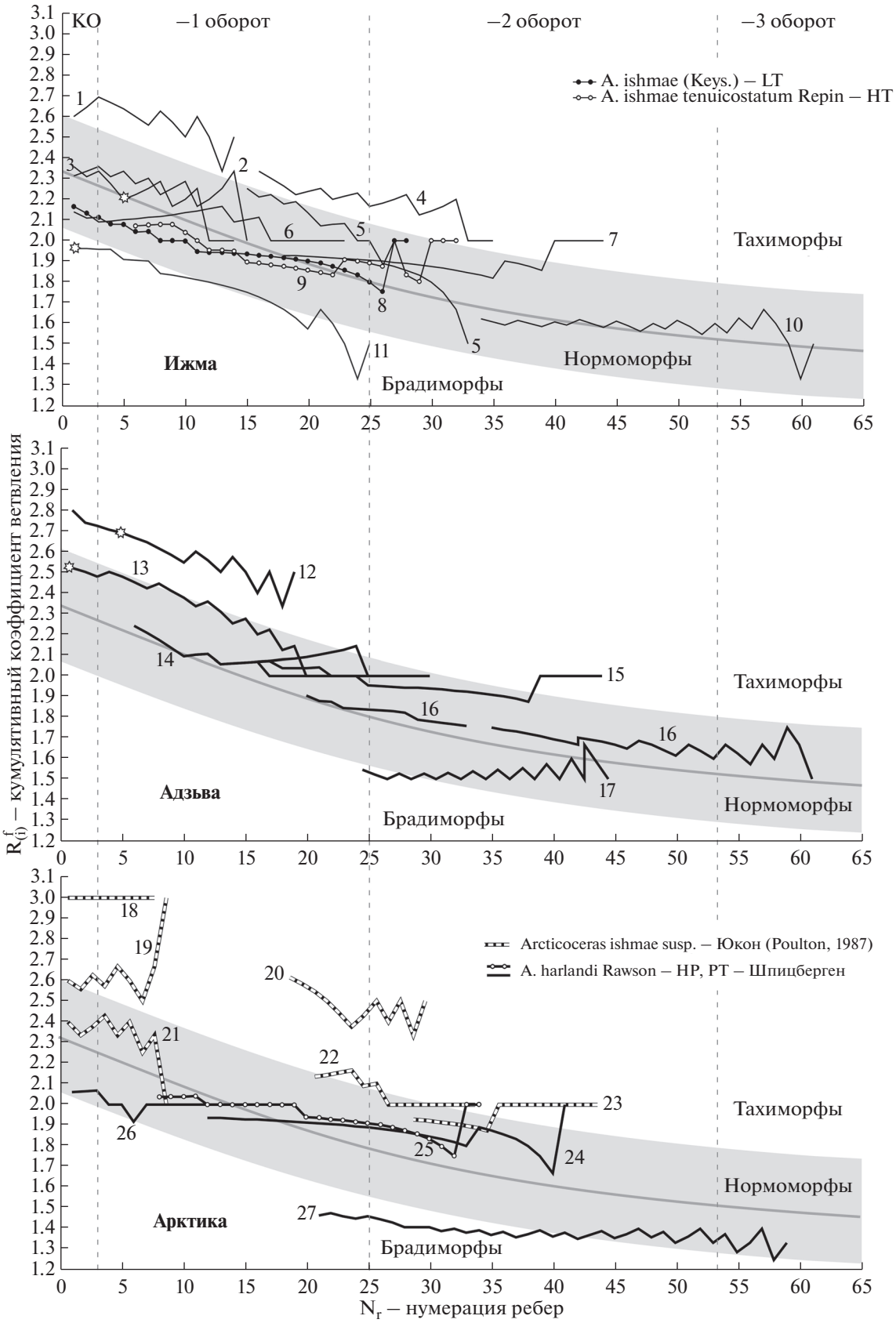

КО
–1 оборот
–2 оборот
–3 оборот
A. ishmae (Keys.) – LT
A. ishmae tenuicostatum Repin – HT
Тахиморфы
Нормоморфы
Брадиморфы
Ижма
Адзьва
Арктика
Arcticoceras ishmae susp. – Юкон (Poulton, 1987)
A. harlandi Rawson – HP, PT – Шпицберген
$R^f_{(i)}$ – кумулятивный коэффициент ветвления
N_r – нумерация ребер

Таблица 1. Сочетания различных модусов изменения скорости развития у Arcticoceras по двум признакам – размеру зоны ребристости на конечном обороте (РЗР) и конечному диаметру раковины (ряд сверху). В выборке представлены только экземпляры с полной конечной жилой камерой. Цифрами обозначено число экземпляров в каждом сочетании

	Тахигеронтность	Нормогеронтность	Брадигеронтность	Всего
Тахиморфность по РЗР	2	3	0	*5*
Нормоморфность по РЗР	2	9	3	*14*
Брадиморфность по РЗР	1	1	1	*3*
Всего	*5*	*13*	*4*	22

Таблица 2. Сочетания различных модусов изменения скорости развития у Arcticoceras по трем признакам – размеру зоны ребристости на конечном обороте (РЗР), конечному диаметру раковины (КД) и коэффициенту ветвления (КВ). В формуле сочетания первой буквой указан модус по РЗР, второй буквой – по КВ, и третьей – по КД

	Тахигеронтность (КД)			Нормогеронтность (КД)			Брадигеронтность (КД)		
	Тахиморфия по КВ	Нормоморфия по КВ	Брадиморфия по КВ	Тахиморфия по КВ	Нормоморфия по КВ	Брадиморфия по КВ	Тахиморфия по КВ	Нормоморфия по КВ	Брадиморфия по КВ
Тахиморфия по РЗР	ТТТ	ТНТ	ТБТ	ТТН	ТНН	ТБН	ТТБ	ТНБ	ТББ
Нормоморфия по РЗР	НТТ	ННТ	НБТ	НТН	ННН	НБН	НТБ	ННБ	НББ
Брадиморфия по РЗР	БТТ	БНТ	ББТ	БТН	БНН	ББН	БТБ	БНБ	БББ

(для особей с тахиморфным развитием) или низкими значениями (для брадиморфных особей). Это свидетельствует о том, что ускорение или замедление развития по данному признаку присуще для большей части изученного сектора морфогенеза, а не для каких-то отдельных его стадий. Каждая особь характеризуется собственными начальными условиями морфогенеза, определяющими дальнейшее развитие, поэтому относительное положение индивидуальных кривых, практически, не является видоспецифическим признаком.

Б. Выборка из бассейна р. Печоры очень изменчива; тем не менее, большинство изученных экземпляров (78%) относится к нормоморфам. К этой же группе принадлежит и лектотип A. ishmae (рис. 2). Остальные группы – брадиморфная и тахиморфная, занимают подчиненное положение (5 и 17%). Различные популяции этого региона несколько отличаются широтой изменчивости: выборка с разрезов Адзьвы включает только экземпляры из тахиморфной и нормоморфной группы, в отличие от выборки с р. Ижмы. То же самое относится к выборке арктикоцерасов из окрестностей Саратова. Вероятно, эти различия не отражают реальные провинциальные различия и носят случайный характер, обусловленный небольшим размером выборки.

В. Большинство экземпляров типовой серии A. harlandi находятся в нижней области нормоморфной группы и почти повторяют морфогенез лектотипа A. ishmae. Лишь наименьший экземпляр (Rawson, 1982, табл. 2, фиг. 5) частично относится к брадиморфной группе. Арктикоцерасы с Юкона характеризуются, в основном, значениями тахиморфной группы. В этой группе они занимают высокое положение, мало свойственное A. ishmae. Возможно, эти отличия уже можно трактовать как таксономические.

Сочетания внутривидовых гетерохроний. Сопоставление картины изменчивости по трем признакам (конечный диаметр, размер зоны ребристости на КО и параметр ветвления ребер) показывает, что изменение скорости развития протекает неодинаково по разным признакам. По двум признакам можно выделить несколько типов таких сочетаний у различных экземпляров (табл. 1). Наибольшее число экземпляров находятся в области нормы (N = 9), однако суммарно выборка из маргинальных областей численно преобладает (N = 13). Это означает, что в популяции много уклоняющихся форм, которые можно, в зависимости от субъективных предпочтений, принимать за самостоятельные виды.

Сочетание различных скоростей развития по трем признакам имеет более сложную картину. Можно выделить 27 видов таких сочетаний, от состояния полной тахиморфии до полной брадиморфии (табл. 2).

Определить частотное соотношение этих сочетаний затруднительно, поскольку в полной мере тип сочетания можно диагностировать не у каждой раковины, а только на пригодном для разворачивания экземпляре с конечной жилой камерой или, в отдельных случаях, без КЖК, но с предпоследним оборотом, сохранившим финальные перегородки. К сожалению, имеющийся материал не позволяет это осуществить у большинства экземпляров, поэтому рассмотрим только некоторые примеры сочетаний.

ННБ-морфа: экз. АДЗ-2 из разреза на р. Адзьва [табл. IV, фиг. 4, рис. 2(13)], изучен на двух последних оборотах, включая конечный. Обороты умеренно высокие, ближе к изометрическим, скульптура рельефная.

БТН-морфа: экз. АДЗ-7 из разреза на р. Адзьва [табл. III, фиг. 3; табл. IV, фиг. 1; рис. 2(12)]. Характеризуется изящным морфотипом – высокими оборотами, покрытыми слабо рельефной скульптурой. По $R^f_{(i)}$ этот экземпляр находится на границе нормоморфной и тахиморфной области, а по КД – тахигеронтной и нормогеронтной.

БНБ-морфа: экз. Dr/2-1 из разреза на р. Дрещанка [табл. III, фиг. 6; рис. 2(3)], найденый в нижней части слоя арктикоцерасовых песчаников. Обороты высокие, скульптура умеренно рельефная.

БББ-морфа: экземпляры полностью брадиморфные, иногда рассматриваются как типические для A. ishmae. Предположительно, к этому типу сочетаний может быть отнесен экземпляр из бассейна р. Печоры, изображенный в работе Л. Спэта (Spath, 1932, табл. 15, фиг. 7). Из нашей выборки к этому типу относится экземпляр из разреза на р. Дрещанка Dr/2-5 [табл. IV, фиг. 3, рис. 2(11)], представленный полным фрагмоконом с последней перегородкой. Лектотип A. ishmae весьма близок к этому типу, хотя и относится к нормоморфам по $R^f_{(i)}$ [рис. 2(8)].

БТБ-морфа: экземпляры часто характеризуются весьма грубой скульптурой на взрослых оборотах. Они известны из бассейна р. Ижмы и чаще всего определяются как A. harlandi (Меледина, 1987, табл. 29, фиг. 1; Митта, Сельцер, 2002, табл. 3, фиг. 1) или A. aff. cranocephaloides (Меледина, 1987, табл. 28, фиг. 1).

БНН-морфа: экз. с почти полной КЖК, найденный в окрестностях Саратова (Митта, Сельцер, 2002, табл. 3, фиг. 1).

Как видно, скорость развития по всем трем признакам весьма редко изменяется в одном направлении – в сторону брадиморфии или тахиморфии. Чаще всего развитие морфотипа происходит одновременно по двум признакам.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты показывают, что изменчивость скорости морфогенеза включает не только вариабельность развития отдельных признаков (внутривидовая гетерохрония, по Reilly et al., 1997), но и изменчивость сочетаний внутривидовых гетерохроний. Последнее отражает явление модулярности развития. У Arcticoceras оно выявлено по немногим признакам, но, вероятно, все признаки раковины в той или иной степени могли развиваться мозаично (диссоциативно). В особенности это касается признаков, изменение которых в морфогенезе происходит по выраженному тренду. У Arcticoceras среди остальных признаков раковины таким трендом характеризуется развитие плотности первичных ребер. Она заметно уменьшается по степенной зависимости от средних к поздним оборотам (Киселев, 2020), поэтому брадиморфные экземпляры на взрослых оборотах должны характеризоваться частой ребристостью, а тахиморфные – редкой. В настоящее время эту тенденцию удалось выявить только статистически (в основном, по выборке бассейна р. Печоры), поэтому об изменчивости развития арктикоцерасов по данному признаку можно делать только предварительные выводы. Однако уже сейчас мы можем полагать, что этот признак ведет себя мозаично по отношению к другим. Это хорошо видно на двух экземплярах из бассейна р. Печоры (табл. III, фиг. 3, 6). Они являются брадиморфными по степени сглаживания ребер, но при этом по плотности ребер один из них брадиморфен (табл. III, фиг. 6), а другой тахиморфен (табл. III, фиг. 3). Без учета таких сочетаний изменчивости эти экземпляры можно было бы отнести к разным видам, что часто происходит в биостратиграфической практике.

Близкие результаты были получены и на других группах аммонитов. В частности, мозаичность развития признаков раковины отмечается у двух видов рода Titanites, у которых также наблюдаются различные сочетания бради- и тахигеронтности с бради- и тахиморфностью по нескольким признакам (Киселев, Рогов, 2018).

Большие перспективы в изучении гетерохроний у аммонитов дает анализ сложности лопастной линии, который прекрасно себя зарекомендовал в исследовании палеозойских аммонитов. Было показано, что отдельные элементы лопастной линии развиваются мозаично, т.е. с разной скоростью (Леонова, 2012 и др.). Эта особенность рассматривается на основе анализа только филогенетических гетерохроний, но, вероятно, она присуща и внутривидовым гетерохрониям. К сожалению, у Arcticoceras изучению изменчивости формы перегородки на массовом материале препятствует малопригодная сохранность экземпляров.

Таблица 3. Средняя широта индивидуальных гетерохроний (bm, tm, bt, tt) у Arcticoceras ishmae (Keys.) и филогенетических гетерохроний (Rl, R) у Arcticoceras. Все значения широты даны в количестве оборотов. Отношение широты филогенетических гетерохроний к индивидуальным показана в нижней части таблицы. Штриховкой показаны области невозможных сочетаний

Разновидности гетерохроний	Плотность первичных ребер (ППР)	Конечный диаметр раковины (КД)	Размер зоны ребристости (РЗР)	Коэффициент ветвления (кВ)
Брадиморфоз (bm)	0.31		0.1	0.48
Тахиморфоз (tm)	0.43		0.17	0.43
Брадигеронтия (bt)		0.08		
Тахигеронтия (tt)		0.12		
Частичная ретардация (Rl)				0.8
Ретардация (R)	0.41	0.19	0.76	1.16
R/(bm, tm, bt, tt)	**1.14**	**1.9**	**5.63**	**2.55**

По изученным признакам наиболее надежно можно отличать лишь преимущественно раннебатских арктикоцеросов от преимущественно среднебатских. Так, A. cranocephaloide (средний бат) отличается от стратиграфически предшествующего A. ishmae (ранний бат) кардинально, в первую очередь отсутствием стадии гладкой раковины на конечном обороте. Конечная жилая камера этого вида покрыта выраженными ребрами, чаще всего с низким коэффициентом ветвления. Вероятно, происхождение A. cranocephaloide обусловлено ретардацией (разновидностью педоморфоза). На это указывает присутствие на терминальной стадии развития признаков, характерных для ранних и средних оборотов раннебатских анцестральных арктикоцерасов – сохранение ребер с низким коэффициентом ветвления по всей длине конечной жилой камеры и большим относительным диаметром умбилика. Широта ретардации для всех изученных признаков превышает широту внутривидовых гетерохроний, но для разных признаков данное превышение неодинаково (табл. 3). В наибольшей степени это характерно для размера зоны сглаживания ребер, величина задержки которой (0.76 оборота) превышает индивидуальные колебания скорости морфогенеза у A. ishmae в 5.63 раза. Однако по значению широты задержки среди остальных признаков на первом месте находится коэффициент ветвления – 1.16 оборотов (рис. 3).

Происхождение среднебатских Arcticoceras обусловлено ретардацией, в основном, по двум признакам скульптуры (РЗР и КВ). Это свидетельствует о незначительной мозаичности этой гетерохронии. Возможно, ретардация, связанная с появлением A. cranocephaloide, сочетается с прогенетическим гипоморфозом (Шмальгаузен, 1939, sensu Reilly et al., 1997) или предисплайсментом. На это указывает среднестатистическое уменьшение конечного диаметра раковины этого вида, отвечающее широте 0.19 оборота. Оно превышает колебания индивидуальных задержек и ускорений по этому признаку у предкового вида A. ishmae почти в два раза.

Непосредственными потомками арктикоцерасов являются кадоцератины, время появления которых относится к позднему бату. Дальнейшая эволюция этой группы идет за счет изменения морфотипа конечной жилой камеры и очередного появления стадии гладкой раковины. Первые представители кадоцератин [Cadoceras (Catacadoceras) variabile Spath] характеризуются, как и среднебатские арктикоцерасы, сохранением на КЖК ребер. Тем не менее, скульптура на конечном обороте уже несет признаки редукции. Мы видим незначительное филонтогенетическое ускорение развития, которое не приводит к появлению новой морфологической стадии в конце онтогенеза. Такой тип гетерохронии соответствует частичной акселерации. Дальнейший путь эволюции, уже в раннекелловейском хроне, когда взрослые обороты у кадоцератин существенно или полностью сглаживаются, происходит за счет надставок, т.е. путем полной акселерации (рис. 4).

Для выборки Arcticoceras раннего бата два признака – размер зоны сглаживания ребер на конечном обороте и конечный диаметр раковины, таксономического значения не имеют как для выделения видов, так и для более дробной, подвидовой, дифференциации. По этим признакам отличия между пригодными видами случайны и отражают лишь рандомность выборки. Аналогичные результаты были получены ранее по данным изучения изменчивости других признаков раковины – пропорций поперечного сечения, диаметра умбилика и плотности ребер (Киселев, 2020). Поэтому большинство из этих видов (A. stepankovi, A. kochi, A. pseudishmae, A. excentricum, A. harlandi) следует считать невалидными. Все вышеперечисленные виды рассматриваются здесь как

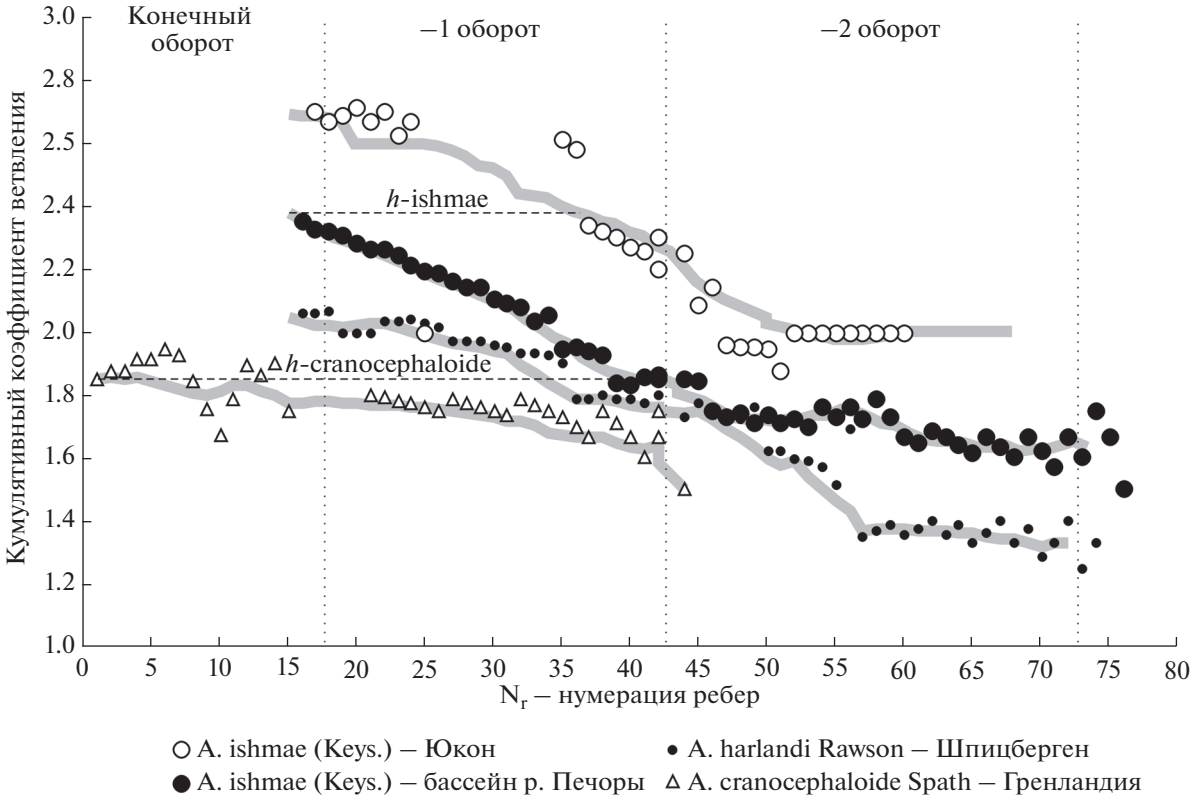


Рис. 3. Изменение усредненного кумулятивного коэффициента ветвления $R^f_{(i)}$ в морфогенезе Arcticoceras ishmae бассейна р. Печоры, Юкона, Шпицбергена и A. cranocephaloide Восточной Гренландии. Морфогенетические кривые построены по средним значениям $R^f_{(i)}$ каждого ребра всех экземпляров (на рис. 2) выборки соответствующего региона. Серой линией показана линия тренда (линия фильтрации). Вертикальными пунктирными линиями показано усредненное положение границ оборотов, горизонтальными – широта педоморфоза для A. ishmae и A. cranocephaloide.

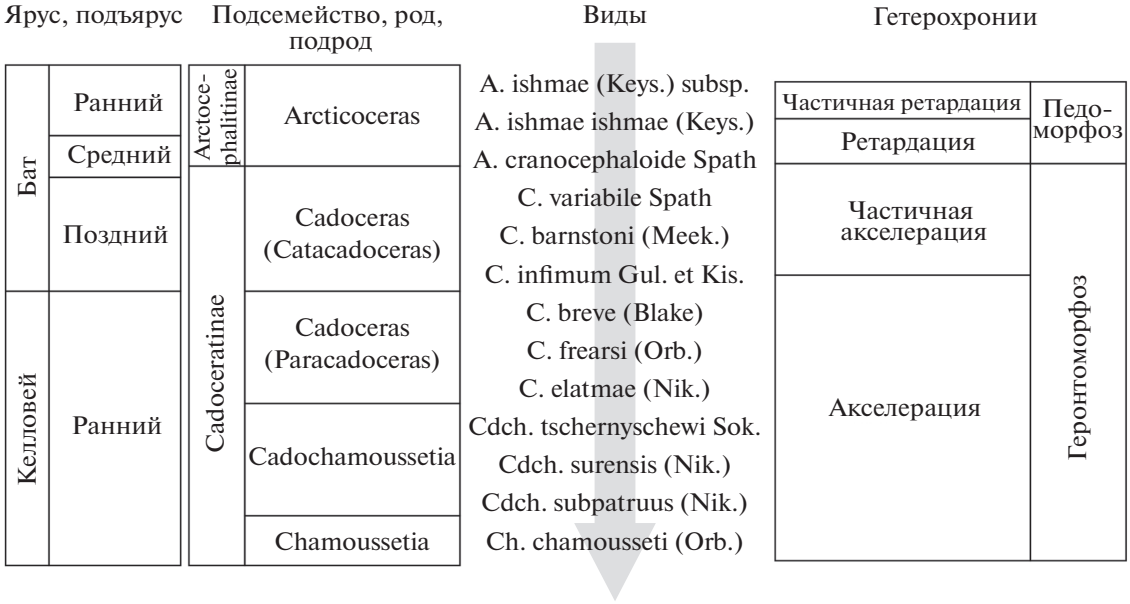


Рис. 4. Роль гетерохроний в филогенезе ранних Cardioceratidae. Объяснения см. в тексте.

синонимы вида A. ishmae. Его вариации представляют морфы внутривидовой изменчивости, специфика которых в той или иной мере связана с внутривидовыми гетерохрониями. К брадиморфным разновидностям относятся экземпляры с редкоребристой взрослой раковиной, близкие к A. stepankovi и A. excentricum (A. ischmae morpha stepankovi). К тахиморфным вариациям по плотности ребер относятся часторебристые формы, которые иногда рассматриваются как самостоятельный подвид A. ishmae tenuicostatum Repin (голотип: Репин и др., 2006, табл. 8, фиг. 5). Эта же форма по коэффициенту ветвления относится к нормоморфной группе.

По особенностям ветвления ребер (рис. 3) среди раннебатских популяций лучше обособляются арктикоцерасы Юкона (Poulton, 1987), в выборке которых преобладают тахиморфные разновидности. Среднестатистически они характеризуются более высоким коэффициентом ветвления на всех изученных стадиях морфогенеза (2.5 последних оборота) по сравнению с A. ishmae Тимано-Печорской области. Заметные отличия юконских арктикоцерасов от печорских наблюдаются и по другим признакам (Киселев, 2020), поэтому, вероятно, они таксономически должны различаться на уровне подвидов. Показано (ibid.), что юконский подвид древнее, чем A. ishmae ishmae, поэтому последний следует рассматривать как филогенетический преемственный. Его происхождение связано с задержкой по коэффициенту ветвления, широта которой составляет 0.8 оборота. Поскольку при этом не происходит выпадение терминальной стадии морфогенеза (гладкой раковины), то такую гетерохронию следует относить к частичной ретардации или брадигении.

Не исключено, что на больших выборках из разных регионов могут быть получены средние величины с устойчивыми статистическими отличиями, но на сегодняшний момент для получения таких данных материала явно недостаточно.

ВЫВОДЫ

Модулярность в индивидуальном морфогенезе раковины аммонитов проявляется в сочетании внутривидовых гетерохроний разного знака, т.е. замедлений и ускорений развития целого комплекса признаков. Критерием таких задержек или ускорений в морфогенезе особи является отклонение развития признаков относительно средних величин, характерных для популяции в целом, а не приуроченность признака к той или иной стадии морфогенеза, как это характерно для филогенетической гетерохронии. Также внутривидовые гетерохронии отличаются от филогенетических существенно меньшей мозаичностью и широтой по отдельным признакам. У Arcticoceras внутривидовые гетерохронии отмечены на средней и поздних стадиях развития, которым присущи видоспецифические признаки. Изменчивость сочетаний внутривидовых гетерохроний является причиной высокого морфологического разнообразия в пределах вида A. ishmae, что позволяет свести в синонимику большую часть раннебатских видов арктикоцерасов. Филогенетическое развитие Arcticoceras на протяжении раннего и среднего бата происходит по пути ступенчатого педоморфоза, сначала частичной, а затем общей ретардации, что в конечном итоге проявляется в выпадении (аббревиации) стадии гладкой раковины на терминальном обороте у последних представителей данного рода.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 18-05-01070).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иванов А.Н. К вопросу о так называемой “профетической фазе” в эволюции Kosmoceratidae // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1945а. Т. 20. С. 11–32.

Иванов А.Н. Изменчивость скорости онтогенеза у аммонитов и общее значение этого явления // Палеонтол. обозрение. 1945б. № 5. С. 3–7.

Иванов А.Н. Значение неотении и других видов задержек развития в эволюции мезозойских аммонитов // Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов. Тез. докл. М.: ПИН, 1969. С. 31–33.

Иванов А.Н. О колебаниях скорости онтогенеза у аммонитов в связи с систематикой и филогенетикой // Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Тр. XIII и XIV сессий ВПО. Л.: Наука, 1976. С. 25–36.

Исаева В.В. Модулярность развития: гетерохронии и гетеротопии в эволюционных преобразованиях // Морфогенез: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия / Ред. Рожнов С.В. М.: ПИН РАН, 2014. С. 33–48.

Киселев Д.Н. Род Arcticoceras Spath, 1924 (Ammonoidea) и инфразональная биостратиграфия нижнего бата бореальной области // Стратигр. Геол. корреляция. 2020. Т. 28. № 2. В печати.

Киселев Д.Н., Рогов М.А. Аммониты и стратиграфия терминальной части средневолжского подъяруса верхней юры (зона Epivirgatites nikitini и ее аналоги) Панбореальной надобласти. Статья 2. Titanites и Glaucolithites // Стратигр. Геол. корреляция. 2018. Т. 26. № 1. С. 34–82.

Леонова Т.Б. Онтофилогенетические исследования палеозойских аммоноидей // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. № 2. С. 237–248.

Леонова Т.Б. Основные направления эволюции пермских аммоноидей // Палеонтол. журн. 2016. № 2. С. 26–36.

Меледина С.В. Аммониты и зональная стратиграфия байоса–бата Сибири. Новосибирск: Наука; Сиб. отд., 1973. 152 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 153).

Меледина С.В. Аммониты и зональная стратиграфия келловея суббореальных районов СССР. Новосибирск: Наука; Сиб. отд., 1987. 182 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 691).

Митта В.В. О внутривидовой изменчивости юрских аммонитов // Палеонтол. журн. 1990. № 1. С. 49–54.

Митта В.В., Сельцер В.Б. Первые находки Arctocephalitinae (Ammonoidea) в юре юго-востока Русской платформы и корреляция бореального батского яруса со стандартной шкалой // Тр. НИИ геол. СГУ. Нов. сер. 2002. Т. 10. С. 12–39.

Михальский А.О. Аммониты нижнего волжского яруса // Тр. Геол. ком. 1890. Т. 8. № 2. Вып. 1. 330 с.

Репин Ю.С., Захаров В.А., Меледина С.В., Нальняева Т.И. Атлас моллюсков Печорской юры // Бюлл. ВНИГРИ. 2006. № 3. 262 с.

Северцов А.Н. Этюды по теории эволюции. Берлин, 1921. 312 с.

Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.

Соколов Д.Н. К аммонитовой фауне печорской юры // Тр. Геол. ком. Нов. сер. 1912. Вып. 76. 65 с.

Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 144 с.

Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Изд-во АН СССР, 1939. 232 с.

De Beer G.R. Embryos and ancestors. Oxford: Clarendon Press, 1940. 197 p.

Callomon J.H. The ammonite succession in the Middle Jurassic of East Greenland // Bull. Geol. Soc. Denmark. 1993. V. 40. P. 83–113.

Cope E. D. On the origin of genera // Proc. Acad. Natur. Sci. Philad. 1868. V. 20. P. 242–300.

Courville P., Crônier C. Les hétérochronies du développement: un outil pour l'étude de la variabilité et des relations phylétiques? Exemple de Nigericeras, Ammonitina du Crétacé supérieur africain // C. R. Palevol. 2003. V. 2. P. 535–546.

Dommergues J.L., David B., Marchand D. Les relations ontogenèse-phylogenèse: Applications paléontologiques // Geobios. 1986. V. 19. № 3. P. 335–356.

Gould S.J. Ontogeny and phylogeny. Cambridge: Belknap Press, 1977. 487 p.

Korn D. Heterochrony in the evolution of Late Devonian ammonoids // Acta Palaeontol. Pol. 1992. V. 37. № 1. P. 21–36.

Korn D. Paedomorphosis of ammonoids as a result of sealevel fluctuations in the Late Devonian Wocklumeria Stufe // Lethaia. 1995. V. 28. P. 155–165.

Korn D., Vöhringer E. Allometric growth and intraspecific variability in the Basal Carboniferous ammonoid Gattendorfia crassa Schmidt, 1924 // Paläontol. Z. 2004. V. 78. P. 425–432.

Landman N.H. Heterochrony in ammonites // Heterochrony in evolution / Ed. McKinney N.L. N.Y.: Plenum Press, 1988. P. 159–182.

Landman N.H., Geyssant J.R. Heterochrony and ecology in Jurassic and Cretaceous ammonites // Geobios. 1993. V. 26. Suppl. 1. P. 247–255.

Leonova T.B. Role of heterochronies in the morphogenesis of Paleozoic ammonoids // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 14. P. 1616–1623.

McKinney M.L. Allometry and heterochrony in an Eocene echinoid lineage: morphological change as a by-product of size selection // Paleobiology. 1984. V. 10. P. 407–419.

McKinney M.L., McNamara K.J. Heterochrony: the evolution of ontogeny. N.Y.: Plenum Press, 1991. 437 p.

McNamara K.J. A guide to the nomenclature of heterochrony // J. Paleontol. 1986. V. 60. № 1. P. 4–13.

McNamara K.J. Heterochrony: the evolution of development // Evo. Edu. Outreach. 2012. V. 5. P. 203–218.

Mitta V., Glinskikh L, Kostyleva V., Dzyuba O., Shurygin B., Nikitenko B. Biostratigraphy and sedimentary settings of the Bajocian-Bathonian beds of the Izhma River basin (European North of Russia) // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen. 2015. 277/3. P. 307–335.

Pavlow A. La Cretacé inférieur de la Russie et sa faune // Nouv. Mém. Soc. Imp. Moscou. 1901. T. 16. V. 3. P. 1–87.

Poulton T.P. Zonation and correlation of Middle Boreal Bathonian to Lower Callovian (Jurassic) ammonites, Salmon Cache Canyon, Porcupine river, Northern Yukon // Bull. Geol. Surv. Can. 1987. № 358. P. 1–155.

Rawson P.F. New Arctocephalitinae (Ammonoidea) from the Middle Jurassic of Kong Karls Land, Svalbard // Geol. Mag. 1982. V. 119. P. 95–100.

Reilly M.S., Wiley E.O., Meinhardt D.J. An integrative approach to heterochrony: the distinction between interspecific and intraspecific phenomena // Biol. J. Linn. Soc. 1997. V. 60. P. 119–143.

Schindewolf O. Entwurf einer Systematik der Perisphincten // N. Jb. Miner. Paläontol. Abt. B. 1925. Beil.-Bd 54. S. 309–343.

Schmidt H. Neotenie und beschleunigte Entwicklung bei Ammoneen // Paläontol. Z. 1924. Bd 7. № 1. S. 197–205.

Spath L.F. The invertebrate faunas of the Bathonian-Callovian deposits of Jameson Land (East Greenland) // Medd. Grønl. 1932. Bd 87. № 7. 158 p.

Teisseyre L. Über die systematische Bedeutung der sogenannten Parabeln der Perisphincten // N. Jb. Miner., Geol., Paläontol. 1889. Bd 6. Beil.-Bd 3. S. 570–643.

Объяснение к таблице III

Фиг. 1–6. Arcticoceras ishmae (Keys.): 1 – брадигеронтный нормоморф; экз. ЦНИГР Музей, № 6/1370 [экземпляр, изображенный с противоположной стороны Д.Н. Соколовым (1912, табл. 1, фиг. 1) под названием Macrocephalites ishmae Milach.]; 2 – нормогеронтный нормоморф; экз. ЯрГПУ, № АДЗ-8; 3 – нормогеронтный брадиморф (БТН-морфа); экз. ЯрГПУ, № АДЗ-7; 4 – тахигеронтный тахиморф; экз. ЯрГПУ, № АДЗ-3; 5 – брадигеронтный тахиморф; экз. ЯрГПУ, № АДЗ-1; 6 – брадигеронтный брадиморф (БНБ-морфа); экз. ЯрГПУ № Dr/2-1.

Все экземпляры представлены конечными жилыми камерами с терминальным устьем; фиг. 1–5 – р. Адзьва, разрез Никифорова Щелья; фиг. 6 – р. Дрещанка, разрез № 5. Все изображенные экземпляры происходят из нижнего бата, зоны Arcticoceras ishmae.

Обозначения: КЖК – конечная жилая камера, ЯрГПУ – Геологический музей им. А.Н. Иванова (Ярославский государственный педагогический ун-т); ЦНИГР Музей - Центральный научно-исследовательский геологоразведочный музей им. Ф.Н. Чернышева (С.-Петербург). Звездочкой обозначено начало жилой камеры.

Размер масштабной линейки 10 мм.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1–4. Arcticoceras ishmae (Keys.): 1 – нормогеронтный брадиморф (БТН-морфа); экз. ЯрГПУ, № АДЗ-7 (с другой стороны изображен на табл. III, фиг. 3); р. Адзьва, разрез Никифорова Щелья; 2 – брадигеронтный брадиморф (БТБ-морфа); экз. ЦНИГР Музей, № 5/274, колл. А.Н. Замятина; р. Ижма, порог Разливной; 3 – брадигеронтный брадиморф (БББ-морфа); экз. ЯрГПУ, № Dr/2-5; р. Дрещанка, разрез №5; 4 – брадигеронтный нормоморф (ННБ-морфа); экз. ЯрГПУ, № АДЗ-2; р. Адзьва, разрез Никифорова Щелья.

Фиг. 1, 4 представлены конечными жилыми камерами с терминальным устьем. Все изображенные экземпляры происходят из нижнего бата, зоны Arcticoceras ishmae.

Обозначения см. табл. III. Размер масштабной линейки 10 мм.

Morphogenesis Rate Variability and Modularity of Development in Jurassic Ammonites of the Genus *Arcticoceras* Spath, 1924

D. N. Kiselev

The high variability of ammonites is largely due to the diversity of combinations of individual heterochronies (bradimorphy, tachymorphy, bradygerontie and tachygerontie) and the modularity of development. Using the example of the genus *Arcticoceras*, it was shown that heterochronies of a different sign can be combined according to any number of characters, and individual heterochronies differ from phylogenetic ones by their smaller spread, and large number of combinations. The study of such combinations allowed us to identify intraspecific morphs and conduct an reassessment of *Arcticoceras* species. During the Early and Middle Bathonian, the evolution of the family Cardioceratidae took place on the basis of various paedomorphosis, after which, with the appearance of the Cadoceratinae, followed the acceleration path.

Keywords: heterochronies, mosaic development, taxonomy, ammonites, Cardioceratidae, Bathonian

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2020, № 1, с. 33–43

УДК 565.33:551.733(571.5)

ОСТРАКОДЫ ОРДОВИКА БАССЕЙНА Р. ЧУНИ (ПРАВЫЙ ПРИТОК ПОДКАМЕННОЙ ТУНГУСКИ, СИБИРСКАЯ ПЛАТФОРМА)

© 2020 г. Т. В. Гонта[a, b, *]

[a] *Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск, Россия*

[b] *Новосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия*

**e-mail: gontatv@ipgg.sbras.ru*

Поступила в редакцию 26.09.2018 г.
После доработки 12.10.2018 г.
Принята к публикации 06.12.2018 г.

Изучены комплексы остракод баксанского и долборского горизонтов бассейна р. Чуня (правый приток р. Подкаменная Тунгуска), существенно дополняющие палеонтологическую характеристику верхнеордовикских отложений Сибирской платформы. Уточнен возраст отложений и проведена корреляция изученных разрезов с опорной скважиной “Гаиндинская-3”. Описано два новых рода и 9 новых видов. Для известных ранее видов остракод приведены фотоизображения.

Ключевые слова: Ostracoda, ордовик, стратиграфия, Сибирская платформа

DOI: 10.31857/S0031031X20010055

Верхнеордовикские отложения хорошо изучены в бассейне р. Чуни и ее левого притока – р. Нижней Чунку. Из полутора десятков известных и описанных разрезов этого стратиграфического диапазона только в трех разрезах определяется граница мангазейской и долборской свит (Москаленко и др., 1978). И только в одном разрезе на правом берегу р. Чуни в 0.5 км ниже устья руч. Амуткан мангазейская свита представлена в полном объеме (рис. 1; 3, *а*). Данный разрез в силу своей уникальности привлекал многих исследователей. Первое послойное описание с фаунистической характеристикой этого разреза приведено в работе (Драгунов, Леднева, 1960). Описание, колонка и комплекс фауны даны также в работе Б.С. Соколова, Ю.И. Тесакова (1963) и Е.П. Маркова (1970). Согласно этим публикациям, в разрезе в непрерывной последовательности обнажаются отложения от песчаников байкитской свиты (вихоревский–муктэйский горизонты) до известняков долборского горизонта (рис. 1). В последующих работах по распространению в разрезе зонального вида Mimella panna Andreeva, 1955 Х.С. Розман (1977, 1979) обосновала накопление отложений в нижней части разреза в чертовское время (рис. 1). При этом она исходила из того, что чертовской горизонт в полном объеме совпадает с брахиоподовой зоной Mimella panna (Никифорова, Андреева, 1961). Среди остракод из этого обнажения (определения Л.М. Мельниковой и В.А. Ивановой) были отмечены Leperditella parvipunctata V. Ivanova, 1959, Primitia perpusilla V. Ivanova, 1960, Pribylina levis V. Ivanova, 1959, Euprimitia helenae V. Ivanova, 1955, Costoprimites textilis V. Ivanova, 1960, Parajonesites notabilis V. Ivanova, 1955, P. aculeatus Melnikova, 1975, Bodenia anonima V. Ivanova, 1959, B. aechniniformis V. Ivanova, 1959, Jonesites obliquus V. Ivanova, 1959, J. confusus V. Ivanova, 1959, Collibolbina rogeri V. Ivanova et Melnikova, 1977, Conchoprimitia aff. inusiata Öpik, 1937, Glandites bulbosus V. Ivanova, 1960 и G. laticornis (Мельникова, 1975; Иванова, Мельникова, 1977; Розман, 1979) (рис. 1).

Во время проведения полевых работ в 2014–2015 гг. был получен богатый палеонтологический материал, который существенно дополнил таксономический состав комплексов остракод (Гонта, Тимохин, 2018), среди которых были установлены: Nikolina pteroventralis sp. nov., N. entonipteros sp. nov., Costoprimites multicostatus sp. nov., C. textilis (табл. V, фиг. 28; см. вклейку), C. indiligens V. Ivanova 1960 (табл. V, фиг. 29), Euprimitia helenae (табл. V, фиг. 25–27), Parajonesites notabilis (табл. VI, фиг. 5; см. вклейку), P. aculeatus (табл. VI, фиг. 6, 7), Jangadallina altera Melnikova, 1979, Aparchitella procera V. Ivanova, 1960, Easchmidtella gibbosa Gonta et Kanygin, 2018 (табл. VI, фиг. 12), Planusella bicornis V. Ivanova, 1959 (табл. VI, фиг. 19, 20), Laccochilina torosa Kanygin, 1967 (табл. V, фиг. 5), Parenthatia plana Kolosnitsyna, 1974 (табл. VI, фиг. 14, 15), Grammolomatella mesosibirica V. Ivanova et Melnikova, 1977 (табл. V, фиг. 23, 24), Glandites bulbosus (табл. VI, фиг. 10), Reigiopsis conicus Gonta et Kanygin, 2018 (табл. V, фиг. 13), R. tumulus Gonta et Kanygin, 2018 (табл. V, фиг. 14), Krausella sp. (табл. VI, фиг. 23, 24) и Baltonotella sp. (табл. VI, фиг. 13) (рис. 1).

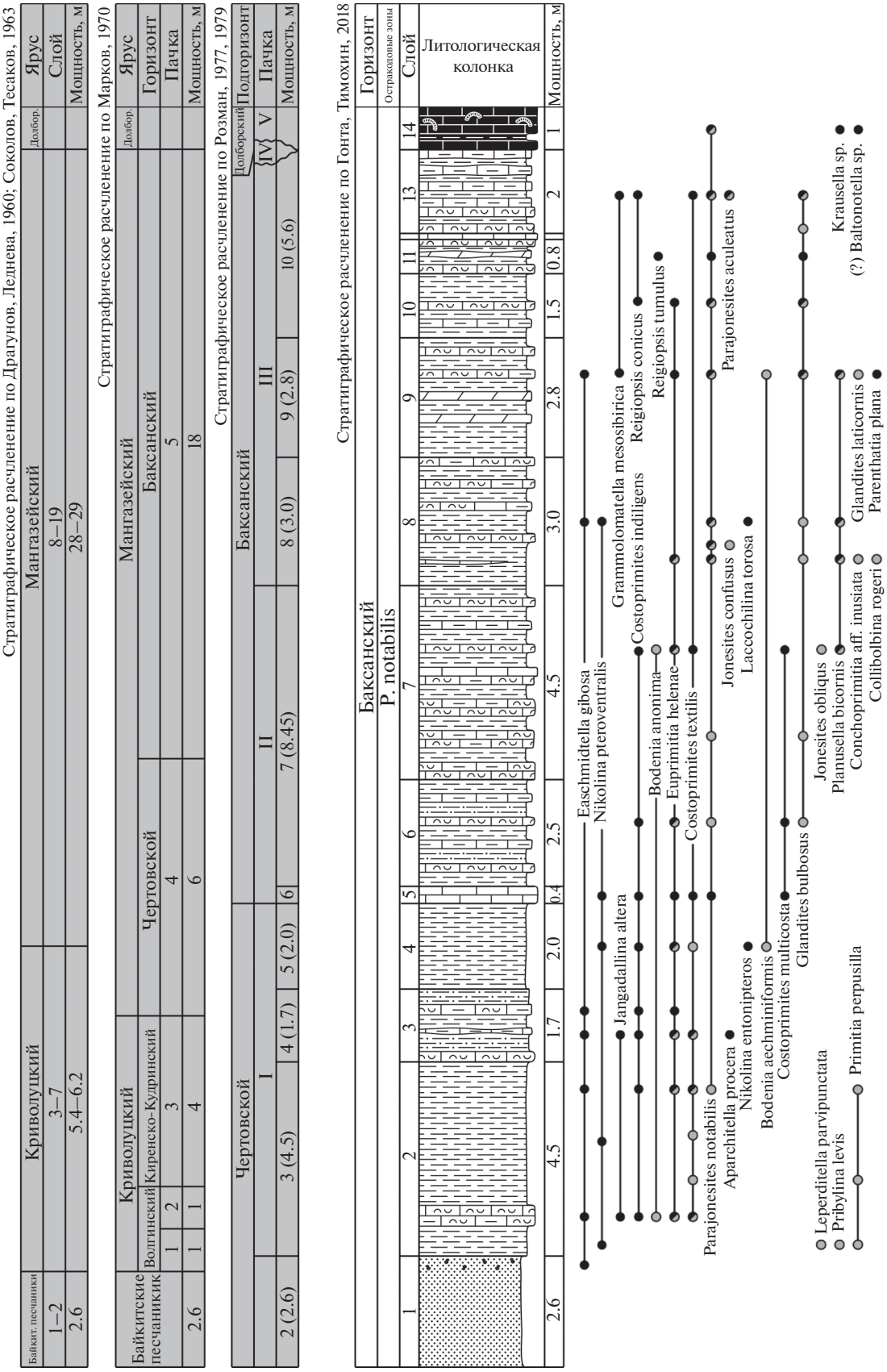


Рис. 1. Стратиграфическое расчленение ордовикских отложений разными авторами (серые колонки слева) и стратиграфическое распределение остракод в обнажении I (0.5 км ниже устья руч. Амуткан). Условные обозначения см. рис. 3.

Выше по течению, в 1.5 км выше устья р. Верхней Чунку (рис. 2; 3, *а*) установлен стратотип долборского горизонта (Никифорова, Андреева, 1961). Ранее из этого обнажения были установлены Jonesites mirus V. Ivanova, 1959, J. confusus, Parajonesites notabilis, P. alatus Melnikova, 1975, Planusella bicornis, Spinellina convexa Melnikova, 1976 и Hallatina orlovi V. Ivanova, 1964 (табл. VI, фиг. 9) (Мельникова, 1975; Иванова, Мельникова, 1977; Розман, 1979). Во время проведения экспедиционных работ непосредственно ниже обнажения впервые была установлена пачка частого тонкого переслаивания зеленовато-серых аргиллитов и комковато-слоистых известняков (Тимохин, Гонта, 2016), содержащих богатый комплекс остракод: Dolborella plana V. Ivanova, 1959 (табл. VI, фиг. 1), D. bifurcata Melnikova, 1975 (табл. VI, фиг. 4), D. coalita Melnikova, 1975 (табл. VI, фиг. 3), D. composita V. Ivanova, 1959 (табл. VI, фиг. 2), Euprimitia helenae, Parajonesites notabilis, P. alatus, Costoprimites indiligens, C. magnipora sp. nov., Reigiopsis conicus, R. tumulus, Milleratia tungusica Gonta et Kanygin, 2018 (табл. V, фиг. 1, 2), Planusella bicornis, Aparchitella procera, Dorsogibella alium sp. nov., Bolbinella limbata Gonta et Kanygin, 2018 (табл. VI, фиг. 21, 22), Lenatella grata Melnikova, 1976 (табл. V, фиг. 8), Krausella sp., Costoprimites processus sp. nov., Lyumellina risus gen. et sp. nov., Jonesites chunensis sp. nov., Postsinusella guttaformis gen. et sp. nov., Reticulochilina dedalea V. Ivanova, 1979 (табл. V, фиг. 3, 4), Easchmidtella gibbosa, Grammolomatella valdari V. Ivanova et Melnikova, 1977 и Dorsogibella costaventralis Gonta et Kanygin, 2018 (табл. V, фиг. 7) (рис. 2). В долборском горизонте отмечается появление Steusloffia rudiformis sp. nov., Collibolbina habeotubercula Gonta et Kanygin, 2018 (табл. V, фиг. 11, 12), Gaindella aff signata Gonta et Kanygin, 2018 (табл. V, фиг. 18) и Baltonotella sp. (рис. 2).

Таким образом, анализ комплексов остракод позволил установить, что часть разреза I (слои 2–4), которая ранее сопоставлялась с волгинским и киренско–кудринским (Драгунов, Леднева, 1960; Соколов, Тесаков, 1963; Марков, 1970) и чертовским (Розман, 1977, 1979) горизонтами по распространению в ней комплекса зоны Parajonesites notabilis, сопоставляется с баксанским горизонтом. Находки в этой части разреза зонального вида брахиопод Mimella panna, широко представленного в чертовском горизонте, не противоречит этому, так как в настоящее время установлено, что верхняя граница этой зоны проводится выше границы чертовского и баксанского горизонтов (Каныгин и др., 2017). Это было подтверждено также находками вида-индекса в нижней части баксанского горизонта в стратотипе на р. Столбовой (Маслова, Ядренкина, 2017).

Развитие комплекса остракодовой зоны Dolborella plana в стратотипическом обнажении (обн. II), начиная с основания разреза, и его отсутствие в отложениях разреза I, включая "коралловые известняки" (сл. 14), которые предыдущие исследователи (Драгунов, Леднева, 1960; Соколов, Тесаков, 1963; Марков, 1970; Розман, 1977, 1979) принимали за основание долборского горизонта (рис. 1), позволяет предположить, что рассматриваемые обнажения представляют два разновозрастных стратиграфических интервала. Взаимоотношение этих разрезов между собой не установлено. По всей видимости, между ними существует часть отложений, не наблюдаемая в естественных выходах. Это также хорошо согласуется при сопоставлении этих обнажений с разрезом опорной скважины Гаиндинская-3 (рис. 3, *б*), вскрывающей практически весь разрез ордовикских отложений этой территории (Ядренкина и др., 1991; Гонта, Каныгин, 2018).

ОПИСАНИЕ ОСТРАКОД

При описании остракод были использованы систематика и терминология, принятые в "Практическом руководстве ..." (1990). В работе приняты следующие сокращения: l – длина, h – высота, w – ширина; размеры раковин остракод (мм): до 1 мм – мелкие, 1–2 мм – средние, 2 мм и более – крупные.

Автор приносит искреннюю благодарность А.В. Каныгину за ценные советы и критические замечания.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований № 18-05-00248 и № 16-05-00799.

Коллекция остракод хранится в Ин-те нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН (ИНГГ), № 2089.

ОТРЯД HOLLINOCOPIDA

СЕМЕЙСТВО PIRETELLIDAE ÖPIK, 1937

Род Dorsogibella Gonta et Kanygin, 2018

Dorsogibella alium Gonta, sp. nov.

Табл. V, фиг. 6

Название вида alium *лат.* – другой.

Голотип – ИНГГ, № 2089/36, правая створка; р. Чуня, в 2 км выше устья р. Верх. Чунку, обн. II, сл. 9; верхний ордовик, долборский горизонт.

Описание. Раковина крупная, трапециевидная, резко постплетного очертания, удлиненная, с длинным прямым спинным и спрямленным брюшным краями. На боковой поверхности раковины развита широкая срединная борозда (S_2), нижним концом направленная в сторону переднего края. Перед S_2 развита массивная бугорковидная лопасть (L_1) продолговатой формы. Со стороны борозды к лопасти причленяется срединный бугорок. От верхнего конца лопасти ответвляется небольшой отросток, сливающийся с поверхностью створки, немного не достигая ли-

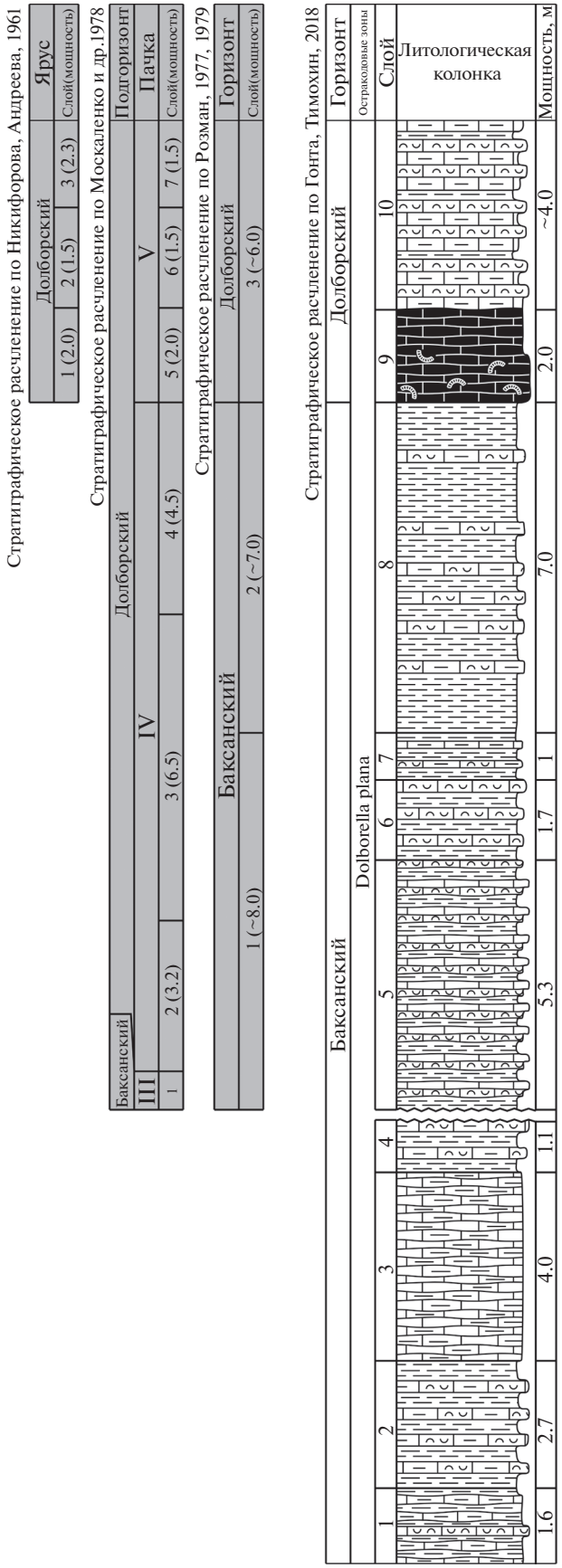


Рис. 2. Стратиграфическое расчленение ордовикских отложений разными авторами (серые колонки слева) и стратиграфическое распределение остракод в стратотипическом обнажении (обн. II) долборского горизонта в 1.5 км выше р. Верхней Чунку. Условные обозначения см. рис. 3.

нии спинного края. Позади брюшного края S_2, под углом развита узкая и короткая лопасть, своим суженным верхним концом направленная в сторону заднего спинного угла раковины. В задней части раковины, вдоль замочного края развито спинное ребро. Передний конец ребра, подгибаясь, оконтуривает задний край S_2. Задний край ребра приподнимается над поверхностью створки и резко подгибается, образуя высокий спинной бугор–лопасть. Поверхность раковины в области развития спинного ребра и лопастей покрыта частыми порами округлой формы. Вдоль всего свободного края развито широкое краевое уплощение, наиболее широкое в переднем и заднебрюшном краях раковины.

Размеры голотипа в мм: l – 2.2, h – 1.34.

Сравнение. От D. claviformis Gonta et Kanygin, 2018 отличается развитием срединного бугорка, причлененного к лопасти L_1, формой лопасти L_3 и отсутствием шипа позади L_3.

Материал. Две створки.

СЕМЕЙСТВО CTENONOTELLIDAE E. SCHMIDT, 1941

Род Steusloffia Ulrich et Bassler, 1908

Steusloffia rudiformis Gonta, sp. nov.

Табл. V, фиг. 9, 10

Название вида от rudis *лат.* – грубый, и forma *лат.* – форма.

Голотип – ИНГГ, № 2089/37-б, правая створка; р. Чуня, в 2 км выше устья р. Верх. Чунку, обн. II, сл. 9; верхний ордовик, долборский горизонт.

Описание. Раковина средних размеров преплетного очертания, однобороздчатая. Борозда протягивается от спинного края до середины высоты раковины. S_2 в верхней части широкая, неглубокая, неясных очертаний, в нижней части сужается и отгибается к переднему краю раковины. L_1 низкая, неясных очертаний. L_2 представлена крупным срединным бугорком округлой формы. Нижний и задний края борозды S_2 ограничены лопастью L_v. Передняя лопасть пересекается короткой прямой, почти вертикальной кристой C_1, верхний и нижний концы которой, не достигая спинного и брюшного краев, сливаются с поверхностью створки. Между кристой C_1 и L_2 развита узкая бороздка, протягивающаяся от спинного края к брюшному. Криста C_3 сильно редуцирована – представлена рядом небольших бугорков, проходящих по гребню лопасти L_v в верхнем ее конце. Криста C_4 протягивается вдоль L_v, оконтуривая ее в нижней части. Верхний конец C_4 достигает спинного края. Вдоль переднего и брюшного краев раковины развито массивное краевое ребро. В спинном крае раковины на переднем и (в меньшей степени) заднем ее краях развито спинное ребро. Поверхность раковины бугорчатая, наиболее крупные бугорки развиты в спинной части раковины.

Размеры голотипа в мм: l – 0.89, h – 0.61.

Изменчивость. Изменяется характер проявления бугорков на поверхности раковины и их количество, а также степень проявления краевого ребра.

Сравнение. От всех видов этого рода S. rudiformis отличается формой и характером выраженности краевого ребра, редуцированной кристой C_3, представленной у описываемого вида в виде ряда бугорков и отсутствием точки ветвления крист.

Материал. Более 10 створок удовлетворительной сохранности.

СЕМЕЙСТВО (?) EGOROVELLIDAE SCHALLREUTER, 1964

Род Lyumellina Gonta, gen. nov.

Название рода в честь остракодолога Людмилы Мельниковой.

Типовой вид – Lyumellina risus gen. et sp. nov.

Диагноз. Раковина средних размеров, округло-прямоугольного очертания со слабовогнутым спинным и слабовыпуклым брюшным краями. На боковой поверхности створки развиты две бугорковидные лопасти (L_2 и L_3), перед которыми расположена узкая L_1, переходящая в брюшном крае створки в брюшную лопасть L_v. Вдоль свободного края створки развито узкое краевое ребро, сливающееся со спинным, приподнятым над замочным краем. Поверхность раковины гладкая.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Новый род по форме L_1, сливающейся нижним концом с L_4, и расположению второй и третьей лопастей в плане напоминает Egorovella arcuata (Kanygin, 1965), отличается от него развитием спинного ребра, более массивными L_2 и L_3, верхними концами, не достигающими линии спинного края.

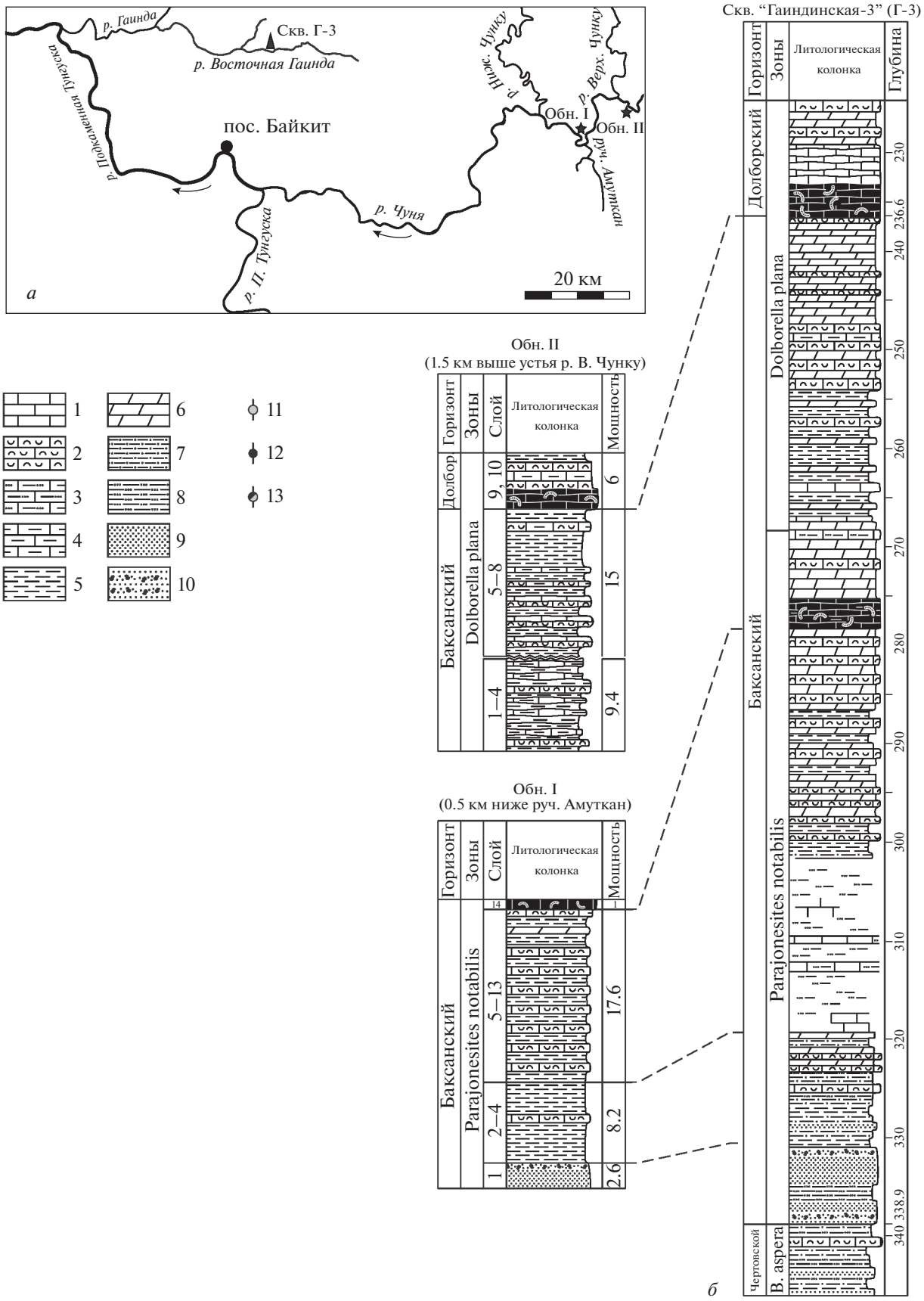
Lyumellina risus Gonta, sp. nov.

Табл. V, фиг. 15–17

Название вида risus *лат.* – улыбка.

Голотип – ИНГГ, № 2089/31-в, правая створка; р. Чуня, в 2 км выше устья р. Верх. Чунку, обн. II, сл. 2; верхний ордовик, баксанский горизонт.

Описание. Раковина средних размеров округленно-прямоугольного очертания со слабовогнутым спинным и слабовыпуклым брюшным краями. Спинные углы округленные, передний тупой, задний почти прямой. Наибольшая высота раковины ближе к переднему краю, наибольшая длина – в верхней половине ее высоты. На боковой поверхности створок развиты две широкие и высокие бугорковидные лопасти (L_2 и L_3). L_2 мас-


р. Гаинда
Скв. Г-3
р. Восточная Гаинда
р. Подкаменная Тунгуска
пос. Байкит
р. Нижн. Чунку
р. Верх. Чунку
Обн. I
Обн. II
руч. Амуткан
р. Чуня
р. П. Тунгуска
20 км
а
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
Обн. II
(1.5 км выше устья р. В. Чунку)
Горизонт
Зоны
Слой
Литологическая колонка
Мощность
Долбор
Баксанский
Dolborella plana
9, 10
5–8
1–4
6
15
9.4
Обн. I
(0.5 км ниже руч. Амуткан)
Баксанский
Parajonesites notabilis
14
5–13
2–4
1
17.6
8.2
2.6
Скв. "Гаиндинская-3" (Г-3)
Горизонт
Зоны
Литологическая колонка
Глубина
Долборский
Баксанский
Чертовской
Dolborella plana
Parajonesites notabilis
B. aspera
230
236.6
240
250
260
270
280
290
300
310
320
330
338.9
340
б

сивная, продолговатой формы, почти вертикальная, развита в передней половине раковины. Иногда нижний конец L_2 незначительно отгибается к заднему краю раковины. L_3 косая, развита в задней половине раковины, в плане имеет субтреугольную форму, верхним концом оттянута в сторону заднеспинного угла. На переднем конце, параллельно переднему краю раковины, развита узкая, дугообразно изогнутая лопасть L_1, переходящая в брюшную лопасть L_v и оконтуривающая брюшной и задне-брюшной края раковины. Верхние концы лопастей L_1, L_2 и L_3 находятся на одной линии, резко обрываются, не достигая спинного края. В переднем, брюшном и заднебрюшном краях раковины развито узкое краевое ребро, нависающее в брюшной части створки над смычным краем. В переднеспинном крае раковины верхний конец краевого ребра сливается со спинным, образующим в спинном крае узкую площадку. Спинной край раковины над местом развития задней лопасти L_3 незначительно приподнимается. Поверхность раковины гладкая. Половой диморфизм не установлен.

Размеры голотипа в мм: l – 1.01, h – 0.64.

Изменчивость. Изменяется форма задних лопастей L_2 и L_3, а также ширина и степень выраженности краевого ребра.

Сравнение. Род монотипический.

Материал. Более 10 створок удовлетворительной и хорошей сохранности.

СЕМЕЙСТВО (?) SYLTHIIDAE SCHALLREUTER, 1982

Род Postsinusella Gonta, gen. nov.

Название рода от post *лат.* – сзади, и sinus *лат.* – пазуха, выемка, впадина.

Типовой вид – Postsinusella guttaformis gen. et sp. nov.

Диагноз. Раковина средних размеров, округло-прямоугольного очертания с прямым спинным и слабовыпуклым брюшным краями. Поверхность створок уплощенная. На заднем конце раковины развита замкнутая крупная вытянутая вдоль раковины ямка, ограниченная с заднего края валиком. Поверхность раковины гладкая.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. По развитию замкнутой заднераковинной ямки и окантуривающему ее валикообразному ребру описываемый род напоминает представителей семейства Sylthiidae, однако отличается от последних отсутствием срединной борозды, гистальной структуры и полового диморфизма. Поэтому новый вид рассматривается в составе данного семейства условно и требует дальнейшего изучения.

Postsinusella guttaformis Gonta, sp. nov.

Табл. V, фиг. 19–22

Название вида от gutta *лат.* – капля, и forma *лат.* – форма.

Голотип – ИНГГ, № 2089/33-г, правая створка; р. Чуня, в 2 км выше устья р. Верх. Чунку, обн. II, сл. 2; верхний ордовик, баксанский горизонт.

Описание. Раковина мелкая, плоско-выпуклая, субпрямоугольного очертания, с прямым спинным и слабовыпуклым брюшным краями. Передний спинной угол тупой, задний почти прямой. Передний край раковины широко округлен, сильно выдается за линию замочного края. На заднем крае обеих створок развита довольно глубокая заднераковинная ямка. Ямка имеет каплевидную форму, вытянутую вдоль раковины. Ширина и глубина ямки увеличивается в сторону заднего края раковины. С задней стороны ямка ограничена округлым в поперечном сечении валиком, возвышающимся над поверхностью створки. Поверхность створок в задней части, в месте развития валика, круто подгибается в сторону свободного края, передний край более пологий. Поверхность раковины, за исключением области вокруг валика, где развиты микротекстурные элементы в виде плохо различимых морщинок, гладкая.

Размеры голотипа в мм: l – 0.88, h – 0.54.

Изменчивость. Изменяется форма заднераковинной ямки, от удлиненной до округлой. Кроме того, отмечаются формы с развитой небольшой уплощенной площадкой в заднеспинном крае раковины и формы, у которых такая площадка отсутствует.

Сравнение. Род монотипический.

Материал. Более 20 экз.

ОТРЯД LIMBATULOCOPIDA

СЕМЕЙСТВО DOLBORELLIDAE MELNIKOVA, 1976

Род Costoprimites V. Ivanova, 1960

Costoprimites processus Gonta, sp. nov.

Табл. V, фиг. 30–34

Название вида processus *лат.* – отросток.

Рис. 3. Схема расположения местонахождений остракод (*а*) и сопоставления обнажений р. Чуня с разрезом опорной скважины “Гаиндинская-3” (*б*). Обозначения: 1 – известняки, 2 – известняки органогенно-обломочные, 3 – известняки алевро-песчанистые, 4 – известняки глинистые, 5 – аргиллиты, 6 – мергели, 7 – алевролиты, 8 – алевропесчаники, 9 – песчаники, 10 – гравелиты; местонахождения остракод: 11 – по опубликованным материалам (Розман и др., 1979), 12 – авторские сборы, 13 – авторские данные, повторяющие предыдущие определения.

Голотип – ИНГГ, № 2089/29-а, левая створка; р. Чуня, в 2 км выше устья р. Верх. Чунку, обн. II, сл. 5; верхний ордовик, баксанский горизонт.

Описание. Раковина средних размеров, уплощенная, усеченно овального очертания, с прямым спинным краем. Спинные углы тупые, примерно одинаковые. Передний и задний края раковины округлены, плавно сливаются с брюшным. Передний конец створки выдается за замочный край незначительно больше заднего. Наибольшая длина и высота расположены примерно посередине раковины. В заднем спинном углу раковины обеих створок развито узкое уплощение. В спинной части раковины, ближе к переднему краю, расположена широкая и глубокая срединная борозда, незначительно расширяющаяся к спинному краю. Иногда нижний конец борозды отгибается к переднему краю. Вокруг борозды развито узкое ребро, возвышающееся над поверхностью створки, которое верхними концами сливается с краевым ребром, развитым вдоль всего края раковины. Задняя ветвь краевого ребра незначительно выдается за линию спинного края. Параллельно краевому ребру, отделенное от него желобком, образованным близко расположенными ямками округлой формы, развито более узкое ребро, слабо возвышающееся над поверхностью створки. Верхние ветви внутреннего ребра подгибаются в сторону срединной борозды и, не достигая ее, сливаются с поверхностью створки. Поверхность раковины покрыта частыми, хаотично расположенными ямками неправильной формы. В заднебрюшном крае на раковинах самок развит шиповидный отросток и ямка над ним. Краевое ребро позади отростка сливается с поверхностью створки, внутреннее – оконтуривает ямку сверху.

Размеры голотипа в мм: l – 1.56, h – 0.97.

Изменчивость. Изменяются форма срединной борозды и характер выраженности ребер.

Сравнение. От известных ранее видов C. textilis и C. indiligens отличается формой раковины, характером выраженности ребер, развитых вдоль свободного края раковины, и желобком, разделяющим эти ребра, образованным частыми, близко расположенными ямками округлой формы. Кроме того, для C. processus характерно проявление полового диморфизма, выраженного в развитии в заднебрюшном крае на раковинах самок шиповидного отростка и ямки над ним.

Материал. Более 10 створок хорошей и удовлетворительной сохранности.

Costoprimites multicostatus Gonta, sp. nov.

Табл. V, фиг. 35, 36

Название вида от multum *лат.* – много, и costa *лат.* – ребро.

Голотип – ИНГГ, № 2089/9-б, левая створка; р. Чуня, в 0.5 км ниже устья руч. Амуткан, обн. I, сл. 6; верхний ордовик, баксанский горизонт.

Описание. Раковина маленькая, усеченно-овальная, с коротким прямым спинным краем, слабо постплетного очертания. Спинные углы отчетливые, тупые. Передний и задний края раковины равномерно округлены, выдаются за линию спинного края, плавно переходят в брюшной край. Возле спинного края створки, ближе к переднему, расположена глубокая широкая срединная борозда, длиной достигающая 1/3 высоты раковины. Вокруг борозды развито узкое подковообразное ребро. Вдоль свободного края раковины развиты два параллельных узких ребра. На поверхности створок между краевыми и подковообразным ребрами также развиты 4–5 субпараллельных концентрических ребра, имеющих, в отличие от краевых, слабоизвилистую форму. Ширина внутренних ребер не постоянная, отмечаются вздутия и сужения, между некоторыми ребрами развиты редкие септы, образующие полузамкнутые разветвленные ячейки неправильной формы.

Размеры голотипа в мм: l – 0.87, h – 0.73.

Изменчивость. Изменяется степень искривления внутренних ребер, расположенных между подковообразным и краевыми ребрами, развитыми вдоль смычного края раковины, и количество перемычек, соединяющих эти ребра.

Сравнение. От известных ранее форм C. textilis и C. indiligens, а также описанного выше C. processus sp. nov., новый вид отличается развитием на боковой поверхности створок субпараллельных концентрических ребер, образующих полузамкнутые разветвленные ячейки неправильной формы.

Материал. Более 100 экз.

СЕМЕЙСТВО BOLLIIDAE BOUČEK, 1936

Род Jonesites Coryell, 1930

Jonesites chunensis Gonta, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 16–18

Название вида – от р. Чуни.

Голотип – ИНГГ, № 2089/32-а, правая створка; р. Чуня, в 2 км выше устья р. Верх. Чунку, обн. II, сл. 6; верхний ордовик, баксанский горизонт.

Описание. Раковина среднего размера, усеченно-овального очертания, с прямым спинным краем. Спинные углы тупые скругленные, передний больше заднего. Передний край широко округлен, выдается за линию спинного края, плавно переходит в брюшной. Задний край незначительно спрямлен. Наибольшая высота раковины находится примерно на середине ее длины или несколько смещена к заднему краю; наибольшая длина – примерно на середине высоты

раковины. В спинной части на боковой поверхности раковины ближе к переднему краю расположена короткая борозда, имеющая в плане L-образную форму, нижним концом отгибающаяся к переднему краю. Вдоль свободного края развито массивное ребро, выступающее над поверхностью створки, верхними концами сливающееся с таким же массивным петлеобразным ребром, окаймляющим срединную борозду. Места слияния ребер надвинуты в сторону борозды – задняя ветвь нависает над бороздой, передняя несколько заходит во внутреннюю часть срединной борозды. Между ребрами вдоль свободного края отмечается понижение поверхности створок. На переднем конце раковины борозда оканчивается немного выше середины высоты раковины, на заднем конце – достигает спинного края. Вся поверхность раковины, включая борозды и ребра, покрыта частыми маленькими хаотично расположенными ямками разной глубины.

Размеры голотипа в мм: l – 1.12, h – 0.73.

Изменчивость. Выражена в различном проявлении пористости на раковинах от сильно пористых до почти гладких форм, с неглубокими ямками, наиболее ярко выраженными в переднем крае раковины.

Сравнение. По форме и характеру выраженности ребер описываемый вид напоминает J. semilunatus (Jones, 1928), отличается от последнего более удлиненной формой раковины амплетного или слабо постплетного очертания, а также формой срединной борозды и окаймляющего ее петлеобразного ребра. От сибирских представителей J. obliquus, J. mirus и J. confusus отличается развитием вдоль свободного края более массивного ребра, формой и размером срединной борозды и окаймляющего ее ребра, а также мелкоямчатой поверхностью раковины.

Материал. Более 30 экз.

Род Nicolina Kolosnitsyna, 1984

Nicolina pteroventralis Gonta, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 25–29

Название вида от πτερόν *греч.* – перо, и ventralis *лат.* – брюшной.

Голотип – ИНГГ, № 2089/2-б, левая створка; р. Чуня, в 0.5 км ниже устья руч. Амуткан, обн. I, сл. 4; верхний ордовик, баксанский горизонт.

Описание. Раковина маленькая, усеченно-овальная, амплетного или слабо преплетного очертания. Передний и задний края раковины округлены, выдаются за линию спинного края, передний шире заднего. Спинной край прямой, длинный, брюшной – слабоизогнутый. Левая створка охватывает правую по брюшному краю. На боковой поверхности обеих створок параллельно брюшному краю, несколько отступив от него, развито ребро, крыловидно нависающее над брюшным краем. Толщина и ширина ребра постепенно увеличиваются от переднего края раковины к заднему. В среднеспинной части раковины, ближе к переднему краю, развита плохо различимая депрессия, перед которой расположен бугорок округлой формы. Позади депрессии отмечается небольшое вздутие поверхности раковины, незначительно выступающее за линию замочного края. Поверхность раковины нечетко тонкоячеистая.

Размеры голотипа в мм: l – 0.72, h – 0.48.

Изменчивость. Незначительно изменяется форма и положение ребра относительно брюшного края.

Сравнение. От N. pectinata Kolosnitsyna, 1984 отличается удлиненным ребром, протягивающимся вдоль всего брюшного края, менее выраженной бороздой и бугорком перед ней, наличием небольшого вздутия позади депрессии, а также развитием тонкой ячеистости на поверхности раковины.

Материал. Более 100 экз.

Nicolina entonipteros Gonta, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 30-34

Название вида от έντονη *греч.* – острый, и πτερόν *греч.* – перо.

Голотип – ИНГГ, № 2089/8-д, раковина; р. Чуня, в 0.5 км ниже устья руч. Амуткан, обн. I, сл. 4; верхний ордовик, баксанский горизонт.

Описание. Раковина маленькая, усеченно-овальная, амплетного очертания. Спинные углы отчетливые: передний тупой, задний – почти прямой. Спинной край длинный, прямой, брюшной – дугообразно изогнутый. Передний край раковины широко округлен, выдается за линию спинного края, плавно переходит в брюшной. Левая створка охватывает правую по брюшному краю. Наибольшая высота раковины ближе к переднему краю, длина – примерно на середине высоты раковины. В среднеспинной части раковины, ближе к переднему краю, развито два небольших бугорка продолговатой формы, разделенных короткой, плохо различимой бороздкой. Задний бугорок незначительно выступает за линию замочного края, передний расположен ниже заднего. Ближе к брюшному краю обеих створок перпендикулярно боковой поверхности раковины развито довольно высокое ребро, имеющее при рассмотрении со стороны спинного края форму, близкую к прямоугольному треугольнику. Поверхность раковины гладкая.

Размеры голотипа в мм: l – 0.79, h – 0.68, w – 0.51.

Изменчивость. Незначительно изменяется форма и положение ребра относительно брюшного края.

Сравнение. От N. pectinata отличается более округлой формой раковины, развитием в спинном крае двух бугорков, разделенных узкой менее выраженной бороздкой. От N. pteroventralis sp. nov. отличается также формой ребра и характером выраженности бугорков.

Материал. Более 10 экз.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гонта Т.В., Каныгин А.В. Остракоды ордовика опорной скважины “Гаиндинская-3” (Сибирская платформа, Тунгусская синеклиза) // Палеонтол. журн. 2018. № 5. С. 48–61.

Гонта Т.В., Тимохин А.В. Биостратиграфия баксанского горизонта р. Чуня (бассейн р. Подкаменная Тунгуска) // Интерэкспо ГЕО-Сибирь-2018. Сб. материалов. Т. 2. Новосибирск: СГУГиТ, 2018. С. 105–112.

Драгунов В.И., Леднева В.П. Стратиграфия, тектоника и магматизм долины р. Чуни // Матер. по геологии и полезным ископаемым Сибирской платформы. Вып. 31. Л.: ВСЕГЕИ, 1960. С. 39–47.

Иванова В.А., Мельникова Л.М. Новые находки Tetradellidae и Hollinidae (Ostracoda) в среднем и верхнем ордовике Средней Сибири // Палеонтол. журн. 1977. № 2. С. 83–90.

Каныгин А.В., Ядренкина А.Г., Тимохин А.В. и др. Региональная стратиграфическая схема ордовикских отложений Сибирской платформы (новая версия) // Геол. и минерально-сырьевые ресурсы Сибири. 2017. № 5. С. 4–57.

Марков Е.П. Ордовик и ранний силур юго-запада Тунгусской синеклизы. Л.: Недра, 1970. 144 с.

Маслова О.А., Ядренкина А.Г. Зональное расчленение и корреляция средне- и верхнеордовикских отложений Тунгусской синеклизы по брахиоподам // Геол. и минерально-сырьевые ресурсы Сибири. 2017. № 3. С. 3–17.

Мельникова Л.М. Некоторые ордовикские остракоды семейства Drepanellidae Сибирской платформы // Палеонтол. журн. 1975. № 3. С. 89–93.

Москаленко Т.А., Ядренкина А.Г., Семенова В.С. и др. Ордовик Сибирской платформы. Опорные разрезы верхнего ордовика (биостратиграфия и фауна). М.: Наука, 1978. 164 с.

Никифорова О.И., Андреева О.Н. Стратиграфия ордовика и силура Сибирской платформы и ее палеонтологическое обоснование. Л.: Гостоптехиздат, 1961. 412 с.

Практическое руководство по микрофауне СССР. Т. 4. Остракоды палеозоя. Л.: Недра, 1990. 356 с.

Розман Х.С. Биостратиграфия и зоогеография верхнего ордовика Северной Азии и Северной Америки. М.: Наука, 1977. 171 с.

Розман Х.С. Описание разрезов верхнего ордовика Средней Сибири // Фауна ордовика Средней Сибири. М.: Наука, 1979. С. 5–37.

Соколов Б.С., Тесаков Ю.И. Табуляты палеозоя Сибири. Табуляты ордовика и силура восточной части Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 189 с.

Тимохин А.В., Гонта Т.В. Зональное расчленение баксанского и долборского горизонтов верхнего ордовика Сибирской платформы по трилобитам и остракодам // Интерэкспо ГЕО. Сибирь-2016. Сб. материалов. Т. 1. Новосибирск: СГУГиТ, 2016. С. 126–130.

Ядренкина А.Г., Абаимова Г.П., Сычев О.В. и др. Ордовик Гаиндинской площади (юго-запад Сибирской платформы) // Стратиграфия и главнейшие события в геологической истории Сибири. Сб. науч. трудов. Новосибирск: СНИИГиМС, 1991. С. 43–50.

Объяснение к таблице V

Фиг. 1, 2. Milleratia tungusica Gonta et Kanygin, 2018: 1 – экз. ИНГГ, № 2089/24-а, левая створка сбоку, l = 1.2, h = 0.84; 2 – экз. ИНГГ, № 2089/24-б, левая створка сбоку, l = 1.05, h = 0.71.

Фиг. 3, 4. Reticulochilina dedalea V. Ivanova, 1979: 3 – экз. ИНГГ, № 2089/30-а, обломанная левая створка самки сбоку, h = 0.64; 4 – экз. ИНГГ, № 2089/30-б, левая створка самки сбоку, l = 0.71, h = 0.49.

Фиг. 5. Laccochilina torosa Kanygin, 1967, экз. ИНГГ, № 2089/12, левая створка сбоку, l = 1.04, h = 0.64.

Фиг. 6. Dorsogibella alium sp. nov., голотип ИНГГ, № 2089/36, правая створка сбоку, l = 2.2, h = 1.34.

Фиг. 7. Dorsogibella costaventralis Gonta et Kanygin, 2018, экз. ИНГГ, № 2089/35, левая створка сбоку, l = 2.53, h = 1.56.

Фиг. 8. Lenatella grata Melnikova, 1976, экз. ИНГГ, № 2089/20, правая створка самца сбоку, l = 0.83, h = 0.0,61.

Фиг. 9, 10. Steusloffia rudiformis sp. nov.: 9 – экз. ИНГГ, № 2089/37-а, левая створка сбоку, l = 0.95, h = 0.59; 10 – голотип ИНГГ, № 2089/37-б, правая створка сбоку, l = 0.89, h = 0.61.

Фиг. 11, 12. Collibolbina habeotubercula Gonta et Kanygin, 2018: 11 – экз. ИНГГ, № 2089/38-а, правая створка самки сбоку, l = 0.92, h = 0.64; 12 – экз. ИНГГ, № 2089/38-б, обломок правой створки самки, h = 0.61.

Фиг. 13. Reigiopsis conicus Gonta et Kanygin, 2018, экз. ИНГГ, № 2089/15, левая створка сбоку, l = 1.39, h = 0.9.

Фиг. 14. Reigiopsis tumulus Gonta et Kanygin, 2018, экз. ИНГГ, № 2089/16, левая створка сбоку, l = 1.28, h = 0.85.

Фиг. 15–17. Lyumellina risus gen. et sp. nov.: 15 – экз. ИНГГ, № 2089/31-а, левая створка сбоку, l = 0.95, h = 0.59; 16 – экз. ИНГГ, № 2089/31-б, правая створка сбоку, l = 0.78, h = 0.5; 17 – голотип ИНГГ, № 2089/31-в, правая створка сбоку, l = 1.01, h = 0.64.

Фиг. 18. Gaindella aff signata Gonta et Kanygin, 2018, экз. ИНГГ, № 2089/39, фрагмент и реконструкция правой створки.

Фиг. 19–22. Postsinusella guttaformis gen. et sp. nov.: 19 – экз. ИНГГ, № 2089/33-а, левая створка сбоку, l = 0.98, h = 0.63; 20 – экз. ИНГГ, № 2089/33-б, правая створка сбоку, l = 0.87, h = 0.53; 21 – экз. ИНГГ, № 2089/33-в, левая створка сбоку, l = 0.94, h = 0.6; 22 – голотип ИНГГ, № 2089/33-г, правая створка сбоку, l = 0.88, h = 0.54.

Фиг. 23, 24. Grammolomatella mesosibirica V. Ivanova et Melnikova, 1977: 23 – экз. ИНГГ, № 2089/14-а, левая створка самца, l = 1.44, h = 0.74; 24 – экз. ИНГГ, № 2089/14-б, левая створка самки, l = 0.99, h = 0.66.

Фиг. 25–27. Euprimitia helenae V. Ivanova, 1955: 25 – экз. ИНГГ, № 2089/5, правая створка сбоку, l = 1.39, h = 0.91; 26 – экз. ИНГГ, № 2089/4-в, правая створка сбоку, l = 1.15, h = 0.81; 27 – экз. ИНГГ, № 2089/4-б, правая створка сбоку, l = 1.21, h = 0.83.

Фиг. 28. Costoprimites indiligens V. Ivanova, 1960, экз. ИНГГ, № 2089/3, правая створка сбоку, l = 1.01, h = 0.65.
Фиг. 29. Costoprimites textilis V. Ivanova, 1960, экз. ИНГГ, № 2089/6, левая створка сбоку, l = 1.1, h = 0.76.
Фиг. 30–34. Costoprimites processus sp. nov.: 30 – голотип ИНГГ, № 2089/29-а, левая створка самки сбоку, l = 1.56, h = 0.97; 31 – экз. ИНГГ, № 2089/29-б, обломанная правая створка самки, h = 0.83; 32 – экз. ИНГГ, № 2089/29-в, правая створка самки сбоку, l = 1.33, h = 0.78; 33 – экз. ИНГГ, № 2089/29-г, правая створка самки сбоку, l = 1.23, h = 0.78; 34 – экз. ИНГГ, № 2089/23, правая створка самца сбоку, l = 1.35, h = 0.89.
Фиг. 35, 36. Costoprimites multicostatus sp. nov.: 35 – экз. ИНГГ, № 2089/9-а, правая створка сбоку, l = 1.02, h = 0.73; 36 – голотип ИНГГ, № 2089/9-б, левая створка сбоку, l = 0.87, h = 0.73.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1. Dolborella plana V. Ivanova, 1959, экз. ИНГГ, № 2089/21, правая створка сбоку, l = 1.26, h = 0.83.
Фиг. 2. Dolborella composita V. Ivanova, 1959, экз. ИНГГ, № 2089/26, левая створка сбоку, l = 1.3, h = 0.86.
Фиг. 3. Dolborella coalita Melnikova, 1975, экз. ИНГГ, № 2089/34, правая створка сбоку, l = 1.18, h = 0.82.
Фиг. 4. Dolborella bifurcata Melnikova, 1975, экз. ИНГГ, № 2089/22, правая створка сбоку, l = 1.07, h = 0.8.
Фиг. 5. Parajonesites notabilis V. Ivanova, 1955, экз. ИНГГ, № 2089/7, правая створка сбоку, l = 1.09, h = 0.73.
Фиг. 6, 7. Parajonesites aculeatus Melnikova, 1975: 6 – экз. ИНГГ, № 2089/17-а, левая створка сбоку, l = 1.59, h = 0.91; 7 – экз. ИНГГ, № 2089/17-б, целая раковина с брюшного края, l = 1.63, w = 0.64.
Фиг. 8. Parajonesites alatus Melnikova, 1975, экз. ИНГГ, № 2089/25, правая створка сбоку, l = 1.25, h = 0.79.
Фиг. 9. Hallatina orlovi V. Ivanova, 1964, экз. ИНГГ, № 2089/40, правая створка сбоку, l = 1.23, h = 0.76.
Фиг. 10. Glandites bulbosus V. Ivanova, 1960, экз. ИНГГ, № 2089/10, правая створка сбоку, l = 2.48, h = 1.58.
Фиг. 11. Egloniella longissima (V. Ivanova, 1960), экз. ИНГГ, № 2089/28, обломанная левая створка сбоку, l = 2.25, h = 1.54.
Фиг. 12. Easchmidtella gibbosa Gonta et Kanygin, 2018, экз. ИНГГ, № 2089/1, правая створка сбоку, l = 1.83, h = 1.43.
Фиг. 13. Baltonotella sp., экз. ИНГГ, № 2089/19, створка сбоку, l = 1.29, h = 1.06.
Фиг. 14, 15. Parenthatia plana Kolosnitsyna, 1974: 14 – экз. ИНГГ, № 2089/13-а, левая створка сбоку, l = 1.27, h = 0.89; 15 – экз. ИНГГ, № 2089/13-б, правая створка сбоку, l = 1.2, h = 0.81.
Фиг. 16–18. Jonesites chunensis sp. nov.: 16 – голотип ИНГГ, № 2089/32-а, правая створка сбоку, l = 1.12, h = 0.73; 17 – экз. ИНГГ, № 2089/32-б, правая створка сбоку, l = 1.09, h = 0.7; 18 – экз. ИНГГ, № 2089/32-в, правая створка сбоку, l = 0.98, h = 0.69.
Фиг. 19, 20. Planusella bicornis V. Ivanova, 1959: 19 – экз. ИНГГ, № 2089/11-а, правая створка сбоку, l = 1.19, h = 0.72; 20 – экз. ИНГГ, № 2089/11-б, левая створка сбоку, l = 1.36, h = 0.86.
Фиг. 21, 22. Bolbinella limbata Gonta et Kanygin, 2018: 21 – экз. ИНГГ, № 2089/27-а, левая створка сбоку, l = 2.22, h = 1.42; 22 – экз. ИНГГ, № 2089/27-б, левая створка сбоку, l = 1.87, h = 1.28.
Фиг. 23, 24. Krausella sp.: 23 – экз. ИНГГ, № 2089/18-а, левая створка сбоку, l = 1.31, h = 0.63; 24 – экз. ИНГГ, № 2089/18-б, правая створка сбоку, l = 1.92, h = 0.92.
Фиг. 25–29. Nikolina pteroventralis sp. nov.: 25 – экз. ИНГГ, № 2089/2-а, правая створка сбоку, l = 0.84, h = 0.53; 26 – голотип ИНГГ, № 2089/2-б, левая створка сбоку, l = 0.72, h = 0.48; 27 – экз. ИНГГ, № 2089/2-в, целая раковина с переднего края, h = 0.73, w = 0.54; 28 – экз. ИНГГ, № 2089/2-г, целая раковина с брюшного края, l = 0.91, w = 0.47; 29 – экз. ИНГГ, № 2089/2-д, целая раковина со спинного края, l = 0.89, w = 0.39.
Фиг. 30–34. Nikolina entonipteros sp. nov.: 30 – экз. ИНГГ, № 2089/8-а, правая створка сбоку, l = 1.08, h = 0.74; 31 – экз. ИНГГ, № 2089/8-б, правая створка сбоку, l = 0.92, h = 0.74; 32 – экз. ИНГГ, № 2089/8-в, левая створка сбоку, l = 0.93, h = 0.59; 33 – экз. ИНГГ, № 2089/8-г, целая раковина с заднего края, h = 0.52, w = 0.49; 34 – голотип ИНГГ, № 2089/8-д, целая раковина со спинного края, l = 0.79, w = 0.51.

Ordovician Ostracods from the Chunya River Basin (the Right Tributary of the Podkamennaya Tunguska River, Siberian Platform)

T. V. Gonta

Ostracods assemblages of the Baksan and Dolbor horizons of the Chunya river basin (the right tributary of the Podkamennaya Tunguska River), which supplements the paleontological characteristics of the Upper Ordovician of the Siberian Platform, were studied. The age of the sediments was corrected and the correlation of the studied sections was made with the Gaininskaya-3 borehole. Two new genera and 11 new species are described; the previously known taxa are provided with photographs.

Keywords: Ostracoda, Ordovician, stratigraphy, Siberian Platform

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2020, № 1, с. 44–49

УДК 595.73:551.736(470)

НОВЫЕ ГРИЛЛОНОВЫЕ НАСЕКОМЫЕ (INSECTA: GRYLLONES) ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ БАБИЙ КАМЕНЬ (ВЕРХНЯЯ ПЕРМЬ РОССИИ). 1. ОТРЯД EOBLATTIDA

© 2020 г. Д. С. Аристов[a, b, *]

[a] Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

[b] Череповецкий государственный университет, Череповец, Россия

*e-mail: danil_aristov@mail.ru

Поступила в редакцию 14.10.2017 г.
После доработки 28.01.2019 г.
Принята к публикации 06.02.2019 г.

Из верхнепермского местонахождения Бабий Камень (вятский ярус России) описаны новые представители отряда Eoblattida (Insecta: Blattidea): Mesoblattogryllus palaeozoicus sp. nov., Protoblattogryllus sibiricus sp. nov., Babakhosara mediana gen. sp. nov. (семейство Megakhosaridae), Baharellinus vasilenkoi sp. nov., B. arctous sp. nov. (семейство Blattogryllidae) и Babala aba gen. et sp. nov. (Babalidae fam. nov.).

Ключевые слова: Россия, верхняя пермь, Insecta, Eoblattida, новые таксоны

DOI: 10.31857/S0031031X2001002X

Данная статья является первой частью работы, посвященной гриллоновым насекомым из верхнепермского местонахождения Бабий Камень в Кемеровской обл. России. Ниже рассматриваются представители отряда Eoblattida (Insecta; Blattidea: Aristov, 2015). Вторая часть работы будет посвящена представителям отряда Reculida (Insecta; Blattidea: Aristov, 2015) и гриллоновым насекомым неясного положения. В этой же части обсуждается облик фауны гриллоновых в целом и ее сравнение с близкими по возрасту фаунами.

Первые гриллоновые насекомые, описанные из Бабьего Камня, были отнесены к семейству Tomiidae (Мартынов, 1936; Аристов, 2003). Это семейство было сведено в синонимы к Chaulioditidae (Aristov, 2004), относимому нами к отряду Reculida (Aristov, 2015). Кроме Chaulioditidae, из Бабьего Камня были описаны рекулидовые Geinitziidae (Аристов, 2004) и прямокрылые Mesoedischiidae (Горохов, 2005). Тараканы были определены П. Вршанским как представители семейств Subioblattidae и Blattulidae (Rasnitsyn et al., 2013).

Новые сборы из обсуждаемого местонахождения (экспедиции Лаб. артропод ПИН РАН, 2013 и 2018 гг.) существенно увеличили коллекцию насекомых и позволили описать новые таксоны эоблаттидовых из Бабьего Камня. Были найдены представители Megakhosaridae, Blattogryllidae и нового эндемичного семейства Babalidae, которые описываются ниже.

Отложения Бабьего Камня относятся к кедровским и сосновским слоям мальцевской свиты абинской серии (Кемеровская обл., Россия). Эоблаттидовые, описываемые в данной работе, найдены только в кедровских слоях. По современным представлениям, мальцевская свита относится к верхам вятского яруса верхней перми (Yan et al., 2019).

Автор признателен А.П. Расницыну (ПИН РАН) и С.Ю. Стороженко (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) за замечания по рукописи. Работа поддержана грантом РФФИ № 18-04-00322 и Программой 28 Президиума Российской академии наук “Проблемы происхождения жизни и становления биосферы”.

НАДОТРЯД BLATTIDEA

ОТРЯД EOBLATTIDA

СЕМЕЙСТВО MEGAKHOSARIDAE SHAROV, 1961

Род Mesoblattogryllus Storozhenko, 1990

Замечание. Род Mesoblattogryllus был описан в семействе Blattogryllidae (Стороженко, 1990). При ревизии семейства род перенесен в Megakhosaridae из-за M, отходящей от CuA одним стволом, а не отдельными стволами MA и MP (Storozhenko, Aristov, 2014).

Mesoblattogryllus palaeozoicus Aristov, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида – от палеозоя.

Голотип – ПИН, № 4887/195, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, прав. берег р. Томь в 10 км ниже п. Усть-Нарык, местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус, абинская серия, мальцевская свита, кедровские слои.

Описание (рис. 1, *а*). Мелкие насекомые. RS начинается в базальной четверти крыла, с S-образно изогнутым стволом, начинает ветвится в дистальной трети крыла, с тремя или более ветвями. Основание M полностью слито с CuA, M отходит от CuA одним стволом. M разделяется на MA и MP сразу за основанием RS, MA простая или с коротким развилком, MP десклеротизована посередине, начинает ветвиться у середины крыла, с двумя окончаниями. CuA с частыми задними ветвями, начинает ветвиться в конце своей базальной трети, с тремя ветвями. CuP прямая, A_1 с простым коротким развилком, A_2 трехветвистая.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 8.

Сравнение. Новый вид наиболее сходен с M. abruptus (Storozhenko, 1990) из триасового местонахождения Мыдыген (ладинский или карнийский ярус Кыргызстана), от которого отличается меньшими размерами, более поздним, примерно на одном уровне с первым развилком M, началом RS, простой MA и ветвящейся MP. У M. abruptus длина переднего крыла 16 мм, RS начинается заметно базальнее первого развилка M, MA ветвится, MP простая (Стороженко, 1990; Аристов, 2011).

Материал. Голотип.

Род Protoblattogryllus Storozhenko, 1990

Замечание. Род Protoblattogryllus, так же, как и предыдущий, был описан в семействе Blattogryllidae (Стороженко, 1990), а затем перенесен в Megakhosaridae (Storozhenko, Aristov, 2014).

Protoblattogryllus sibiricus Aristov, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 2

Название вида – от Сибири.

Голотип – ПИН, № 4887/196, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Кемеровская обл., местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, мальцевская свита, кедровские слои.

Описание (рис. 1, *б*). Костальное поле в базальной четверти крыла равно по ширине субкостальному. RS начинается в конце базальной четверти крыла, простой. Основание M полностью слито с CuA, M разделяется на MA и MP на одном уровне с основанием RS. MA гребенчатая назад, начинает ветвиться сразу за серединой крыла, с четырьмя или более ветвями. MP простая, десклеротизована в своей базальной трети. CuA начинает ветвиться перед своей серединой, двуветвистая. Вершина CuP заканчивается на проксимальной ветви CuA. A_1 простая, S-образно изогнута в своей дистальной трети, A_2 с двумя или тремя ветвями. Ствол RS и ветви MA и MP с изломами в местах впадения поперечных жилок. Поперечные жилки простые и H-образные.

Размеры в мм: длина переднего крыла 12.

Сравнение. Новый вид наиболее сходен с P. zajsanicus Storozhenko, 1990 из уржумского (Расницын и др., 2013) местонахождения Караунгир II в Казахстане, от которого отличается меньшими размерами, узким костальным полем и слитой с CuA вершиной CuP. У P. zajsanicus длина переднего крыла 19 мм, костальное поле в базальной четверти крыла шире субкостального, CuP заканчивается на заднем крае крыла (Стороженко, 1990; Аристов, 2011).

Материал. Голотип.

Род Babakhosara Aristov, gen. nov.

Название рода – от местонахождения Бабий Камень и рода Megakhosara Sharov, 1961; ж. р.

Типовой вид – B. mediana sp. nov.

Диагноз. Мелкие насекомые. В переднем крыле костальное поле у основания RS равно по ширине субкостальному. RS начинается в базальной четверти крыла, до дистальной четверти крыла простой. Основание M слито с CuA, M отходит от CuA одним стволом, разделяется на MA и MP перед основанием RS, M не гребенчатая назад. CuA разделяется на простые CuA_1 и CuA_2 за развилком M. CuP меняет знак с вогнутого на выпуклый.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Новый род наиболее сходен с родом Protoblattogryllus Storozhenko, 1990 по сочетанию простого RS и обильно ветвящейся M. Babakhosara gen. nov. отличается от упомянутого рода ветвящейся MP и простой передней ветвью CuA_1. У Protoblattogryllus MP простая, и вся M превращена в правильный задний гребень, CuA_1 ветвится (Аристов, 2011; см. выше).

Babakhosara mediana Aristov, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 3

Название вида – от медиальной жилки.

Голотип – ПИН, № 4887/524, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Кемеровская обл., местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, мальцевская свита, кедровские слои.

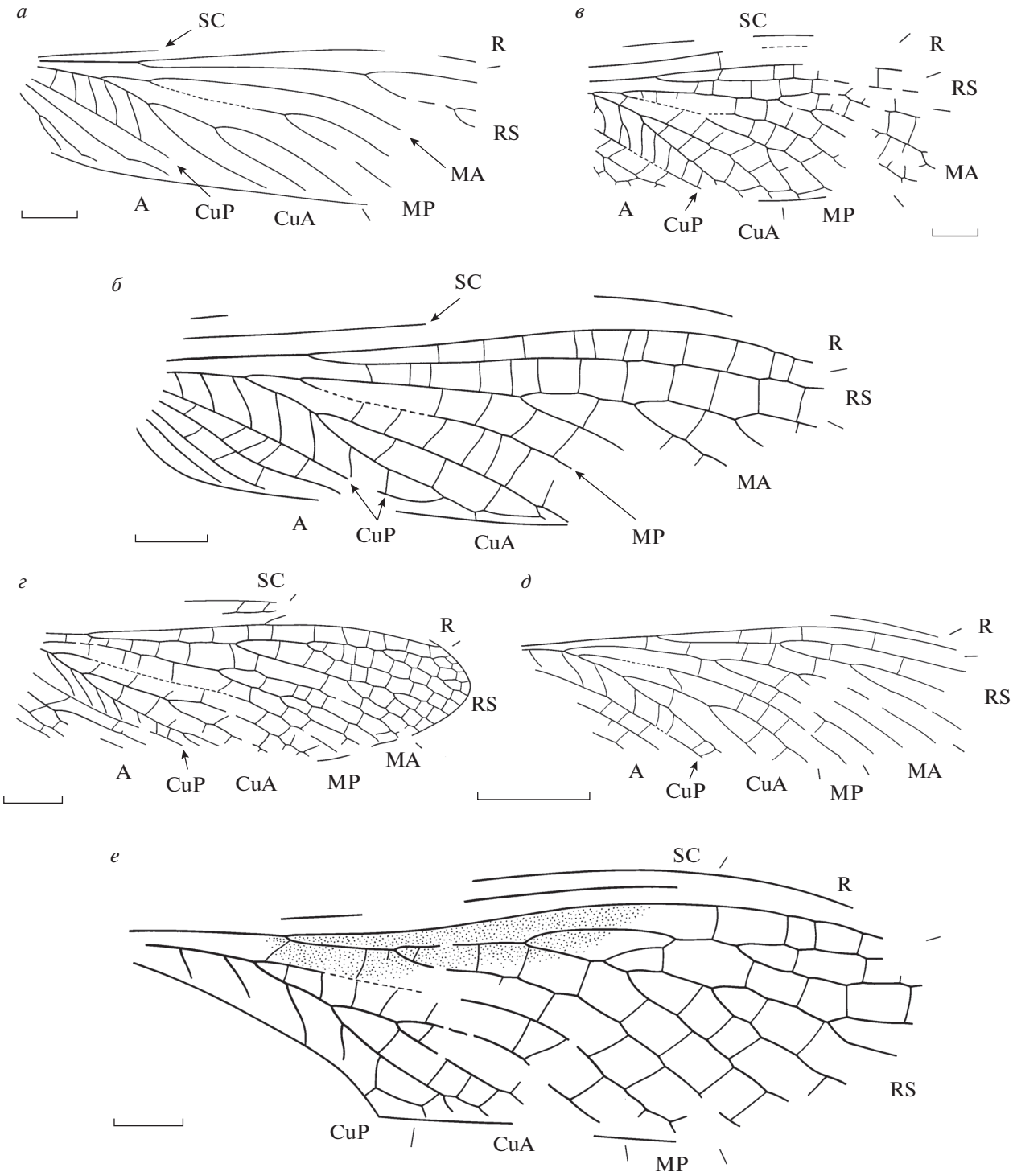


Рис. 1. Представители отряда Eoblattida из Бабьего Камня (Россия, Кемеровская обл.; верхняя пермь, вятский ярус), передние крылья: *а* – Mesoblattogryllus palaeozoicus sp. nov., голотип ПИН, № 4887/195; *б* – Protoblattogryllus sibiricus sp. nov., голотип ПИН, № 4887/196; *в* – Babakhosara mediana sp. nov., голотип ПИН, № 4887/524; *г* – Baharellinus vasilenkoi sp. nov. ПИН, № 4887/554; *д* – B. arctous sp. nov., голотип ПИН, № 4887/197; *е* – Babala aba sp. nov., голотип ПИН, № 4887/521. Длина масштабной линейки на *а–в*, *е* соответствует 1 мм, на *г*, *д* – 3 мм.

Описание (рис. 1, *в*). Мелкие насекомые. Передний край переднего крыла слабовыпуклый. SC слабо S-образно изогнута, заканчивается за серединой крыла. MA с четырьмя или более ветвями, MP десклеротизована у основания, с тремя окончаниями. Задние ветви CuA простые и Y-образные, CuP слабо изогнута назад, A_1 ветвится. Поперечные жилки в основном простые, реже

Y-образные. Продольные жилки с изломами в местах впадения поперечных. Мембрана крыла и жилки не окрашены.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 12.

СЕМЕЙСТВО BLATTOGRYLLIDAE RASNITSYN, 1976

Род Baharellinus Storozhenko, 1992

Baharellinus vasilenkoi Aristov, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 4

Название вида – в честь палеоэнтомолога Д.В. Василенко.

Голотип – ПИН, № 4887/554, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Кемеровская обл., местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, мальцевская свита, кедровские слои.

Описание (рис. 1, *г*). Вершина крыла заостренная. Костальное поле у середины крыла равно по ширине субкостальному, передние ветви SC простые, редкие. RS начинается в базальной четверти крыла, начинает ветвиться за его серединой, с шестью основными ветвями. Две передние ветви RS с двумя-тремя концевыми развилками. MA и MP отходят от анастомоза с CuA отдельными стволами, MA начинает ветвиться у середины крыла, с тремя окончаниями, MP простая, десклеротизованная в основании. CuA начинает ветвиться в своей базальной четверти, с тремя окончаниями. Задние ветви CuA частые, изогнуты S-образно, CuP изогнута S-образно. A_1 ветвится. Ветви RS, MA, MP и CuA с изломами в местах впадения простых поперечных жилок. Поперечные жилки простые, более частые у вершины крыла. Мембрана крыла без окраски, жилки окрашены.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 25.

Сравнение. Новый вид сходен с B. dimidiatus Storozhenko, 1992 из триасового местонахождения Мадыген (ладинский или карнийский ярус Кыргызстана), от которого отличается заостренной вершиной крыла, простой MP и S-образно изогнутой CuP. У B. dimidiatus вершина крыла закругленная, MP ветвится, CuP прямая (Стороженко, 1992).

Baharellinus arctous Aristov, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 5

Название вида arctous *греч.* – северный.

Голотип – ПИН, № 4887/197, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Кемеровская обл., местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, мальцевская свита, кедровские слои.

Описание (рис. 1, *д*). RS начинается в конце базальной трети крыла, начинает ветвиться сразу за его серединой, с тремя основными ветвями. MA и MP отходят от анастомоза с CuA отдельными стволами, MA начинает ветвиться перед серединой крыла, с тремя окончаниями, MP простая. CuA с редкими S-образно изогнутыми ветвями, начинает ветвиться в своей базальной трети, с тремя окончаниями. CuP изогнута вперед. A_1 простая. Ветви RS, MA, MP и CuA с изломами в местах впадения простых поперечных жилок. Мембрана крыла без окраски, жилки окрашены.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 15.

Сравнение. Новый вид сходен с B. vasilenkoi sp. nov., от которого отличается меньшими размерами, простой MP и изогнутой вперед CuP.

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО BABALIDAE ARISTOV, FAM. NOV.

Типовой род – Babala gen. nov.

Диагноз. В переднем крыле костальное и интеррадиальное поля узкие. RS рано ветвящийся, полимеризованный (с большим количеством ветвей, чем M и CuA). Основание M полностью слито с CuA, M простая (передняя ветвь медианы слита с RS, при этом основание MA редуцировано). CuA с задними ветвями в интеркубитальном поле, поздно ветвится, не разделена на CuA_1 и CuA_2.

Состав. Типовой род.

Сравнение. По полностью слитым с CuA основанию медианы и задним ветвям CuA в интеркубитальном поле новое семейство сходно с Blattogryllidae. У Babalidae медиана редуцирована до одной, судя по десклеротизации, задней ветви. У блаттогриллид развиты и MA и MP, отходящие от CuA отдельными стволами (Стороженко, 1998; Storozhenko, Aristov, 2014).

Замечания. Наблюдаемое у Babalidae строение RS и M (резкое доминирование первого по количеству ветвей над второй) является следствием слияния RS и MA, часто встречающегося у Blattogryllidae (Стороженко, 1998). Однако в данном случае свободное основание MA редуцировано (на его месте расположена тонкая поперечная жилка), что создает видимость очень большого RS при небольшой M.

Несмотря на свой палеозойский возраст, Babalidae является достаточно продвинутым семейством эоблаттидовых. Ранее нами был показан эволюционный ряд, ведущий от карбоновых Eoblattidae к современным Grylloblattidae (Eoblattidae–Cacurgidae–Daldubidae–Megakhosaridae–Blattogryllidae–Grylloblattidae). Megakhosaridae отличаются от последующих семейств свободным (не слитым с CuA) основанием M, Grylloblattidae от предыдущих – редукцией крыльев (Aristov, Rasnitsyn, 2013). Babalidae с простой M эволюционно более продвинуты, чем палеозойско-мезозойские Blattogryllidae (у последних основание M уже полно-

стью слито с CuA, но M еще с двумя ветвями), но примитивнее современных Grylloblattidae, у которых крылья полностью редуцированы.

Род Babala Aristov, gen. nov.

Название рода – от местонахождения Бабий Камень и ala *лат.* – крыло; ж. р.

Типовой вид – B. aba sp. nov.

Диагноз. Мелкие насекомые. Передний край крыла изогнут S-образно, костальное поле у середины крыла равно по ширине субкостальному. SC заканчивается в дистальной трети крыла. Основание RS расположено в базальной четверти крыла, RS начинает ветвиться в его базальной трети. Окончания RS занимают вершину и больше четверти дистальной части заднего края крыла. MP десклеротизована в своей базальной трети, простая. CuA начинает ветвиться у своей середины с тремя основными ветвями. Интеркубитальное поле расширяется к заднему краю крыла. CuP изогнута.

Видовой состав. Типовой вид.

Babala aba Aristov, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 6

Название вида – от абинской серии.

Голотип – ПИН, № 4887/521, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Кемеровская обл., местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, мальцевская свита, кедровские слои.

Описание (рис. 1, *е*). R за основанием RS изогнут S-образно. RS с семью или более ветвями. Задняя ветвь CuA с коротким концевым развилком. Поперечные жилки простые, реже Y- и H-образные. Окраска в середине крыла в виде темной полосы, идущей вдоль R.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 13.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аристов Д.С. Ревизия семейства Tomiidae (Insecta: Grylloblattida) // Палеонтол. журн. 2003. № 1. С. 32–39.

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

Аристов Д.С. Новые и малоизвестные Blattogryllidae (Insecta; Grylloblattida) из перми и триаса России, Казахстана и Кыргызстана // Палеонтол. журн. 2011. № 1. С. 59–65.

Горохов А.В. Обзор триасовых прямокрылых (Orthoptera) с описанием новых и малоизвестных таксонов. Сообщение 1 // Палеонтол. журн. 2005. № 2. С. 68–76.

Мартынов А.В. О некоторых новых материалах членистоногих животных из Кузнецкого бассейна // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1936. № 6. С. 1251–1264.

Расницын А.П., Аристов Д.С., Расницын Д.А. Насекомые у рубежа перми и раннего триаса (уржумский–оленекский века) и проблема пермотриасового кризиса биоразнообразия // Журн. общ. биол. 2013. Т. 74. № 1. С. 30–52.

Стороженко С.Ю. Новые ископаемые гриллоблаттидовые насекомые (Insecta, Grylloblattida: Blattogryllidae, Geinitziidae) из перми и мезозоя Азии // Палеонтол. журн. 1990. № 4. С. 57–65.

Стороженко С.Ю. Новые мезозойские гриллоблаттидовые насекомые (Grylloblattida) из Средней Азии // Палеонтол. журн. 1992. № 1. С. 67–75.

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

Aristov D.S. Grylloblattids of the family Chauliodítidae (=Tomiidae syn. nov.) (Insecta: Grylloblattida) from the Upper Permian of the Orenburg Region // Paleontol. J. 2004. V. 38. Suppl. 2. P. 146–149.

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

Aristov D.S., Rasnitsyn A.P. Tracing affinities of ice crawlers, stoneflies, earwigs and webspinners // Abstr. book of the 6th Intern. Congr. on Fossil Insects, Arhtropods and Amber. Byblos, Lebanon, 2013. P. 24.

Rasnitsyn A.P., Aristov D.S., Rasnitsyn D.A. 3.1. Insects of the Permian and Early Triassic (Urzhumian–Olenekian Ages) and the Problem of the Permian–Triassic Biodiversity Crisis // Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia / Ed. Aristov D.S. N.Y.: Pleiades Publ., 2013. P. 793–823. (Paleontol. J. V. 47. № 7). https://doi.org/10.1134/S0031030113070010

Storozhenko S.Yu., Aristov D.S. Review of the Paleozoic and Mesozoic families Megakhosaridae and Blattogryllidae (Insecta: Grylloblattida) // Far East. Entomol. 2014. № 271. P. 1–28.

Yan E.V., Beutel R.G., Lawrence J.F. et al. Archaeomalthus (Coleoptera, Archostemata) a 'ghost adult' of Micromalthidae from Upper Permian deposits of Siberia? // Histor. Biol. 2019. Online publ.: https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/08912963.2018.1561672. https://doi.org/10.1080/08912963.2018.1561672

Объяснения к таблице VII

Фиг. 1. Mesoblattogryllus palaeozoicus sp. nov., голотип ПИН, № 4887/195; переднее крыло.

Фиг. 2. Protoblattogryllus sibiricus sp. nov., голотип ПИН, № 4887/196; переднее крыло.

Фиг. 3. Babakhosara mediana sp. nov., голотип ПИН, № 4887/524; переднее крыло.

Фиг. 4. Baharellinus vasilenkoi sp. nov. ПИН, № 4887/554; переднее крыло.

Фиг. 5. Baharellinus arctous sp. nov., голотип ПИН, № 4887/197; переднее крыло.

Фиг. 6. Babala aba sp. nov., голотип ПИН, № 4887/521; переднее крыло.

New Gryllones Insects (Insecta: Gryllones) from the Upper Permian of Russia. Part 1. Order Eoblattida

D. S. Aristov

New insects from the Upper Permian Babii Kamen' locality (Vyatkian Stage of Russia) are described in the order Eoblattida (Insecta: Blattidea): *Mesoblattogryllus palaeozoicus* sp. nov., *Protoblattogryllus sibiricus* sp. nov., *Babakhosara mediana* gen. sp. nov. (family Megakhosaridae), *Baharellinus vasilenkoi* sp. nov., *B. arctous* sp. nov. (family Blattogryllidae) и *Babala aba* gen. et sp. nov (family Babalidae fam. nov.).

Keywords: Russia, Upper Permian, Insecta, Eoblattida, new taxa

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2020, № 1, с. 50–55

УДК 595.745:551.76–77(5)

НОВЫЕ РУЧЕЙНИКИ СЕМЕЙСТВА PHILOPOTAMIDAE (INSECTA, TRICHOPTERA) ИЗ СРЕДНЕЙ ЮРЫ СИБИРИ (МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ КУБЕКОВО)

© 2020 г. И. Д. Сукачева[a], Д. В. Василенко[a, b, *]

[a] *Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия*

[b] *Череповецкий государственный университет, Череповец, Россия*

**e-mail: lab@palaeoentomolog.ru*

Поступила в редакцию 17.01.2019 г.
После доработки 29.03.2019 г.
Принята к публикации 01.04.2019 г.

Описаны два новых и переописаны два ранее описанных вида рода Archiphilopotamus Sukatsheva, 1985: A. kubekovensis sp. nov., A. absurdus sp. nov., A. luxus Sukatsheva, 1985, A. mancus Sukatsheva, 1985 из средней юры Красноярского края. Также описан новый вид рода Juraphilopotamus (J. funeralis sp. nov.). Этот род ранее был известен только из средней юры Китая (местонахождение Даохугоу).

Ключевые слова: Insecta, ручейники, Trichoptera, средняя юра, новые виды

DOI: 10.31857/S0031031X20010122

В юре Азии находки ручейников известны из 17 местонахождений, 8 из которых находится в Средней Азии, Казахстане, Монголии и Китае, а еще 9 – в Сибири. Среди сибирских местонахождений ручейников наибольший интерес представляет Кубеково. Здесь отложения относятся к верхней подсвите итатской свиты (аален-бат) (Rasnitsyn, Quike, 2002). Свита сложена переслаивающимися серыми и темно-серыми песчаниками, алевролитами, аргиллитами, углистыми породами и пластами угля. Именно по крупным ритмам угленакопления она разделена на подсвиты (Саханова и др., 1985). По всей цепи обнажений (7 км) насекомые обнаруживаются в одних и тех же хорошо выдержанных по простиранию прослоях, сходных литологически и фаунистически, и вполне могут рассматриваться как члены единого ориктоценоза. Выдержанность насекомоносных слоев по простиранию на столь большом протяжении указывает на значительные размеры водоема. Это отличает Кубеково от остальных юрских местонахождений насекомых в Сибири. Другое отличие Кубеково – захоронение насекомых в тонких пепловых осадках, где трудно разделить автохтонных и аллохтонных насекомых. Предположительно именно аллохтонный комплекс насекомых, который нас и интересует больше всего, в Кубеково наиболее богат, хотя известен почти только по летающим стадиям. Доминируют здесь двукрылые, найдены также стрекозы, ручейники, сетчатокрылые, веснянки и скорпионницы (Жерихин, 1985; Храмов, 2017). Среди тафономически автохтонных насекомых численно преобладают личинки поденок. Второе место занимают двукрылые. К автохтонному лимническому комплексу могут быть причислены многие жуки и, возможно, водные клопы.

Сборы последних лет из этого местонахождения принесли очень богатый и разнообразный материал. Однако все находки ручейников принадлежат, скорее всего, только к двум семействам примитивного подотряда Annulipalpia – Philopotamidae Stephens, 1820 и Necrotauliidae Handlirsch, 1906. В первых сборах из Кубеково были представлены преимущественно остатки передних крыльев; в последующих, более богатых сборах присутствует уже заметное количество задних крыльев хорошей сохранности.

Найденные в Кубеково Philopotamidae в большинстве своем относятся, вероятно, к роду Archiphilopotamus Sukatsheva, 1985, описанному из первых сборов экспедиции Палеонтологического ин-та в 1981 г.

Семейство Philopotamidae является одним из наиболее примитивных семейств ручейников, находящихся в основании их филогенетического древа (Сукачева, 1973). Самые древние из них были найдены в среднем триасе Киргизии, в местонахождении Джяйлоучо (Prophilopotamus asiaticus Sukatsheva, 1973). К настоящему времени найдено более 30 видов ископаемых филопотамид из юры, мела, олигоцена и миоцена.

В мезозое они известны из отложений различного генезиса – как мелководных морских отложений (Германия, Доббертин; род Liadotaulius Handlirsch, 1939), так и отложений различных озер: крупных равнинных (Кубеково), крупных предгорных в Киргизии (местонахождение Сай-Сагул; род Dolophilodes Sukatsheva, 2004), крупных вулканических в Китае (местонахождение Даохугоу; род Juraphilopotamus Wang, Zhao et Ren, 2009) и речных стариц в Якутии (местонахождение Кемпендяй; роды Mesoviatrix Sukatcheva, 2018 и Kempia Sukatcheva, 2018). Современных филопотамид известно более 1000 видов. Они распространены по всему миру и встречаются, главным образом, в быстрых холодных ручьях, небольших речках и в прибойных зонах озер, где сохраняется требуемое этим насекомым большое количество кислорода. Кроме того, возможно, филопотамиды, как и многие водные насекомые, в юре и мелу были вытеснены насекомыми–хищниками и перешли в другие экологические ниши (Калугина, 1980; Sinitshenkova, Zherikhin, 1996).

Всего в Кубеково найдено четыре вида Archiphilopotamus. Два из них были описаны по первым сборам (A. luxus Sukatsheva, 1985 и A. mancus Sukatsheva, 1985), остальные описываются в настоящей работе по новым материалам. Благодаря использованию более совершенной оптики, в описанном ранее материале были выявлены некоторые неточности и новые детали строения передних крыльев, поэтому мы даем новые рисунки, уточненный диагноз рода Archiphilopotamus и переописания видов A. luxus и A. mancus, наравне с описаниями новых видов.

Кроме представителей рода Archiphilopotamus, в материалах из Кубеково найден новый вид рода Juraphilopotamus Wang, Zhao et Ren, 2009, описанного из средней юры Китая (местонахождение Даохугоу) (Wang et al., 2009).

Второе древнее семейство, очень часто встречающееся в юре (Liu et al., 2014) – Necrotauliidae – в Кубеково представлено пока только двумя видами: Necrotaulius kubekovi Sukatsheva, 1985 и Paratrichopteridium obscurationis Sukatsheva, 1985.

Материал, описанный в настоящей работе, хранится в коллекции Лаб. артропод Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД TRICHOPTERA

ПОДОТРЯД ANNULIPALPIA (=HYDROPSYCHINA)

СЕМЕЙСТВО PHILOPOTAMIDAE STEPHENS, 1829

Род Archiphilopotamus Sukatsheva, 1985

Типовой вид – A. luxus Sukatsheva, 1985; Кубеково, средняя юра.

Диагноз. Средней величины насекомые с довольно узкими яйцевидно-закругленными крыльями. Длина крыла в 2.7–3 раза больше его ширины. Жилкование полное, имеются все пять развилков. RS и M с четырьмя ветвями. Sc довольно короткая, с дополнительной ветвью в передних крыльях. R простой, длинный. Ячея DC короткая, закрытая. Развилок F_5 длинный. Ячея MC длиннее ячеи DC, закрытая. Ячея TC очень длинная, закрытая. Разветвления RS и M расположены базальнее середины крыла. A_1 длинная, A_2и A_3 короткие. CuP и A_1 впадают в задний край крыла на некотором расстоянии друг от друга, иногда близко. CuP часто с коленообразным, иногда десклеротизированным изгибом у места впадения в задний край крыла.

Видовой состав. Четыре вида из средней юры Кубеково.

Сравнение. Отличается от всех остальных родов и видов семейства Philopotamidae, кроме Dolophilodes shurabica Sukatsheva, 2004, очень короткой ячеей DC (в 2.2–3 раза короче своего ствола) при наличии одной дополнительной ветви Sc примерно на середине костального поля. Род Dolophilodes отличается от Archiphilopotamus очень узким костальным полем и очень крупными размерами. Аналогичный тип ячеи DC имеется и в родах Mesotrichopteridium Handlirsch, 1906 и Prophilopotamus Sukatsheva, 1973. Однако в первом случае в костальном поле всегда имеются две дополнительные ветви Sc, а во втором дополнительная ветвь находится в районе вершины Sc. Из ископаемых родов Philopotamidae новый род сходен с родом Liadotaulius Handl., 1939, известным из юрских и меловых отложений (Ansorge, 2002; Wu et al., 2012). Главные отличия нового рода состоят в имеющейся всегда ветви Sc_2 в передних крыльях, расположенной в базальной половине крыла, и более мелких размерах.

Замечания. Интересно, что род Archiphilopotamus имеет много общего с современным эндемичным австралийско-новозеландско-тасманийским родом Hydrobiosella Tillyard, 1924. Сходство проявляется в наличии короткой ячеи DC и одной дополнительной ветви Sc в костальном поле; кроме того, имеется некоторая десклеротизация окончания CuP. Однако у Hydrobiosella, в отличие от Archiphilopotamus, развилки F_3 и F_4 намного короче.

Archiphilopotamus luxus Sukatsheva, 1985

Голотип – ПИН, № 1255/190, прямой и обратный отпечатки полного переднего крыла; Кубеково, средняя юра, итатская свита.

Описание (рис. 1, *а*, *б*). Крыло довольно узкое, его длина больше ширины в 3.2 раза. Вершина крыла закруглена, расположена напротив впа-

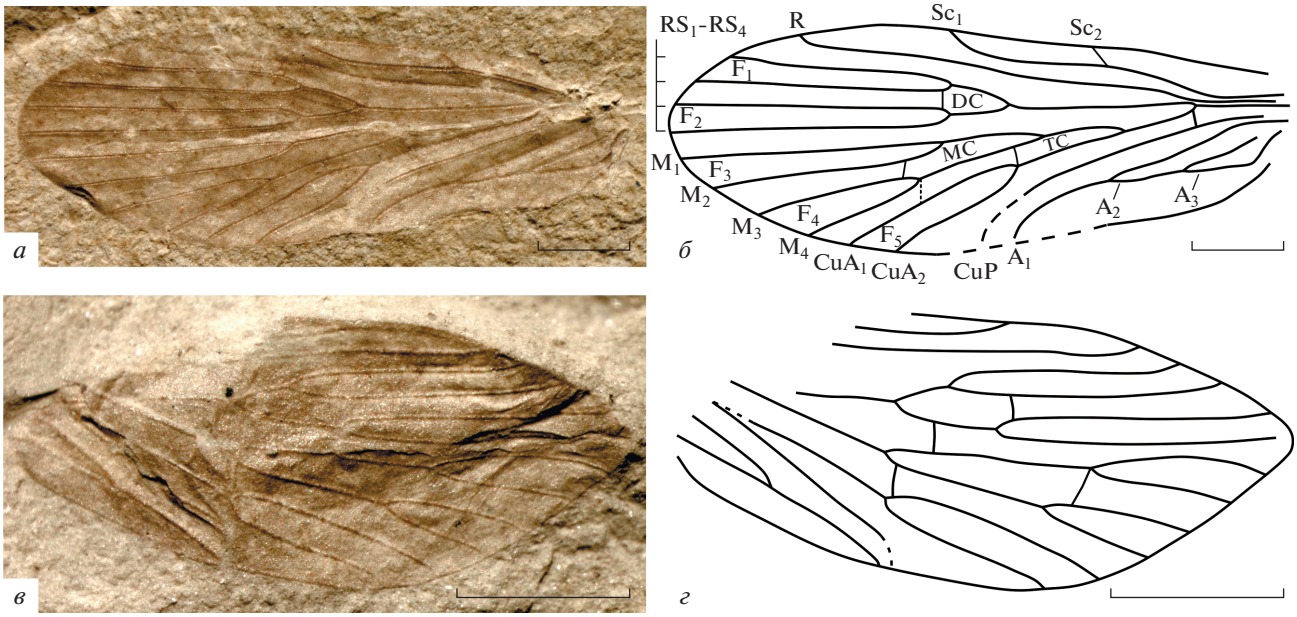


Рис. 1. Фотографии (*а*, *в*) и рисунки (*б*, *г*) жилкования крыльев ручейников семейства Philopotamidae из местонахождения Кубеково: *а*, *б* – Archiphilopotamus luxus Sukatsheva, 1985, голотип ПИН, № 1255/190; *в*, *г* – A. mancus Sukatsheva, 1985, голотип ПИН, № 1255/188. Длина масштабной линейки здесь и на следующих рисунках 1 мм.

дения RS_4 в край крыла. Наибольшая ширина крыла на уровне впадения CuA_2 в задний край. Передний край прямой. Костальное поле широкое, несколько шире субкостального. Sc короткая, впадает в костальный край на уровне начала развилков F_1 и F_2. R слабоизогнутый у вершины. Субкостальное поле довольно узкое. Дополнительная ветвь Sc косая, расположена на уровне впадения A_2 в A_1 на середине второй четверти длины крыла. RS четырехветвистая, имеется поперечная жилка r-rs_1. Стволы RS_{1+2} и RS_{3+4} одинаковой длины. Ячея DC закрыта прямой поперечной жилкой rs_2–rs_3, расположенной дистально от оснований развилков F_1 и F_2 на равном расстоянии от них. M разветвляется проксимальнее места разветвления RS. Ствол M_{1+2} в 1.4 раза короче ствола M_{3+4}. Ячея MC длинная, закрыта косой поперечной жилкой m_2–m_3. Развилок F_5 в 1.1 раза длиннее развилка F_4. Ячея TC закрыта слабо косой поперечной жилкой m_{3+4}-cua_1. CuP с резким изгибом перед впадением в задний край крыла, изогнутая часть десклеротизована. A_1 впадает в задний край крыла проксимальнее CuP и проксимальнее середины длины крыла. A_2 и A_3 короткие.

Размеры в мм: длина крыла 6.5, ширина 2.0.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Кроме голотипа, паратипы ПИН, №№ 1255/693 и 1255/1591 из того же местонахождения.

Archiphilopotamus mancus Sukatsheva, 1985

Голотип – ПИН, № 1255/188, прямой отпечаток вершинной половины крыла; Кубеково, средняя юра, итатская свита.

Описание (рис. 1, *в*, *г*). Вершина крыла слабо вытянута, расположена против окончания ветви RS_4. Sc довольно короткая, впадает в костальный край на уровне начала развилка F_2. Ствол RS_{1+2} в 2 раза короче ствола F_2. Ячея DC закрыта слабо косой поперечной жилкой rs_2–rs_3, расположенной дистальнее начала развилков F_1 и F_2. M разветвляется на одном уровне с точкой ветвления RS. Ствол M_{1+2} в 1.3 раза длиннее ствола M_{3+4}. Ячея MC длинная, в 1.8 раза длиннее ячеи DC, закрыта слабо косой жилкой m_2–m_3. Развилок F_5 в 1.5 раза длиннее развилка F_4. CuP с резким десклеротизованным изгибом перед впадением в задний край крыла. Остальные детали строения крыла не сохранились.

Размеры в мм: длина сохранившейся части крыла 3.0, ширина 1.5.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Кроме голотипа, паратип ПИН, № 1255/1607 из того же местонахождения.

Archiphilopotamus kubekovensis Sukatsheva et Vasilenko, sp. nov.

Название вида от местонахождения Кубеково.

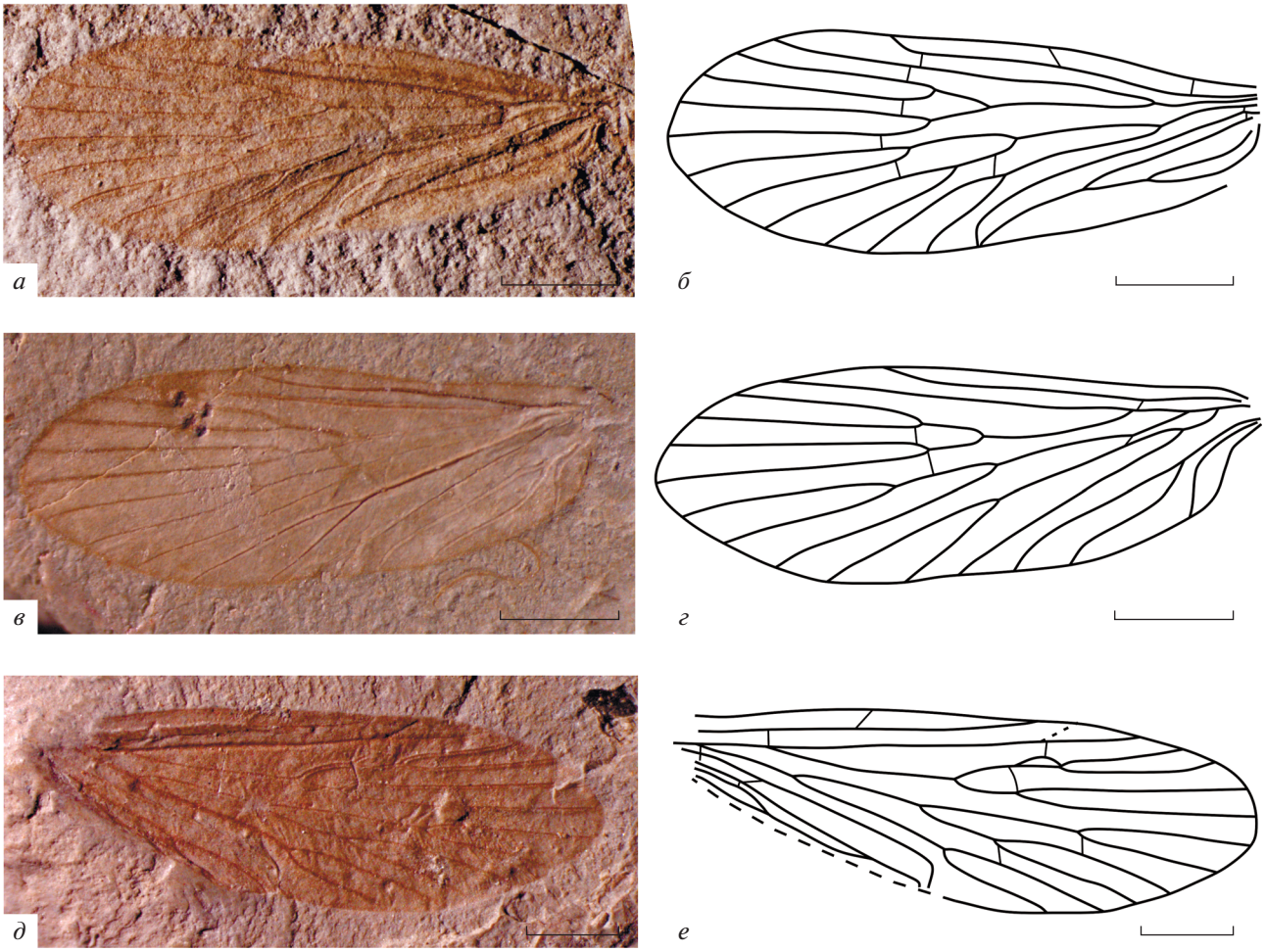


Рис. 2. Фотографии (*а*, *в*, *д*) и рисунки (*б*, *г*, *е*) жилкования крыльев ручейников семейства Philopotamidae из местонахождения Кубеково: *а*–*г* – Archiphilopotamus kubekovensis sp. nov. (*а*, *б* – голотип ПИН, № 1255/1594; *в*, *г* – экз. ПИН, № 1255/1601); *д*, *е* – A. absurdus sp. nov., голотип ПИН, № 1255/696.

Голотип – ПИН, № 1255/1594, прямой и обратный отпечатки полного переднего крыла; Кубеково, средняя юра, итатская свита.

Описание (рис. 2, *а*, *б*). Крыло довольно узкое, его длина больше ширины в 2.7 раза. Вершина крыла закруглена, расположена напротив впадения RS_4 в край крыла. Наибольшая ширина крыла на уровне впадения CuA_2 в задний край. Передний край крыла прямой. Костальное поле широкое, несколько шире субкостального. Sc оканчивается на уровне начала развилка F_3, примерно на середине третьей четверти длины крыла. Добавочная ветвь Sc косая, расположена на уровне впадения A_2 в A_1 на середине второй четверти длины крыла. У вершины Sc имеется прямая поперечная жилка sc-r. Ячея DC закрыта прямой поперечной жилкой rs_2–rs_3, расположенной на равном расстоянии (немного дистальнее) от оснований развилков F_1 и F_2. Ячея MC средней длины, закрыта прямой поперечной m_2–m_3. Ствол развилка F_3 длиннее ствола F_4 в 1.2 раза. RS разветвляется чуть дистальнее места разветвления M. Развилок F_5 в 1.1 раза короче F_4. Ячея TC закрыта косой поперечной жилкой m_{3+4}-cua_1. Резкий загиб CuP к заднему краю крыла несколько десклеротизован. A_1 впадает в край крыла рядом с местом впадения CuP, несколько дистальнее середины длины крыла. A_2 в 1.5 раза длиннее A_3.

Размеры в мм: длина крыла 5.0, ширина 2.3.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Замечания. Найденное в Кубеково заднее крыло (ПИН, № 1255/1601, рис. 2, *в*, *г*) Archiphilopotamus мы условно относим к A. kubekovensis sp. nov. Оно характеризуется следующими признаками: крыло довольно узкое, длина больше ширины в 2.7 раза. Наибольшая ширина крыла на уровне впадения CuA_2 в задний край крыла. Вершина крыла слегка вытянута, расположена напротив окончания RS_4. Субкостальное поле в средней части по ширине равно костальному; Sc довольно

короткая, оканчивается на середине третьей четверти длины крыла, чуть дистальнее разветвления RS_{1+2} и RS_{3+4}. R прямой. DC короткая, закрыта поперечной rs_2–rs_3; RS_{1+2} и RS_{3+4} разветвляются на одном уровне. F_4 отсутствует. F_3 начинается дистальнее всех имеющихся развилков. Имеется прямая поперечная rs_4-m_{1+2}. M разветвляется почти на одном уровне с разветвлением RS. Развилок F_5 большой, островершинный. CuP короткая, прямая, оканчивается на середине длины крыла. A_1 и A_2 изгибаются параллельно, соединяясь у вершины. A_3 очень короткая, изогнутая.

Материал. Кроме голотипа, паратип ПИН, № 1255/1591 из того же местонахождения.

Archiphilopotamus absurdus Sukatsheva et Vasilenko, sp. nov.

Название вида absurdus *лат.* – странный, нелепый.

Голотип – ПИН, № 1255/696, прямой отпечаток полного переднего крыла; Кубеково, средняя юра, итатская свита.

Описание (рис. 2, *д*, *е*). Крыло довольно узкое, его длина больше ширины в 3 раза. Вершина крыла расположена у впадения RS_4 в край крыла. Субкостальное поле по ширине равно костальному. Sc довольно короткая, оканчивается дистальнее начала развилка F_4, в середине третьей четверти длины крыла. Ячея DC закрыта прямой поперечной жилкой rs_{1+2}–rs_{3+4}, при этом передняя жилка DC очень толстая, а задняя тонкая. Как и у других видов Archiphilopotamus из Кубеково, развилок F_1 берет начало от верхнего конца поперечной жилки rs_{1+2}–rs_{3+4}. Однако жилка RS_{1+2} очень быстро изгибается к RS_1, выклинивается и начинается снова на некотором расстоянии, образуя уже настоящий развилок F_1. В результате ячея DC такая же короткая, как у всех видов Archiphilopotamus, хотя ствол F_1 получается намного длиннее ствола F_2, а развилок F_1 короче развилка F_2. Ствол развилка F_1 в 1.5 раза длиннее ствола F_2. Ячея MC средней длины, закрыта поперечной жилкой m_{1+2}–m_3. M разветвляется несколько проксимальнее разветвления RS. Ствол развилка F_3 в 1.8 раза длиннее ствола F_4. Развилок F_5 довольно узкий, равен по длине развилку F_4. Ячея TC закрыта поперечной жилкой m_{3+4}-cua_1. CuP и A_1 впадают в задний край крыла близко друг к другу, чуть проксимальнее середины длины крыла. CuP с резким коленообразным изгибом. Анальная область почти не сохранилась.

Размеры в мм: длина крыла 6.5, ширина 2.0.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Замечания. Четкий коленообразный изгиб у вершины CuP имеется и у некоторых современных представителей семейства Philopotamidae, например, у рода Wormaldia McLachlan, 1865, особенно у вида W. subnigra McLachlan, 1865. Интересно, что резкий изгиб и последующее выклинивание жилки RS_{1+2} напоминает округлые “бляшки” на радиальных жилках некоторых мезозойских ручейников типа Oncovena sharategensis Ivanov et Novokshonov, 1975 (Dysoneuridae) из местонахождения Шар-Тэг в Монголии.

Материал. Голотип.

Определительная таблица видов рода Archiphilopotamus Sukatsheva, 1985 по изолированным передним крыльям

1(4) Крылья не более 5.0 мм.

2(3) Ствол развилка F_1 короче ствола F_2.....A. mancus Sukatsheva, 1985

3(2) Ствол развилка F_1 равен стволу F_2.....A. kubekovensis sp. nov.

4(1) Крылья больше 5.0 мм.

5(6) Ствол развилка F_3 короче ствола F_4.....A. luxus Sukatsheva, 1985

6(5) Ствол развилка F_3 длиннее ствола F_4.....A. absurdus sp. nov.

Род Juraphilopotamus Wang, Zhao et Ren, 2009

Juraphilopotamus funeralis Sukatsheva et Vasilenko, sp. nov.

Название вида funeralis *лат.* – погребенный.

Голотип – ПИН, № 1255/1593, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Кубеково, средняя юра, итатская свита.

Описание (рис. 3, *а*, *б*). Крыло довольно узкое, его длина больше ширины примерно в 2.7 раза. Передний край крыла прямой. Вершина крыла не сохранилась. Наибольшая ширина крыла на уровне впадения CuA_2 в задний край крыла. Субкостальное поле немного уже костального. Sc довольно длинная, оканчивается на уровне окончания CuA_2 несколько дистальнее середины третьей четверти длины крыла. Ветвь Sc косая, расположена на уровне начала ветвления M. R прямой, с большим островершинным развилком. Ячея DC закрыта. Стволы развилков F_1 и F_2 одинаковой длины. M разветвляется проксимальнее точки разветвления RS. Ствол F_3 длиннее ствола F_4 в 1.6 раза. Ячеи MC и TC закрытые. Развилок F_5 длинный, его вершина расположена немного проксимальнее середины длины крыла. Имеются поперечные жилки: r–rs_1 на уровне окончания Sc; поперечная, закрывающая DC rs_{1+2}–rs_3; rs_4–m_{1+2}; косая m_2–m_3 и слабокосая m_{3+4}-cua_1. CuP и A_1 впадают в задний край крыла в одной точке немного проксимальнее середины длины крыла.

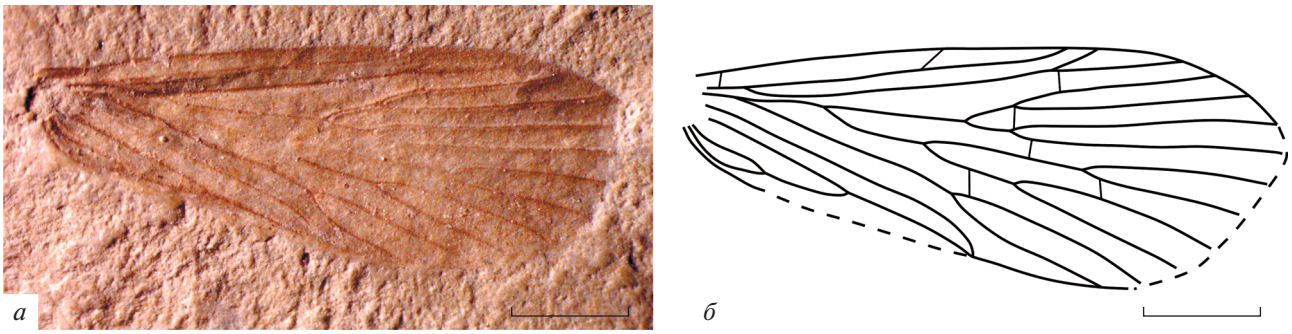


Рис. 3. Фотография (*а*) и рисунок (*б*) жилкования крыла ручейника семейства Philopotamidae из местонахождения Кубеково Juraphilopotamus funeralis sp. nov., голотип ПИН, № 1255/1593.

CuP плавно изгибается перед своим окончанием. A_2 короче A_1 в 1.7 раза. A_3 почти вдвое короче A_2.

Размеры в мм: длина крыла 5.0, ширина 2.0.

Сравнение. Новый вид отличается от описанного ранее J. lubricus Wang, Zhao et Ren, 2009 более остроконечной формой развилка на R, более коротким развилком F_4, более короткой ячеей DC и гораздо меньшими размерами (длина крыла J. lubricus – 11–12 мм).

Материал. Голотип.

* * *

Авторы выражают глубокую благодарность А.Г. Пономаренко (ПИН РАН) и В.Д. Иванову (СПбГУ) за ценные советы и консультации. Работа поддержана Программой Президиума РАН “Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов” и выполнена в рамках проекта РФФИ № 18-04-00322.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Жерихин В.В. Насекомые // Юрские континентальные биоценозы Южной Сибири и сопредельных территорий. М.: Наука, 1985. С. 100–131 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 213).

Калугина Н.С. Насекомые в экосистемах прошлого // Историческое развитие насекомых. М.: Наука, 1980. С. 224–240 (Тр. ПИН АН СССР. Т. 178).

Саханова Н.С. Спорово-пыльцевые комплексы угленосных отложений Каннского бассейна // Тр. Межведомственного совета по разработке унифицированных схем Сибири (1956). Докл. по стратигр. мезозойских и кайнозойских отложений. Л.: Гостоптехиздат, 1957. С. 34–41.

Сукачева И.Д. Новые ручейники (Trichoptera) из мезозоя Средней Азии // Палеонтол. журн. 1973. № 3. С. 100–107.

Храмов А.В. Юрские сетчатокрылые (Insecta: Neuroptera) Западной Сибири // Палеонтол. журн. 2017. № 1. С. 58–65.

Ansorge I. Revision of the “Trichoptera” described by Geinitz and Handlirsch from the lower Toarcian of Dobbertin (Germany) based on new material // Proc. 10th Intern. Symp. Trichoptera – Nova Suppl. Ent. Keltern. 2002. V. 15. S. 55–74.

Liu Y., Zhang W. Yao Y., Ren D. A new fossil of Necrotauliidae (Insecta: Trichoptera) from the Jiulongshan Formation of China and its taxonomic significance // PLOS one. 2014. P. 1–11.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114968

Rasnitsyn A.P., Quicke D.L. (eds.). History of Insects. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. 517 p.

Sinitshenkova N.D., Zherikhin V.V. Mesozoic lacustrine biota: extinction and persistence of communities // Paleontol. J. 1996. V. 30. № 6. P. 710–715.

Wang M., Zhao Y., Ren D. New fossil caddisfly from Middle Jurassic of Daohugou, Inner Mongolia, China (Trichoptera, Philopotamidae) // Progr. in Natur. Sci. 2009. V. 19. P. 1427–1431.

Wu H., Huang D. A new species of Liadotaulius (Insecta: Trichoptera) from the Middle Jurassic of Daohugou, Inner Mongolia // Acta Geol. Sin. 2012. V. 86. № 2. P. 320–324.

New Caddisflies (Insecta, Trichoptera) Philopotamidae from the Middle Jurassic of Siberia (Kubekovo Locality)

I. D. Sukacheva, D. V. Vasilenko

The following new taxa are described: *Archiphilopotamus kubekovensis* sp. nov., *A. absurdus* sp. nov. and two taxa are redescribed: *A. luxus* Sukatsheva, 1985 and *A. mancus* Sukatsheva, 1985 from the Middle Jurassic of Russia (Kubekovo locality). A new species *Juraphilopotamus funeralis* sp. nov. is described. This genus was known only from the Middle Jurassic of China (Daohugou locality).

Keywords: Insecta, caddisflies, Trichoptera, Middle Jurassic, new species

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2020, № 1, с. 56–65

УДК 567.587.2:551.781.51(479)

НОВЫЙ РОД И ВИД СКУМБРИЕВЫХ РЫБ (PERCIFORMES, SCOMBROIDEI, SCOMBRIDAE) ИЗ НИЖНЕГО ОЛИГОЦЕНА КАВКАЗА

© 2020 г. А. Ф. Банников*

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

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

Поступила в редакцию 29.03.2019 г.
После доработки 02.04.2019 г.
Принята к публикации 03.04.2019 г.

Из нижнего олигоцена (нижний майкоп, пшехский горизонт) Северо-Западного Кавказа и Абхазии (реки Белая, Пшеха и Гумиста) описан новый род и вид скумбриевых рыб Caucombrus histiopterygius gen. et sp. nov. Новый таксон отличается от остальных известных Scombridae, как ископаемых, так и современных, высоким парусоподобным первым спинным плавником. Остеологические признаки Caucombrus gen. nov. позволяют сближать его с королевскими макрелями (подсемейство Scomberomorinae). Предполагается, что C. histiopterygius gen. et sp. nov. или близкий к нему вид Caucombrus gen. nov. населял в середине олигоцена и морской бассейн на территории Рейнского грабена (ФРГ).

Ключевые слова: Scombridae, новый род и вид, нижний олигоцен, Кавказ

DOI: 10.31857/S0031031X20010031

Из нижнеэоценовых – среднемиоценовых отложений с территории бывшего СССР описано девять родов и 18 видов скумбриевых рыб (семейство Scombridae) и несколько неопределенных до вида форм (Банников, 1985, 2010; Monsch, Bannikov, 2012; Nazarkin, Bannikov, 2014); кроме того, пока остаются неописанными собранные относительно недавно материалы по скумбриевым из базального эоцена р. Хеу (Кабардино-Балкария) и разновозрастных отложений, обнажающихся по р. Пшехе (Апшеронский р-н Краснодарского края): среднеэоценовых (кумский горизонт), нижне-среднемиоценовых (тархан–чокрак) и верхнемиоценовых (средний сармат). Ниже приведено описание нового рода и вида Scombridae, Caucombrus histiopterygius gen. et sp. nov., из нижнего олигоцена (нижний майкоп, пшехский горизонт) Северо-Западного Кавказа и Абхазии (реки Белая, Пшеха и Гумиста).

Семейство Scombridae традиционно помещают в подотряд Scombroidei отряда окунеобразных (Perciformes) (Берг, 1940; Collette et al., 1984; Банников, 1985, 2010; Nelson, 2006 и др.). В последнее время, однако, на смену традиционной классификации организмов зачастую приходит формальная кладистическая систематика, построенная на компьютерной обработке молекулярных данных и часто противоречащая морфологическим свидетельствам. Результат кладистического анализа не всегда отражает реальные родственные связи (Вислобокова, 2019). В кладистической систематике скумбриевидным придается ранг отряда (Wiley, Johnson, 2010; Near et al., 2012, 2013; Betancur-R. et al., 2013, 2017; Nelson et al., 2016 и др.) в “отделе (division) Percomorphacea” (Wiley, Johnson, 2010), “кладе Pelagia” (Miya et al., 2013) или “серии Pelagiaria” (Betancur-R. et al., 2017). Высокие таксоны кладистической иерархии морфологически гетерогенны, что признают и сами кладисты (Miya et al., 2013); это побуждает нас использовать традиционную, естественную систематику. Трудно всерьез отнестись к объединению в одну кладу скумбриевидных и игловидных (Syngnathiformes), предлагаемому кладистами (Near et al., 2012; Betancur-R. et al., 2013, 2017): в морфологии рыб этих групп нет ничего общего. Следует отметить, что еще Э. и И. Ле Дануа (Le Danois, Le Danois, 1963) предприняли попытку выделения “отряда Scombres” на основании гипуростегии хвостового скелета. Однако этот признак связан с активным плаванием рыб, и в “отряде Scombres” оказались объединены многие не родственные семейства (Банников, 1985).

В семействе Scombridae выделяют от двух (Fraser-Brunner, 1950; Collette, Russo, 1979; Collette, Nauen, 1983; Collette et al., 1984) до пяти (Starks, 1910) подсемейств. Монотипический род Gasterochisma Richardson из Южного океана представляет собой сестринскую группу всех других современных скумбриевых (Santini et al., 2013) и

обычно выделяется в подсемейство Gasterochismatinae (Fraser-Brunner, 1950; Collette, Russo, 1979; Collette, Nauen, 1983; Collette et al., 1984). Остальные скумбриевые либо подразделяются на подсемейства Scombrinae, Scomberomorinae и Thunninae (Банников, 1985, 2010), либо включаются в единое подсемейство Scombrinae, внутри которого выделяются современные трибы Scombrini, Scomberomorini, Sardini и Thunnini (Collette, Nauen, 1983; Collette et al., 1984) и ископаемая Eocoelopomini (Monsch, Bannikov, 2012). Подсемейство Scomberomorinae (или триба Scomberomorini), помимо нескольких ископаемых родов, основанных на скудном материале (Банников, 1985), включает в себя королевских макрелей (род Scomberomorus Lacepède) и ваху (род Acanthocybium Gill), характеризующихся сжатым с боков (а не веретеновидным) телом и увеличенным (до 64) числом позвонков (Collette, Nauen, 1983; Collette et al., 1984). Молекулярные данные (Santini et al., 2013) противоречат монофилии Scomberomorini и Sardini, выявляя кладу Acanthocybium + + Gymnosarda.

Описанный ниже Caucombrus histiopterygius gen. et sp. nov. из нижнего олигоцена Кавказа обнаруживает значительное сходство с королевскими макрелями и ваху, но отличается озублением и высоким парусоподобным первым спинным плавником. Опубликованный недавно (Monsch, Micklich, 2018) каталог скумбриевидных рыб из олигоценового местонахождения Грубе Унтерфельд (Фрауэнвайлер; Баден-Вюртемберг, ФРГ), хранящихся в нескольких коллекциях в Германии (преимущественно в Гессенском земельном музее, Дармштадт), содержит сведения о нескольких экземплярах, сходных с новым таксоном. К. Монш и Н. Миклих отнесли этих рыб к Neocybium lingulatum (von Meyer, 1846) (Monsch, Micklich, 2018, с. 101–107, рис. 24, 25), отметив, что это единственный олигоценовый вид рода Neocybium Leriche, 1908. Однако Cybium lingulatum von Meyer описан по фрагментарному челюстному материалу и должен относиться к роду Scomberomorus (Банников, 1985, 2010). Что касается рода Neocybium, его типовой вид N. rostratum Leriche, 1908 из олигоцена Бельгии имеет существенно менее крупные зубы (Leriche, 1910), чем Caucombrus histiopterygius gen. et sp. nov. и германские экземпляры с высоким первым спинным плавником. Можно предположить, что среди материала из местонахождения Грубе Унтерфельд, определенного Моншем и Миклихом (Monsch, Micklich, 2018) как “Neocybium lingulatum”, имеются экземпляры, представляющие как род Neocybium, так и Caucombrus gen. nov. Местонахождение Грубе Унтерфельд, сформированное на Рейнском грабене, несколько моложе северокавказских местонахождений: оно датируется зоной NP23 (Maxwell et al., 2016), а последние – зоной NP20–21 (Попов и др., 2019).

Материал, описанный в настоящей статье, в основном собран автором в нескольких экспедициях и хранится в коллекции Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН).

Замечания М.В. Назаркина и Н.В. Зеленкова позволили улучшить статью. Фотографии выполнены С.В. Багировым (ПИН).

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

ПОДОТРЯД SCOMBROIDEI

СЕМЕЙСТВО SCOMBRIDAE RAFINESQUE, 1815

Род Caucombrus Bannikov, gen. nov.

Название рода – от Кавказа и рода Scomber L., 1758; м. р.

Типовой вид – Caucombrus histiopterygius gen. et sp. nov.

Диагноз. Тело удлиненное, веретеновидное; его высота существенно уступает длине головы. Хвостовой стебель короткий и тонкий. Голова заостренная спереди, ее длина 2.5–3.9 раза укладывается в стандартной длине тела (SL). Ширина нейрокрания более чем вдвое уступает его длине. Гребень supraoccipitale относительно невысокий. Глаза относительно небольшие, диаметр орбиты не превышает 23% длины головы. Рот крупный, конечный, не выдвижной; верхняя челюсть выступает вперед. Восходящий отросток praemaxillare слит с сочленовным, протяженный в основании; его антеродорсальный край скошен. Сочленение нижней челюсти находится под задней четвертью орбиты. Зубы в челюстях относительно редко сидящие, довольно крупные, заостренные, однорядные, в основном сжатые с боков; несколько передних зубов изогнутые, конические. Praeoperculum слабо изогнуто, его нижняя ветвь короткая, а свободный край ровный (у мальков с шипиками). Позвонков 52–54, из них 24–26 абдоминальные и 28 каудальные; около половины задних туловищных позвонков несут парапофизы, сильно удлиняющиеся назад. Тела позвонков хвостового стебля постепенно укорачиваются к терминальному позвонку и не несут костного латерального киля. Остистые отростки позвонков очень тонкие, несколько передних невральных отростков слегка расширены медиально. Ребра относительно длинные, сильно наклонены назад. Спинные плавники соприкасаются в основании, первый из них протяженный и очень высокий спереди, парусовидный. В первом спинном плавнике около 22 очень тонких колючек; во втором спинном плавнике небольшая колючка и около 11 довольно коротких мягких лучей; дорсальных дополнительных плавничков около 11. В анальном плавнике две небольших колючки и около 10 мягких лучей, вентральных дополнительных

плавничков около 11. Анальный плавник сдвинут назад относительно начала второго спинного. Грудные плавники умеренной длины. Брюшные плавники короткие, прикрепляются непосредственно перед грудными. Хвостовой плавник глубоко вырезанный, в нем 17 главных лучей, а также многочисленные верхние и нижние дополнительные (procurrent) лучи. Гипуростегия сильно развита. Чешуя очень мелкая, циклоидная.

Видовой состав. Типовой вид из нижнего олигоцена Кавказа и, возможно, неописанный олигоценовый вид из Германии.

Сравнение. Имея все диагностические признаки семейства Scombridae (см. Банников, 1985, 2010), Caucombrus gen. nov. отличается от остальных известных скумбриевых, как ископаемых, так и современных, высоким парусоподобным первым спинным плавником. Кроме того, новый род отличается от современного Gasterochisma (единственного представителя подсемейства Gasterochismatinae) очень мелкой, а не крупной чешуей, большим числом позвонков (52–54 против 44 у Gasterochisma) и дополнительных плавничков (11 против 6–7). Автор считает обоснованным подразделение остальных Scombridae на подсемейства Scombrinae, Scomberomorinae и Thunninae (Банников, 1985, 2010). От первого из них Caucombrus gen. nov. резко отличается гораздо бóльшим числом позвонков (52–54 против 31 у Scombrinae), лучей в первом спинном плавнике (22 против не более 13) и дополнительных плавничков. Тунцовые (Thunninae), в отличие от Caucombrus gen. nov., имеют “корсет” из увеличенных чешуй в районе грудных плавников и обычно не более 46 позвонков [лишь современный вид Sarda sarda (Bloch) имеет 50–55 позвонков: Collette, Nauen, 1983]. Кроме того, тела позвонков хвостового стебля нового рода постепенно укорачиваются к терминальному позвонку и не несут костного латерального киля, тогда как у тунцовых второй и третий преуральные позвонки (pu) резко укорочены, а несколько предшествующих им позвонков несут костный латеральный киль.

Таким образом, особенности остеологии Caucombrus gen. nov. указывают на его принадлежность к подсемейству королевских макрелей Scomberomorinae (sensu Банников, 1985, 2010). Это подсемейство включает два современных рода – монотипный Acanthocybium и богатый видами Scomberomorus – и несколько ископаемых родов, известных преимущественно по фрагментарным материалам. По молекулярным данным (Santini et al., 2013), Acanthocybium образует сестринскую группу с родом тунцовых Gymnosarda Gill. Тело ваху (Acanthocybium) несколько более удлиненное, чем у нового таксона, а число позвонков существенно выше (62–64 против 52–54). В то же время, у ваху невысокий первый спинной плавник, меньше дополнительных плавничков (девять против 11) и другое озубление: челюстные зубы относительно мелкие и многочисленные (числом около 50: Devaraj, 1975), треугольные, сжатые с боков, тесно сидящие; длина основания восходящего отростка praemaxillare существенно превышает таковую Caucombrus gen. nov. Новый таксон обнаруживает существенное сходство с родом Scomberomorus в форме тела и меристических признаках; число его позвонков укладывается в пределы изменчивости Scomberomorus (41–56; Collette, Nauen, 1983; Collette, Russo, 1984), но туловищных позвонков больше (24–26, а у Scomberomorus – не более 22). Из 18 современных видов Scomberomorus большинство имеет менее 50 позвонков, но у S. guttatus (Bloch et Schneider) обычно имеется 50–51 позвонок, у S. munroi Collette et Russo – 51, у S. maculates (Mitchill) – 52, а у S. multiradiatus Munro – даже 55 позвонков (Collette, Nauen, 1983; Collette, Russo, 1984). У Scomberomorus меньше, чем у Caucombrus gen. nov., колючек в первом спинном плавнике, но больше лучей в спинном и анальном плавниках (Collette, Russo, 1984, табл. 9–11). Наконец, у Scomberomorus более широкий нейрокраний, никогда не бывает парусовидного спинного плавника, а все челюстные зубы сжаты с боков, треугольные, тогда как у нового рода несколько передних зубов изогнутые, конические.

Озубление Caucombrus gen. nov. (сочетание сжатых с боков зубов с коническими спереди) отличает его от ископаемых родов Scomberomorinae, описанных по фрагментарному челюстному и краниальному материалу, у которых неизвестно наличие или отсутствие парусовидного спинного плавника: у Aramichthys Signeux, 1959, Palaeocybium Monsch, 2005 и Neocybium Leriche, 1908 зубы сжаты с боков, треугольные, а у Landanichthys Dartevelle et Casier, 1949, Duplexdens Monsch, 2005, Wetherellus Casier, 1966, Scombramphodon Woodward, 1901 и Sphyraenodus Agassiz, 1844 зубы только конические (Банников, 1985; Monsch, 2005 и др.).

Для некоторых видов двух из трех эоценовых родов, включенных в incertae sedis трибу Eocoelopomini (Monsch, Bannikov, 2012), Eocoelopoma Woodward, 1901 и Palaeothunnus Bannikov, 1978, в дополнение к краниальному материалу, известен посткраний. Число позвонков у эоцелопомовых существенно меньше, чем у Caucombrus gen. nov. (до 41 против 52–54 у Caucombrus), а наличие парусовидного спинного плавника не отмечено. Все три рода Eocoelopomini (Eocoelopoma, Palaeothunnus и Micrornatus Monsch, 2005) имеют конические зубы в челюстях.

Caucombrus histiopterygius Bannikov, sp. nov.

Название вида от ιστίον *греч.* – парус и πτερόν *греч.* – перо, по парусоподобному первому спинному плавнику.

Голотип – ПИН, № 5419/14, отпечаток полного скелета с противоотпечатком задней половины тела; Краснодарский край, Апшеронский р-н, р. Пшеха напротив хут. Горный Луч; нижний олигоцен, пшехский горизонт, планорбелловые слои.

Описание (рис. 1–4). Описание вида в основном основано на двух относительно крупных экземплярах (рис. 1), остальной материал представляет собой молодь и мальков (см. рис. 3). Тело удлиненное, веретеновидное, с коротким и тонким хвостовым стеблем; его высота почти в 1.5 раза уступает длине головы. Голова коническая, заостренная спереди, ее длина до 3.9 раза укладывается в SL. Высота хвостового стебля в 5.5 раза меньше высоты тела. Глаза относительно небольшие, диаметр орбиты не превышает 23% длины головы. Рот крупный, конечный, не выдвижной; верхняя челюсть выступает вперед.

Нейрокраний невысокий, почти прямой парасфеноид проецируется примерно посередине орбиты. Ширина нейрокрания более чем вдвое уступает его длине (рис. 2). Гребень supraoccipitale невысокий. Этмоидный район черепа умеренно длинный. В орбите имеются окостенения склеротики. Сохранность не позволяет различить подглазничные кости. Нижнечелюстное сочленение расположено под задней четвертью орбиты. В верхней челюсти praemaxillare и maxillare тесно связаны друг с другом и образуют единый блок. Верхняя челюсть лишь слегка короче нижней. Praemaxillare удлиненное, его восходящий отросток слит с сочленовным, протяженный в основании. Антеродорсальный край восходящего отростка скошен, его длина в 2.5 раза или более уступает длине альвеолярной ветви praemaxillare. Зубы в верхней челюсти однорядные, относительно редко сидящие, довольно крупные, заостренные, в основном сжатые с боков; несколько передних зубов изогнутые, конические. На противоотпечатке паратипа ПИН, № 1413/826 praemaxillare сохранилось наилучше; в нем насчитывается около 20 зубов, а кость покрыта продольной струйчатостью. Наиболее крупные зубы расположены в средней части кости; рострально (вероятно, и каудально) зубы постепенно укорачиваются. Maxillare удлиненное, очень слабоизогнутое, плотно примыкает к praemaxillare дорсолатерально. Maxillare узкое спереди, слабо расширяется и уплощается дистально, оканчиваясь округленной пластинкой. Supramaxillare различимо плохо. Нижняя челюсть невысокая, ее высота почти в 4 раза уступает длине. Длина нижней челюсти составляет около 62% длины головы и соответствует длине по меньшей мере 10 последних туловищных позвонков. Симфиз невысокий, косой, со слабо намеченным подбородочным выступом. Неподалеку от симфиза на внутренней части dentale имеется отверстие сосуда. Dentale образует бóльшую часть нижней челюсти, с глубокой вырезкой на заднем крае; нижний отросток кости примерно одной длины с верхним. Вырезка на антеровентральном крае dentale (характерная для Scomberomorus: Collette, Russo, 1984, с. 579) едва намечена. Озубление нижней челюсти сходно с таковым верхней челюсти. Angulo-articulare по площади меньше, чем dentale, и плотно прилегает к нему сзади. Сочленовный отросток angulo-articulare довольно короткий, но крепкий, крючковидный, покрыт продольной струйчатостью; retroarticulare не различимо. Hyomandibulare имеет форму перевернутой буквы L, с удлиненным передним мыщелком (для сочленения со sphenoticum); ось кости очень слабо наклонена вперед от вертикали. Метаптеригоид соединяет hyomandibulare с quadratum и ограничивает орбиту постеро-вентрально. Quadratum умеренно широкое, округло-треугольное, с утолщенным постеровентральным краем и небольшим сочленовным мыщелком. От ectopterygoideum различимы передний стержень и треугольный постеровентральный отросток, которым кость сочленяется с передним краем quadratum. Относительно крупное плоское entopterygoideum образует дно орбиты. От palatinum различима лишь задняя часть на паратипе № 1413/826, где кость выявляет короткую наружную ветвь для сочленения с ectopterygoideum и более длинную плоскую внутреннюю ветвь. Жаберная крышка умеренно широкая. Praeoperculum довольно крупное, плоское, слабо вогнуто вдоль утолщенного переднего края. Нижняя ветвь предкрышки несет следы ветвей предкрышечного канала сейсмосенсорной системы. Свободный край предкрышки шиповатый у мальков (см. рис. 3, *б*), ровный у более крупных экземпляров. Operculum крупное, плоское, широкое; его нижний край приострен. Передний выступ suboperculum слабый.

Кости гиоидного комплекса сохранились неполно. На паратипе № 1413/826 видны сочлененные между собой ceratohyale, epihyale и urohyale (рис. 2). Ceratohyale – плотная удлиненная кость, вогнутая как по верхнему, так и по нижнему краю, наиболее высокая в задней части. Ceratohyale несет антеровентральный выступ для сочленения с вентральным hypohyale. Если это не артефакт сохранности, ceratohyale имеет в передней части узкую щель параллельно верхнему краю кости (“beryciform foramen”: McAllister, 1968). Epihyale по форме приближается к равностороннему треугольнику, с ceratohyale сочленяется швом в средней части контакта (цератогиально-эпигиальный шов: McAllister, 1968). От пластинчатого

Рис. 1. Caucombrus histiopterygius gen. et sp. nov.: *а* – голотип ПИН, № 5419/14, полный скелет; Краснодарский край, Апшеронский р-н, р. Пшеха напротив хут. Горный Луч; нижний олигоцен, пшехский горизонт, планорбелловые слои; *б* – паратип ПИН, № 1413/826, неполный, частично расчлененный скелет; Адыгея, р. Белая выше ст. Абадзехской; возраст тот же. Масштабная линейка 1 см.

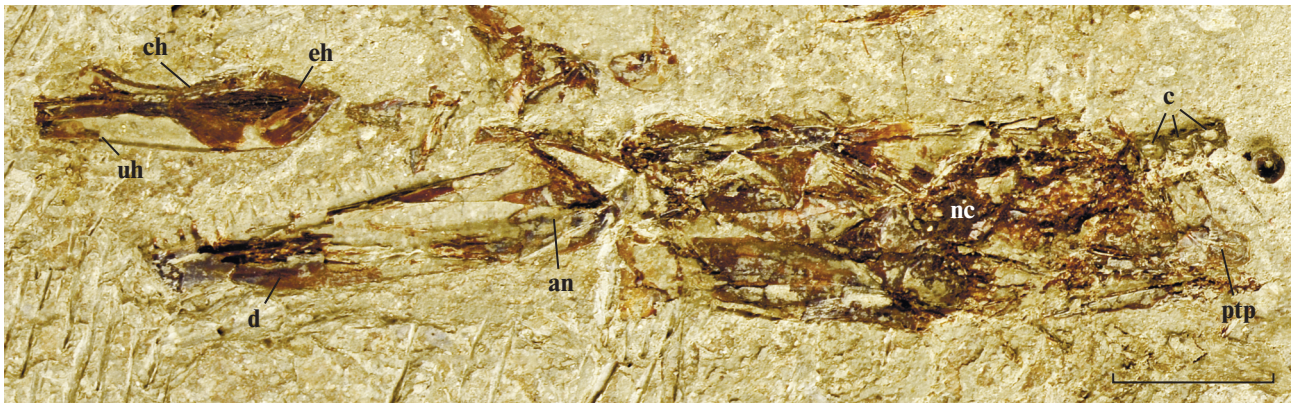


Рис. 2. Caucombrus histiopterygius gen. et sp. nov., паратип ПИН, № 1413/826, разрозненные нейрокраний (изнутри), нижняя челюсть (сбоку) и часть гиоидной дуги (сбоку); Адыгея, р. Белая выше ст. Абадзехской; нижний олигоцен, пшехский горизонт, планорбелловые слои. Обозначения: an – angulo-articulare, c – первые позвонки, ch – ceratohyale, d – dentale, eh – epihyale, nc – нейрокраний, ptp – posttemporale, uh – urohyale. Масштабная линейка 5 мм.

удлиненного urohyale распознаются только невысокий передний конец и утолщенный нижний край. Точное число саблевидных, тонких radii branchiostegi неизвестно. Несколько разрозненных, в основном озубленных костей скелета жаберного аппарата сохранились на паратипе № 1413/826.

Позвонков 52–54, из них 24–26 туловищные и 28 каудальные [подсчитано по голотипу и паратипам ПИН, № 1413/826 (туловищные позвонки) и ПИН, № 1413/827 (хвостовые позвонки)]. Длина туловищной части позвоночника в 1.14 раза короче хвостовой его части. Линия позвоночника обычно слегка сигмоидно изогнута, приподнята спереди. Тела позвонков почти квадратные в латеральном аспекте, слегка пережатые посередине. Средние позвонки несут с каждой стороны по два продольных гребня, разделяющих три латеральные впадины (как у Neocybium и Acanthocybium) (то есть имеют “midlateral fossa”: Monsch, Micklich, 2018). Большинство остистых отростков очень тонкие и относительно длинные, прямые или, чаще, изогнутые. Несколько передних невральных отростков слегка расширены медиально. Передние гемальные отростки отходят от передней части позвонков. На передних хвостовых и задних туловищных позвонках сильно развиты гемальные презигапофизы. Около половины задних туловищных позвонков несут прямые узкие парапофизы, сильно удлиняющиеся каудально. Наклон парапофизов меняется с переднего на задний в каудальном направлении. Ребра относительно длинные, тонкие, сильно наклонены назад; передние из них прикрепляются к телам позвонков, а задние – к дистальной части парапофизов. Epineuralia различимы плохо.

Хвостовой скелет почти полностью скрыт гипуростегией (раздвоенными основаниями лучей хвостового плавника). Тела позвонков хвостового стебля постепенно укорачиваются к терминальному позвонку и не несут костного латерального киля. Второй преуральный позвонок заметно укорочен, его невральный гребень редуцирован, а гемальный отросток явно автогенный. Хвостовой плавник умеренно крупный, глубоко вырезанный, состоит из 17 главных лучей (I8-7I). Длина наибольших лучей равна 18–19% SL. Верхние и нижние дополнительные лучи относительно многочисленные, их не менее десяти.

Posttemporale – плоская эллиптическая кость с двумя сильными передними отростками, связывающими грудной пояс с нейрокранием. Cleithrum крупное, изогнутое, вогнутое спереди. Границы coracoideum, scapula и пекторальных radialia не различимы. Postcleithrum узкое, ребровидное. Грудной плавник среднего размера, его полная длина неясна. Точное число лучей в грудном плавнике неизвестно, но их не менее 15.

Тазовые кости узкие, клиновидные. Брюшные плавники короткие, прикрепляются непосредственно перед грудными, каждый состоит из слабой колючки и пяти мягких лучей. У мальков (см. рис. 3, *б*) брюшные плавники довольно длинные.

Спинные плавники соприкасаются в основании, первый из них протяженный и очень высокий спереди, парусовидный; в нем около 22 очень тонких колючек, постепенно укорачивающихся назад. Высота плавника короче длины его основания, но существенно превышает максимальную высоту тела. У голотипа дистальные концы колючек первого спинного плавника не сохранились, а у паратипа № 1413/826 высота плавника равна длине 17.5 задних туловищных позвонков. Самые длинные шипы первого спинного плавника – четвертый или пятый. Первая колючка сверхштатная, она примерно в 1.4 раза короче самого длинного шипа. Птеригиофоры первого спинного плавника узкие, клиновидные, с косо ориентиро-

Рис. 3. Caucombrus histiopterygius gen. et sp. nov., паратипы: *а* – ПИН, № 1413/827, молодой экз. без нейрокрания; *б* – ПИН, № 1413/828, малек, полный скелет; *в* – ПИН, № 1413/829, малек, скелет без хвостового плавника; Адыгея, р. Белая выше ст. Абадзехской; нижний олигоцен, пшехский горизонт, планорбелловые слои. Масштабная линейка 5 мм.

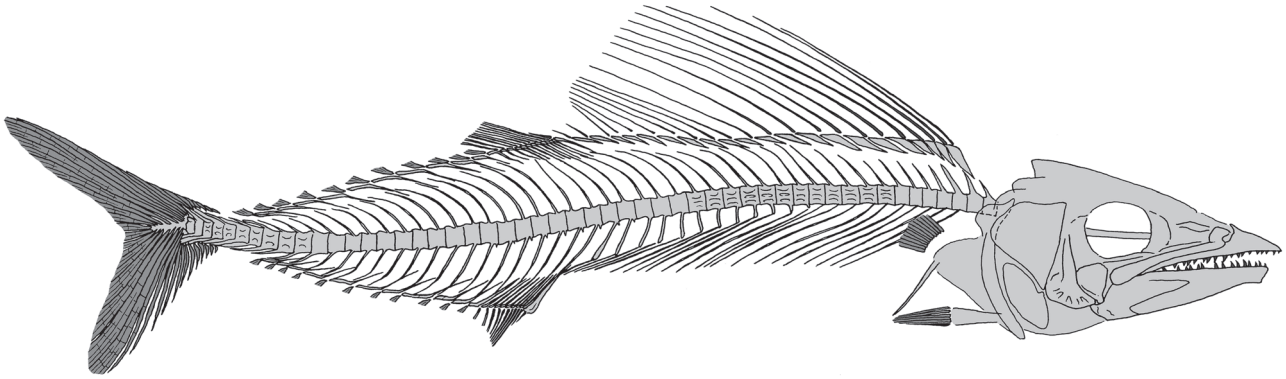


Рис. 4. Caucombrus histiopterygius gen. et sp. nov., реконструкция скелета (чешуя не показана).

ванной проксимальной частью, едва доходящей до концов невральных отростков позвонков. Число птеригиофоров примерно соответствует числу невральных отростков позвонков, расположенных под первым спинным плавником.

Второй спинной плавник у голотипа начинается на вертикали третьего хвостового позвонка, в нем один жесткий и около 11 довольно коротких мягких лучей. Лучи расположены очень тесно, в задней части плавника несколько более разрежены. Передний мягкий луч самый длинный, каудально лучи укорачиваются. Высота второго спинного плавника превышает длину его основания. Дорсальных дополнительных плавничков у голотипа 11. Птеригиофоры второго спинного плавника очень узкие. В каудальном направлении птеригиофоры постепенно укорачиваются, и на них появляется все более удлиняющийся дистальный горизонтальный участок. Межневральные промежутки под вторым спинным плавником вмещают проксимальные концы двух птеригиофоров каждый. У птеригиофоров дополнительных плавничков дистальная часть сопоставима по длине с проксимальной, при этом кзади птеригиофоры распрямляются. Под задним концом птеригиофора последнего дополнительного плавничка расположен еще один узкий свободный птеригиофор.

Анальный плавник сходен со вторым спинным по форме и размерам, но сдвинут назад относительно начала второго спинного. В анальном плавнике две слабые колючки (передняя – сверхштатная, короче задней) и около 10–11 мягких лучей. Передний ветвящийся луч самый длинный, каудально лучи укорачиваются. Анальный плавник без резкой границы переходит в дополнительные плавнички, которых у голотипа насчитывается 11. Птеригиофоры анального плавника очень узкие, сходны по форме с противолежащими птеригиофорами второго спинного плавника и также укорачиваются спереди назад. Первый анальный птеригиофор заметно толще остальных. Проксимальные концы двух–трех птеригиофоров входят в межгемальные промежутки над анальным плавником. Птеригиофоры нижних дополнительных плавничков сходны с противолежащими птеригиофорами верхних дополнительных плавничков.

Чешуя очень мелкая, тонкая, циклоидная, образует сплошной покров на теле. Боковая линия не прослеживается.

Размеры в мм. SL голотипа – 171, длина головы – около 47. SL самых маленьких экземпляров: паратип ПИН, № 1413/828 – 20; экз. ПИН, № 3363/192 – 19.

В процентах к SL голотипа: длина головы – 26, высота тела – 17, первое предорсальное расстояние – 30, второе предорсальное расстояние – 65, преанальное расстояние – 67, вентроанальное расстояние – 37, длина наибольших лучей первого спинного плавника – >19, длина наибольших лучей хвостового плавника – 18.

Возрастные изменения. У мальков относительная длина головы существенно больше, чем у взрослых рыб (2.5 раза укладывается в SL). С возрастом уменьшается относительная длина брюшных плавников, а сочленение нижней челюсти перемещается назад под заднюю четверть орбиты; в онтогенезе утрачиваются шипы на свободном крае praeoperculum.

Сравнение. Caucombrus gen. nov. известен по одному виду.

Замечания. Каталог скумбриевидных рыб из олигоценового местонахождения в Германии Грубе Унтерфельд (Фрауэнвайлер) (Monsch, Micklich, 2018) содержит сведения о нескольких экземплярах, сходных с новым таксоном. Монш и Миклих (Monsch, Micklich, 2018, с. 101–107, рис. 24, 25) отнесли этих рыб к Neocybium lingulatum (von Meyer). Однако вид lingulatum должен относиться к роду Scomberomorus (см. выше), а для рода Neocybium характерны значительно менее крупные зубы, чем описаны в Каталоге. Германский материал обычно в той или иной степени расчленен,

что затрудняет его определение. Однако сохранность по меньшей мере трех изображенных экземпляров (Monsch, Micklich, 2018, рис. 24c, d; 25c, d) позволяет различить высокий, парусообразный спинной плавник, подобно Caucombrus histiopterygius gen. et sp. nov. При описании этих экземпляров авторы указывают близкую к кавказскому таксону позвонковую формулу (Monsch, Micklich, 2018, с. 105, 106) (25–26 + 25–26, против 24–26 + 28 у C. histiopterygius) и наличие "midlateral fossa" на средних позвонках, как у C. histiopterygius. Судя по фотографиям, зубы у германских рыб имеют сходные с кавказским таксоном размеры; Монш и Миклих (Monsch, Micklich, 2018) описывают их как острые, несколько сжатые латерально и загнутые внутрь, то есть схожие с таковыми C. histiopterygius. У последнего несколько передних зубов изогнутые, конические, что не отмечено Моншем и Миклихом для германских рыб; впрочем, для распознавания этого признака необходима очень хорошая сохранность передней части челюстей, как у паратипа ПИН, №№ 1413/826.

Таким образом, можно предположить, что Caucombrus histiopterygius gen. et sp. nov. или близкий к нему вид рода Caucombrus gen. nov. населял в середине олигоцена (зона NP23: Maxwell et al., 2016) морской бассейн на территории Рейнского грабена.

Распространение. Северо-Западный Кавказ и Абхазия; нижний олигоцен, пшехский горизонт.

Материал. Помимо голотипа, четыре паратипа ПИН, №№ 1413/826–829 из планорбеллового слоя р. Белой (Адыгея) и два экземпляра мальков из эолискового слоя: экз. ПИН, № 1413/830 с р. Белой (Адыгея) и экз. ПИН, № 3363/192 с р. Гумиста (Абхазия).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банников А.Ф. Ископаемые скумбриевые СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1985. Т. 210. 111 с.

Банников А.Ф. Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые колючеперые рыбы (Teleostei, Acanthopterygii). М.: ГЕОС, 2010. LXI + 244 с.

Берг Л.С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых // Ежегодн. Зоол. музея АН СССР. 1940. Т. 5. С. 87–517.

Вислобокова И.А. О новых подходах изучения эволюции макротаксонов и концепции экона // Палеонтол. журн. 2019. № 1. С. 3–12.

Попов С.В., Табачникова И.П., Банников А.Ф. и др. Лектостратотип майкопской серии по р. Белая выше г. Майкопа (Западное Предкавказье) в его олигоценовой части // Стратигр. Геол. корреляция. 2019. Т. 27. № 3. С. 70–92.

Betancur-R. R., Broughton R.E., Wiley E.O. et al. The tree of life and a new classification of bony fishes // PLOS Currents Tree of Life. 2013. P. 1–41.

Betancur-R. R., Wiley E.O., Arratia G. et al. Phylogenetic classification of bony fishes // BMC Evol. Biol. 2017. 17:162. P. 1–40.
https://doi.org/10.1186/s12862-017-0958-3

Collette B.B., Nauen C.E. FAO species catalogue. Vol. 2. Scombrids of the World. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos, and related species known to date. Rome: FAO, 1983. VII + 137 p. (FAO Fish. Synop. № 125. V. 2).

Collette B.B., Potthoff T., Richards W.J. et al. Scombroidei: development and relationships // Ontogeny and systematics of fishes / Ed. Moser H.G., Richards W.J., Cohen D.M. et al. Lawrence: Allen Press, 1984. P. 591–620 (Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. № 1).

Collette B.B., Russo J.L. An introduction to the Spanish mackerels, genus Scomberomorus // Publ. Gulf States Mar. Fish. Comm. 1979. V. 4. P. 3–16.

Collette B.B., Russo J.L. Morphology, systematics, and biology of the Spanish mackerels (Scomberomorus, Scombridae) // Fish. Bull. 1984. V. 82. № 4. P. 545–692.

Devaraj M. Osteology and relationships of the Spanish mackerels and seerfishes of the tribe Scomberomorini // Ind. J. Fish. 1975. V. 22. № 1/2. P. 1–67.

Fraser-Brunner A. The fishes of the family Scombridae // Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 12. 1950. V. 3. № 26. P. 131–163.

Le Danois E., Le Danois Y. L'ordre des Scombres // Mém. Inst. Franç. Afr. Noire. 1963. № 68. P. 153–192.

Leriche M. Les poissons oligocènes de la Belgique // Mém. Mus. Roy. Hist. Natur. Belg. 1910. T. 5. P. 229–363.

Maxwell E.E., Alexander S., Bechly G. et al. The Rauenberg fossil Lagerstätte (Baden-Württemberg, Germany): A window into early Oligocene marine and coastal ecosystems of Central Europe // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2016. V. 463. P. 238–260.

McAllister D.E. The evolution of branchiostegals and associated opercular, gular, and hyoid bones, and the classification of teleostome fishes, living and fossil // Bull. Nat. Mus. Can. 1968. V. 221. 239 p.

Miya M., Friedman M., Satoh T.P. et al. Evolutionary origin of the Scombridae (tunas and mackerels): Members of a Paleogene adaptive radiation with 14 other pelagic fish families // PLOS One. 2013. V. 8. № 9. P. e73535:1–19.

Monsch K.A. Revision of the scombroid fishes from the Cenozoic of England // Trans. Roy. Soc. Edinburgh: Earth Sci. 2005 (2004). V. 95. P. 445–489.

Monsch K.A., Bannikov A.F. New taxonomic synopses and revision of the scombroid fishes (Scombroidei, Perciformes), including billfishes, from the Cenozoic of territories of the former USSR // Earth and Environ. Sci. Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 2012 (2011). V. 102. P. 253–300.

Monsch K.A., Micklich N. Catalogue of the scombroid fishes from the Grube Unterfeld ("Frauenweiler") fossil site at Rauenberg (Baden-Württemberg, S. Germany) // Current Research in Vertebrate Paleontology 4 / Eds Gruber G., Micklich N. Darmstadt, 2018. P. 7–154 (Kaupia. Darmst. Beitr. Naturges. H. 22).

Nazarkin M.V., Bannikov A.F. Fossil mackerel (Actinopterygii: Scombridae: Scomber) from the Neogene of south-

western Sakhalin, Russia // Zoosyst. Ross. 2014. V. 23. № 1. P. 158–163.

Near T.J., Dornburg A., Eytan R.I. et al. Phylogeny and tempo of diversification in the superradiation of spiny-rayed fishes // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2013. V. 110. P. 12738–12743.

Near T.J., Eytan R.I., Dornburg A. et al. Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2012. V. 109. P. 13698–13703.

Nelson J.S. Fishes of the World. 4th ed. Hoboken, NJ: Wiley, 2006. 601 p.

Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. Fishes of the World. 5th ed. Hoboken, NJ: Wiley, 2016. 707 p.

Santini F., Carnevale G., Sorenson L. First molecular scombrid timetree (Percomorpha: Scombridae) shows recent radiation of tunas following invasion of pelagic habitat // Ital. J. Zool. 2013. V. 80. P. 210–221.

Starks E.C. The osteology and mutual relationships of the fishes belonging to the family Scombridae // J. Morphol. 1910. V. 21. P. 77–100.

Wiley E.O., Johnson G.D. A teleost classification based on monophyletic groups // Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts / Eds Nelson J.S., Schultze H.-P., Wilson M.V.H. Munich: Verl. Dr. F. Pfeil, 2010. P. 123–182.

A New Genus and Species of Scombrid Fishes (Perciformes, Scombroidei, Scombridae) from the Lower Oligocene of the Caucasus

A. F. Bannikov

A new genus and species of scombrid fish *Caucombrus histiopterygius* gen. et sp. nov. is described from the Lower Oligocene (Lower Maikopian, Pshekha regional state) of the north-western Caucasus and Abkhazia (rivers Belaya, Pshekha and Gumista). A new taxon differs from the other known Scombridae, both fossil and Recent, by the high and sail-like first dorsal fin. Osteological characters of *Caucombrus* gen. nov. allow to propose its relationships with the Spanish mackerels (subfamily Scomberomorinae). It is assumed that either *C. histiopterygius* gen. et sp. nov. or the related species of *Caucombrus* gen. nov. inhabited the Mid-Oligocene sea basin on the territory of the Rhine Graben (Germany).

Keywords: Scombridae, new genus and species, Lower Oligocene, Caucasus

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2020, № 1, с. 66–69

УДК 567.953(47)

НАИБОЛЕЕ ДРЕВНИЙ СЛУЧАЙ НЕОПЛАСТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ КОСТНОЙ ТКАНИ У ТЕТРАПОД

© 2020 г. И. В. Новиков[a, b, *], П. А. Гайдук[c, **], А. В. Грибанов[d, ***], А. Н. Иванов[e], А. В. Новиков[f], И. А. Стародубцева[g, ****]

[a]Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия
[b]Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия
[c]ООО "Пи Эс Ай", Санкт-Петербург, Россия
[d]ООО "Рэмси Диагностика Рус.", Санкт-Петербург, Россия
[e]СПб ГБУЗ Городская поликлиника № 60, Санкт-Петербург, Россия
[f]Российский государственный университет им. А.Н. Косыгина, Москва, Россия
[g]Государственный Геологический музей им. В.И. Вернадского РАН, Москва, Россия
*e-mail: inovik@paleo.ru
**e-mail: hallosalut@yandex.ru
***e-mail: gav667@yandex.ru
****e-mail: iraidastar@mail.ru

Поступила в редакцию 04.02.2019 г.
После доработки 02.04.2019 г.
Принята к публикации 02.04.2019 г.

Приведены результаты изучения новообразования костной ткани на нижней челюсти у раннемезозойской темноспондильной амфибии Benthosuchus korobkovi Ivachnenko из местонахождения Тихвинское (Верхнее Поволжье, Ярославская обл.; нижний триас, нижнеоленекский подъярус). Применение мультиспиральной компьютерной томографии позволяет с достаточной степенью достоверности сделать вывод о неопластическом (опухолевом) характере данного патологического образования. Наиболее вероятный диагноз: не одонтогенная остеома, также не исключены гемангиома и фиброзная дисплазия.

Ключевые слова: ранний оленек, темноспондильной амфибии, неоплазия

DOI: 10.31857/S0031031X20010092

Случаи патологических изменений костной ткани у древних докайнозойских позвоночных отмечались и описывались в литературе неоднократно. В большинстве случаев они являлись следствием прижизненных механических повреждений – укусов, ударов или переломов костей (Курзанов, 1992; Лебедев, 1993; Gallagher et al., 1998; Степанов и др., 2004, 2006; Everhart, 2008; Lebedev et al., 2009 и др.), реже – были вызваны экто- или эндопаразитами, деятельностью патогенных бактерий и микобактерий, нарушением обмена веществ, старческими нарушениями и другими причинами (Moodie, 1923; Лебедев, 1993; Molnar, 2001; Степанов и др., 2005, 2006; Lukševičs et al., 2009 и др.).

Среди подобных изменений наибольшая часть зафиксирована у различных мезозойских рептилий – динозавров, ихтиоптеригий, завроптеригий и мозазавров. В отношении древних амфибий доступные данные по скелетным аномалиям сравнительно скудны и в основном касаются морфологических нарушений – например, затрагивающих топографию покровных костей черепа или развитие позвонков (Gubin et al., 2000; Witzmann, 2007; Witzmann et al., 2014). Единственный описанный ранее случай патологического опухолевидного изменения костной ткани у этих животных относится к одной из костей черепной крыши у раннетриасового (позднеоленекского) темноспондила Parotosuchus sp. из местонахождения Федоровка (=Окуневское: Новиков, 2018) в бассейне р. Кобры (Губин и др., 2001). Микроскопический и рентгеновский анализы, а также данные рентгеновской компьютерной томографии этой патологии позволили выявить наиболее древнюю из известных злокачественную опухоль у позвоночных (паростальная остеосаркома).

Частота встречаемости патологических нарушений на ископаемом материале, как правило, зависит от величины имеющейся выборки и сте-

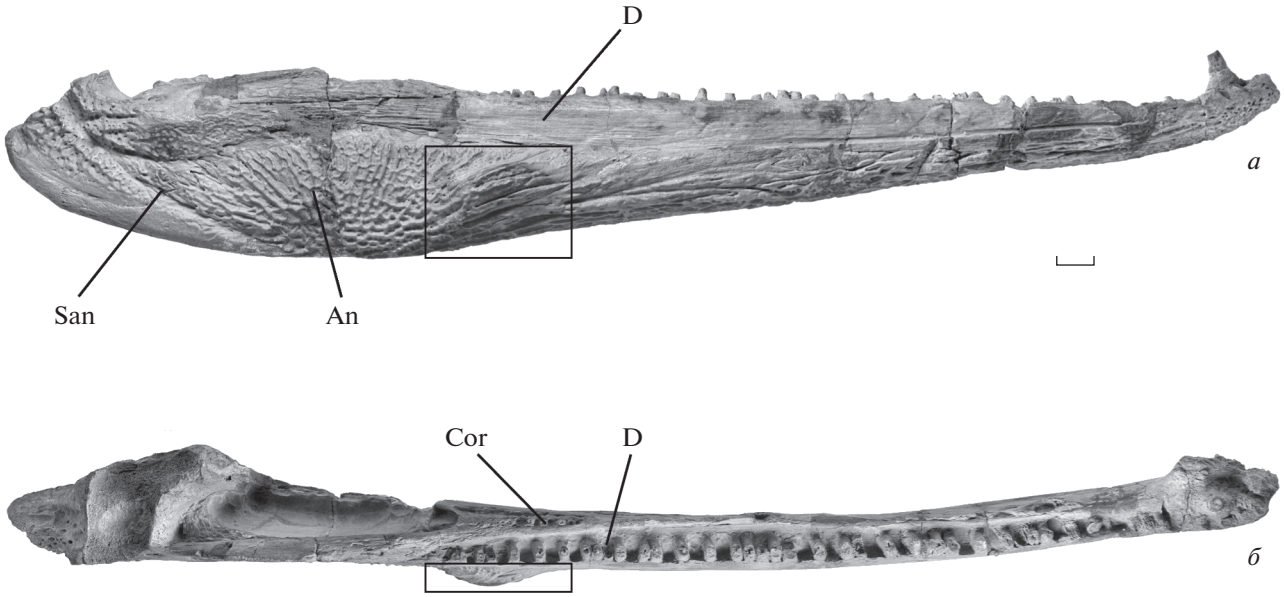


Рис. 1. Benthosuchus korobkovi Ivachnenko, экз. № ГГМ-0277-14/ПВ-00650, правая ветвь нижней челюсти: *а* – с лабиальной стороны, *б* – сверху; Ярославская обл., Рыбинский р-н, местонахождение Тихвинское; нижний триас, нижнеоленёкский подъярус, рыбинский горизонт, рыбинская свита. Прямоугольником выделена область новообразования. Обозначения: An – angulare, Cor – coronoideum, D – dentale, San – supraangulare. Длина масштабной линейки 10 мм.

пени сохранности остатков. В этом отношении, если говорить о раннетриасовых амфибиях, уникальным является раннеоленекское местонахождение Тихвинское в Верхнем Поволжье (Ярославская обл.; рыбинский горизонт), которое по количеству и сохранности собранного костного материала, а также по общему разнообразию известной отсюда биоты (темноспондильные амфибии, архозавры, рыбы, членистоногие, моллюски, макрофлора) не имеет аналогов в нижнем триасе Восточной Европы (Киселев и др., 2003). Собранные здесь многочисленные остатки амфибий (черепа, нижние челюсти и их фрагменты, изолированные кости посткраниального скелета; колл. ПИН, № 3200, более 600 экз.) принадлежат видам Benthosuchus korobkovi Ivachnenko, Thoosuchus yakovlevi (Riabinin) и Wetlugasaurus angustifrons Riabinin (Новиков, 2018). Этот массовый материал неоднократно использовался при изучении индивидуальной и возрастной изменчивости у первых двух форм (Гетманов, 1981, 1986, 1989), а также для выявления аномалий в строении дермального скелета (Gubin et al., 2000). Литология осадков, вмещающих эти остатки, указывает на их формирование в спокойных условиях мелководья, что способствовало сохранению тончайших деталей строения скелетных элементов (см. Гетманов, 1989).

Из указанного местонахождения Тихвинское происходит правая ветвь нижней челюсти Benthosuchus korobkovi, несущая патологическое изменение костной ткани, описываемое ниже. Образец хранится в Государственном геологическом музее им. В.И. Вернадского (ГГМ), Москва (экз. № ГГМ-0277-14/ПВ-00650) и принадлежал крупному животному с черепом длиной не менее 40 см и общей длиной тела около 1.6 м. На лабиальной стороне образца, в передней части угловой кости имеется локальное вздутие костной ткани округлой продольно-вытянутой формы с вогнутым верхним контуром, образующее с телом челюсти тупой угол до ~135° и не нарушающее покровного орнамента (рис. 1; табл. VIII, см. вклейку). Длина новообразования – 29.8 мм, ширина – до 17.5 мм и максимальная толщина – до 6.8 мм (табл. VIII, фиг. 2 и 3).

Выбор возможностей для специального исследования данной патологии объективно ограничивался тем фактом, что речь идет о музейном экспонате из основного фонда хранения, что исключает возможность нарушения его целостности при анализе. По этой причине образец не мог быть распилен с целью получения тонких срезов для последующего микроскопического исследования, а также подвернут химическому исследованию. Этим определялось использование не инвазивных (не разрушающих образец) способов исследования, в данном случае, методов лучевой диагностики. Среди последних наиболее информативными для визуализации внутренних структур и постановки диагноза являются магнитно-резонансная томография (МРТ) и мультиспиральная компьютерная томография (МСКТ). Однако первый из этих методов не мог быть приме-

нен ввиду ряда ограничений по химическому составу исследуемого объекта; поэтому в качестве основного метода исследования была избрана МСКТ.

Исследование было выполнено на медицинском компьютерном томографе Optima CT660 General Electric (64 – срезовый), установленном на базе медицинского диагностического центра “Рэмси Диагностика” (г. Санкт-Петербург). При сканировании был применен режим “для внутреннего уха” – программы с шагом сканирования 0.625 мм и с последующей цифровой реконструкцией и достраиванием промежуточных виртуальных срезов методом линейной интерполяции до достижения величины шага срезов в 0.3 мм. Для визуализации полученных данных было использовано программное обеспечение GE AW Volume Share 5. Технические параметры выполненной МСКТ, выбранные экспериментальным путем как наиболее подходящие для исследования образца, состоящего в основном из вещества с высокими и чрезвычайно высокими коэффициентами ослабления рентгеновского излучения, следующие:

а) режим сканирования:

– смещение стола томографа за один оборот рентгеновской трубки – 0.625 мм;

– напряжение тока на рентгеновской трубке – 140 кВ;

– сила тока на рентгеновской трубке – 170 мА;

б) диапазон электронного окна (в единицах Хаунсфилда[1]: HU):

– WW (Window Width, ширина окна) = = –3000...+3000,

– WL (Window Level, уровень окна) = +595.

В результате проведенного исследования было установлено, что структура кости нижнечелюстной ветви диффузно уплотнена до +1800...+3000 HU (табл. VIII). По контуру визуализируется слой компактного вещества (+3000 HU), предположительно, кортикальный слой кости, толщиной от 0.6 мм до 0.9 мм, который прослеживается по всей поверхности образца. Под кортикальной пластиной определяется слоистая структура кости. Структура локального вздутия (новообразования) плотнее окружающей фоссилизированной костной ткани (+2691...+2993 HU) (табл. VIII, фиг. 2 и 3).

Исходя исключительно из рентгенологических признаков рассматриваемого локального вздутия (патологии) (более плотная структура по сравнению с таковой окружающего вещества окаменевшей костной ткани, поверхностное расположение, округлая форма, отсутствие связи с альвеолами зубов и ровные гладкие контуры, позволившие сохранить интактной характерную наружную скульптуру кости), наиболее вероятным диагнозом представляется не одонтогенная остеома латеральной поверхности угловой кости правой ветви нижней челюсти.

Кроме возможного формирования описанного новообразования по сценарию развития остеомы, когда локальное патологическое уплотнение костной ткани (и, соответственно, рост коэффициента ослабления излучения, наблюдаемое на рентгенограммах) происходило прижизненно, мы не исключаем возможности, когда костное вещество прижизненно подвергалось патологической деструкции с образованием полости и посмертным, в процессе фоссилизации, заполнением этой полости веществом с более высоким коэффициентом ослабления рентгеновского излучения. Последнему сценарию могут удовлетворять следующие диагнозы (нозологические единицы): гемангиома кости и фиброзная дисплазия. В качестве наименее вероятных, но стоящих упоминания, также следует перечислить аневризматическую костную кисту, злокачественную остеобластому и низко дифференцированную остеосаркому. В любом случае мы имеем дело с древнейшим (начало раннеоленекского века раннего триаса) известным нам случаем неопластического (опухолевого) образования у тетрапод. Следует отметить, что при описании полученных результатов исследования были использованы диагностические критерии медицинской рентгенологии ввиду отсутствия данных по рентгенологии скелета современных и ископаемых амфибий.

* * *

Авторы признательны Т.Н. Ивановой (ГБУЗ ГКБ им. Е.О. Мухина ДЗМ, Москва), Л.Н. Вылегжаниной (Медицинский центр “Рэмси Диагностика” в С.-Петербурге) и П.Ю. Ушатову (ООО “Пи Эс Ай”, С.-Петербург) за консультации относительно основного метода исследования. Работа выполнена в рамках государственной программы повышения конкурентоспособности Казанского (Приволжского) федерального ун-та среди ведущих мировых научно-образовательных центров.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гетманов С.Н. О некоторых закономерностях роста черепа у бентозухид // Палеонтол. журн. 1981. № 2. С. 110–116.

Гетманов С.Н. О характере индивидуальной изменчивости черепа у бентозухид в связи с развитием трема-

[1] Шкала единиц Хаунсфилда (денситометрических показателей, англ. HU) – шкала линейного ослабления излучения по отношению к дистиллированной воде, рентгеновская плотность которой была принята за 0 HU (при стандартных давлении и температуре).

тозаврового плана организации // Палеонтол. журн. 1986. № 2. С. 81–91.

Гетманов С.Н. Триасовые амфибии Восточно-Европейской платформы. М.: Наука, 1989. 102 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 236).

Губин Ю.М., Петровичев Н.Н., Соловьев Ю.Н. и др. Новообразование покровных костей черепа раннетриасовой амфибии // Вопр. онкологии. 2001. Т. 47. № 4. С. 449–455.

Киселев Д.Н., Баранов В.Н., Муравин Е.С. и др. Атлас геологических памятников природы Ярославской обл. Ярославль: Изд-во ЯГПУ, 2003. 120 с.

Курзанов С.М. Гигантский протоцератопсид из верхнего мела Монголии // Палеонтол. журн. 1992. № 3. С. 81–93.

Лебедев О.А. О прижизненных повреждениях скелета девонских рыб // Следы жизнедеятельности древних организмов. М.: Наука, 1993. С. 75–86.

Новиков И.В. Раннетриасовые амфибии Восточной Европы: эволюция доминантных групп и особенности смены сообществ. М.: РАН, 2018. 358 с.

Степанов С.А., Архангельский М.С., Иванов А.В., Успенский Г.Н. О палеопатологии ихтиоптеригий // Архив патологии. 2004. № 2. С. 29–31.

Степанов С.А., Архангельский М.С., Иванов А.В. О палеопатологии Sauropterygia // Недра Поволжья и Прикаспия. 2005. № 43. С. 28–31.

Степанов С.А., Архангельский М.С., Иванов А.В., Григорьев М.А. О палеопатологии верхнемеловых плезиозавроидов Нижнего Поволжья // Изв. Саратов. ун-та. 2006. Т. 6. Сер. Науки о Земле, вып. 1. С. 89–93.

Everhart M.J. A bitten skull of Tylosaurus kansasensis (Squamata: Mosasauridae) and a review of mosasaur-on-mosasaur pathology in the fossil record // Trans. Kansas Acad. Sci. 2008. V. 111. № 3/4. P. 251–262.

Gallagher W.B., Tumanova T.A., Dodson P., Axel L. CT scanning Asian ankylosaurs: Paleopathology in a Tarchia skull // J. Vertebr. Paleontol. 1998. V. 18 (Suppl. 3). P. 44A–45A.

Gubin Y.M., Novikov I.V., Morales M. A review of anomalies in the structure of the skull roof of temnospondylous labyrinthodonts // Paleontol. J. 2000. V. 34. Suppl. 2. P. 154–164.

Lebedev O. A., Mark-Kurik E., Karatajute-Talimaa V.N. et al. Bite marks as evidence of predation in early vertebrates // Acta Zool. 2009. V. 90. Suppl. 1. P. 344–356.

Lukševičs E., Lebedev O.A., Mark-Kurik E., Karatajute-Talimaa V.N. The earliest evidence of host–parasite interactions in vertebrates // Acta Zool. 2009. V. 90. Suppl. 1. P. 335–343.

Molnar R.E. Theropod paleopathology: a literature survey // Mesozoic Vertebrate Life / Ed. Tanke D.H., Carpenter K. Bloomington: Indiana Univ. Press, 2001. P. 337–363.

Moodie R.L. Paleopathology. An introduction to the Study of Ancient Evidences of Disease. Urbana: Illinois Univ. Press, 1923. 567 p.

Witzmann F. A hemivertebra in a temnospondyl amphibian: the oldest record of scoliosis // Journal J. Vertebr. Paleontol. 2007. V. 27. № 4. P. 1043–1046.

Witzmann F., Rothschild B.M., Hampe1 O. et al. Congenital malformations of the vertebral column in ancient amphibians // J. Veterinary Medicine. Ser. C. Anat., Histol., Embryol. 2014. V. 43. № 2. P. 90–102. https://doi.org/10.1111/ahe.12050

Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1–3. Benthosuchus korobkovi Ivachnenko, экз. № ГГМ-0277-14/ПВ-00650, правая ветвь нижней челюсти; Ярославская обл., Рыбинский р-н, местонахождение Тихвинское; нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский горизонт, рыбинская свита: 1 – 3D–реконструкция, построенная на основе аксиальных срезов (A, B – плоскости сечения, через которые выполнены срезы, показанные на фиг. 2 и 3); 2 – срез через новообразование в плоскости A с картированием вещества образца по коэффициенту ослабления рентгеновского излучения (в единицах Хаунсфилда) и размерами новообразования; 3 – срез через новообразование в плоскости B с картированием вещества образца по коэффициенту ослабления рентгеновского излучения (в единицах Хаунсфилда), размерами новообразования и углом между его верхней поверхностью и лабиальной поверхностью нижнечелюстной ветви.

Длина масштабной линейки 10 мм.

The Earliest Case of Neoplastic Bone Lesion in Tetrapods

I. V. Novikov, P. A. Haiduk, A. V. Gribanov, A. N. Ivanov, A. V. Novikov, I. A. Starodubtseva

The results of the examination of a bone neoplastic lesion in lower jaw of Early Triassic temnospondyl amphibian *Benthosuchus korobkovi* from Tikhvinskoye locality (Yaroslavl region, Rybinsk district; Early Olenekian) are presented. Multispiral computer tomography confirmed with a sufficient degree of confidence the neoplastic nature of the lesion; the most probable diagnosis: non-odontogenic osteoma. Hemangioma and bone fibrous dysplasia are also possible.

Keywords: Early Olenekian, temnospondyl amphibian, neoplasm

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2020, № 1, с. 70–77

УДК 551.88:568.24:598.252.2

К РАЗНООБРАЗИЮ И МОРФОЛОГИИ ANSERINI (AVES: ANATIDAE) ПОЗДНЕГО МИОЦЕНА ЗАПАДНОЙ МОНГОЛИИ

© 2020 г. Н. В. Волкова[a], *, Н. В. Зеленков[a]

[a] Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

*e-mail: nvolkova@paleo.ru

Поступила в редакцию 10.01.2019 г.
После доработки 14.02.2019 г.
Принята к публикации 25.03.2019 г.

Описаны ранее не изученные кости гусей (два коракоида и тарсометатарсус) из местонахождения Хиргис-Нур 2 (поздний миоцен Западной Монголии). Впервые отнесенный к Anser devjatkini Kurochkin, 1971 тарсометатарсус указывает на филогенетическую близость этого вымершего вида современным серым гусям; отмеченное ранее сходство с белыми гусями по другим элементам скелета трактуется как плезиоморфное. Морфологический переход от белых к серым гусям сопровождался изменением локомоторных специализаций задней конечности (соотношение адаптации к плаванию и бегу). Два коракоида морфологически отличаются от таковых современных Anser и Branta, но сходны с “Branta” woolfendeni Bickart, 1990 из позднего миоцена Аризоны (США), от которого отличаются крупными размерами. Эти находки представляют отдельный род гусиных, широко распространенный в позднем миоцене Азии и Северной Америки. Обсуждается эволюция и палеогеография гусиных в позднем миоцене. Богатое разнообразие гусиных на местонахождении Хиргис-Нур 2 (не менее 3–4 видов) может объясняться зимовкой этих птиц на крупных водоемах Центральной Азии.

Ключевые слова: Anserini, эволюция, Anser devjatkini, Branta woolfendeni, неоген, поздний миоцен, Монголия

DOI: 10.31857/S0031031X20010146

Гусиные (триба Anserini семейства Anatidae) – одни из характерных представителей современной авифауны. Становление их современного таксономического разнообразия (на родовом уровне) и в целом сообществ гусеобразных, по-видимому, имело место в среднем–позднем миоцене, что подтверждается палеонтологической летописью (обзор см.: Зеленков, 2012а, 2014; Zelenkov, 2016) и не противоречит представлениям о времени родовой дифференциации Anatidae по молекулярно-генетическим данным (Sun et al., 2017). В то же время, детали эволюции гусиных в позднем миоцене и в целом эволюционная история группы остаются практически не изученными.

В Азии единственное представительное сообщество гусиных позднего миоцена известно из местонахождения Хиргис-Нур 2 в котловине Больших Озер в Западной Монголии (Певзнер и др., 1982; Девяткин, 1994; Зажигин, Лопатин, 2001; Вангенгейм и др., 2005), откуда описано четыре вида этой группы (Курочкин, 1985; Зеленков, 2012б; Зеленков, Курочкин, 2015). Два из них – очень крупные птицы, размером с самку современного Cygnus melanocoryphus: Heteroanser vicinus (Kurochkin, 1976) и еще один крупный гусь, первоначально определенный как “Anser” liskunae Kurochkin, 1976, но затем перемещенный в Anserini gen. indet. (Зеленков, Курочкин, 2015). Другие два – Bonibernicla ponderosa Kurochkin, 1985 и Anser devjatkini Kurochkin, 1971 – средних размеров гуси, сравнимые с современным A. fabalis (Latham, 1787).

Систематическое положение гусиных из Хиргис-Нур 2 и их морфология остаются плохо изученными. В частности, неясны таксономические взаимоотношения H. vicinus и другого крупного гуся, остатки которого были исключены (Зеленков, Курочкин, 2015) из A. liskunae из-за сходства с A. arenosus Bickart, 1990, описанного из верхнего миоцена Аризоны, США (Bickart, 1990). Не вполне ясны взаимоотношения A. devjatkini и B. ponderosa. Для обеих форм известны дистальные эпифизы плечевых костей, сходные по размеру, но различающиеся морфологически. Отнесенная к A. devjatkini плечевая кость (экз. ПИН № 3378/124; Зеленков, 2012б) имеет относительно более мел-

кие размеры по сравнению с другими костями этого вида и, возможно, принадлежала другому гусю. Для плечевой кости B. ponderosa характерна очень глубокая fossa olecrani, что при первоописании послужило причиной отнесения этого вида к Tadornini (Курочкин, 1985). В последующем род Bonibernicla был перенесен в Anserini, при этом Branta woolfendeni Bickart, 1990 из верхнего миоцена Аризоны США был сведен в младшие синонимы к B. ponderosa (Зеленков, 2012б). Однако сравнение проводилось с единственным экземпляром дистального эпифиза B. woolfendeni, хранящимся в Национальном музее естественной истории в Вашингтоне. Массовые материалы по этому таксону хранятся в Американском музее естественной истории в Нью-Йорке и в сравнении не использовались, поэтому сведение B. woolfendeni в младшие синонимы B. ponderosa требует подтверждения.

Среди ранее неизученных материалов, собранных на местонахождении Хиргис-Нур 2 в 1978–1995 гг. Совместными Советско-Монгольской и Российско-Монгольской палеонтологическими экспедициями, имеются два коракоида и тарсометатарсус гусиных хорошей сохранности, которые описаны в настоящем сообщении. Тарсометатарсус отнесен к A. devjatkini (ранее не был известен для этой формы). Коракоиды несут черты, не свойственные современным Anserini и, таким образом, представляют отдельный род гусиных. Описание и анализ морфологии этих материалов позволяет продвинуться в понимании разнообразия и эволюции гусиных Азии на границе миоцена и плиоцена.

Анатомическая номенклатура в данной работе приведена в соответствии с “Nomina Anatomica Avium” (Baumel et al., 1993) и с “Номенклатурой скелета птиц” (Зеленков, 2015а). Мы используем термин tuberculum brachiale (см. Зеленков, 2015а) как синоним facies articularis clavicularis, поскольку непосредственно сочленовная поверхность для вилочки у Anseriformes не выражена. Для сравнения использованы следующие современные виды из остеологических коллекций Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) и Ин-та проблем экологии и эволюции РАН (ИПЭЭ РАН); в скобках — число экземпляров: Anser cygnoides (2); A. fabalis (6), A. albifrons (7), A. erythropus (3), A. anser (8), A. indicus (5), A. caerulescens (4), A. rossii (1); A. canagicus (4), Branta canadensis (2), B. leucopsis (4), B. bernicla (7), B. ruficollis (3), Coscoroba coscoroba (2), Dendrocygna arborea (1), Chloephaga melanoptera (2), Ch. picta (1), Alopochen aegyptiaca (2), Tadorna ferruginea (3), T. tadorna (7).

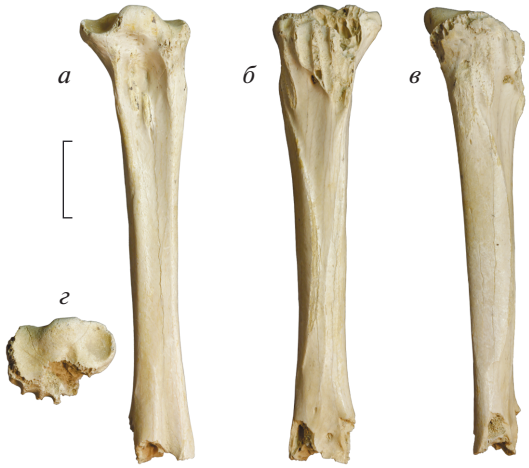


Рис. 1. Левый тарсометатарсус Anser devjatkini Kurochkin, 1985, экз. ПИН, № 2614/222 из местонахождения Хиргис-Нур 2 (Зап. Монголия; верхняя подсвита свиты хиргис-нур) с дорсальной (*а*), вентральной (*б*), латеральной (*в*) и проксимальной (*г*) сторон. Длина масштабной линейки 1 см.

ОТРЯД ANSERIFORMES

СЕМЕЙСТВО ANATIDAE LEACH, 1820

Триба Anserini Vigors, 1825

Род Anser Brisson, 1760

Anser devjatkini Kurochkin, 1971

Anser devjatkini: Курочкин, 1971, с. 64, рис. 3; 1976, с. 58; 1985, с. 35, табл. III, фиг. 1, рис. 11; Mlíkovský, Švec, 1986, с. 264; Зеленков, 2012б, с. 62, табл. X, фиг. 3–6, Зеленков, Курочкин, 2015, с. 162, табл. XV, фиг. 5–7.

Голотип – ПИН, № 2614/28, дистальный эпифиз правого тибиотарсуса; Зап. Монголия, Увс (Убсунурский) аймак, местонахождение Хиргис-Нур 2; верхний миоцен, верхняя подсвита свиты хиргис-нур (Курочкин, 1971).

Описание. Тарсометатарсус (рис. 1), экз. ПИН, № 2614/222; по общим пропорциям (длина стержня, медиолатеральная ширина стержня и проксимального эпифиза) соответствует таковому A. fabalis. Eminentia intercotylaris с дорсальной стороны субтрапециевидной формы, ее ширина в два раза превышает высоту. Cotyla medialis округлая, практически полностью выступает медиально за медиальный край стержня. Латеральный край cotyla lateralis разрушен. От гипотарсуса сохранились основания cristae hypotarsi. Fossa infracotylaris dorsalis умеренной глубины, ее медиальная стенка крутая и узкая, латеральная – пологая и широкая. Foramina vascularia proximalia разнесены, медиальное отверстие расположено несколько проксимальнее латерального, расстояние между ними приблизительно равно трем диаметрам отверстий. Tuberositas m. tibialis cranialis смещены относительно друг друга таким образом, что дистальный край медиальной бугристо-

сти расположен на уровне середины латеральной. Crista plantaris lateralis проксимально сильно изогнута в краниальном направлении. Описание других элементов скелета A. devjatkini приведены в работах Е.Н. Курочкина и Н.В. Зеленкова (Курочкин, 1971, 1976, 1985; Зеленков, 2012б; Зеленков, Курочкин, 2015).

Размеры. Фактическая медиолатеральная ширина сохранившейся части проксимального эпифиза 16.1 мм; реконструируемая медиолатеральная ширина проксимального эпифиза 16.4 мм. Минимальная медиолатеральная ширина стержня 6.6 мм. Минимальная дорсоплантарная высота стержня 5.9 мм.

Сравнение. От всех современных представителей рода Anser отличается расположением foramina vascularia proximalia: у A. devjatkini они расставлены друг относительно друга на расстояние, приблизительно равное трем диаметрам отверстий, тогда как у современных видов рода Anser отверстия более сближены друг с другом, и расстояние между ними не превышает одного–двух диаметров сосудистых отверстий. Еще одно отличие от современных видов (кроме A. erythropus) заключается во взаимном положении foramina vascularia proximalia – медиальное сосудистое отверстие у A. devjatkini заметно смещено проксимальнее латерального. Экз. ПИН, № 2614/222 отличается от тарсометатарсусов современных серых гусей (Anser s.s.) положением tuberositas m. tibialis cranialis: у A. devjatkini латеральная бугристость сдвинута дистально, в то время как у серых гусей tuberositas m. tibialis cranialis расположены на одном уровне. У белых гусей, объединяемых ранее в подрод Chen и относимых сейчас к базальной диверсификации рода Anser s.l. (см. Gonzalez et al., 2009), положение tuberositas m. tibialis cranialis варьирует. Среди изученных экз. A. canagica и A. cerulescens встречается два состояния: tuberositas или смещены относительно друг друга, как у A. devjatkini, или расположены на одном уровне, как у серых гусей. (Anser s. s.) Ископаемая форма также отличается от белых гусей более коротким и робустным тарсометатарсусом и широкой субтрапециевидной eminentia intercotylaris; у белых гусей eminentia intercotylaris узкая, ее ширина примерно равна высоте.

От ископаемого A. arisonae отличается формой eminentia intercotylaris и положением tuberositas m. tibialis cranialis. У A. arisonae eminentia intercotylaris узкая, как у белых гусей; tuberositas m. tibialis cranialis располагаются практически на одном уровне, как у большинства представителей Anser.

Замечания. Тарсометатарсус A. devjatkini морфологически схож с таковыми современных Anser. Он отличается от тарсометатарсусов Tadorna и Dendrocygna крупными размерами, расширенным относительно стержня проксимальным эпифизом и сдвинутой дистально латеральной бугристостью tuberositas m. tibialis cranialis (у Tadorna и Dendrocygna бугристости оканчиваются дистально на одном уровне). Также при виде с дорсальной стороны отличатся субтрапециевидной формой eminentia intercotylaris, медиолатеральная ширина основания (дистальной части) которой приблизительно в два раза превышает ее проксимодистальную высоту, в то время как у Tadorna и Dendrocygna ширина eminentia intercotylaris примерно равна ее высоте.

От Chloephaga и Alopochen отличается тем, что при виде с латеральной стороны crista plantaris lateralis резко изгибается проксимодорсально, в то время как у Chloephaga и Alopochen она изгибается заметно слабее и субпараллельна дорсальному краю тарсометатарсуса. От Alopochen также отличается округлой формой cotyla medialis и расположенными практически на одном уровне foramina vascularia proximalia. У Alopochen дорсомедиальная часть cotyla medialis образует прямой угол, а латеральное отверстие foramina vascularia proximalia расположено заметно дистальнее. От Chloephaga также отличается меньшими размерами, относительно более коротким и широким стержнем кости, субтрапециевидной eminentia intercotylaris. От Coscoroba отличается меньшими размерами, смещенными относительно друг друга бугристостями m. tibialis cranialis, а также более округлой формой cotyla medialis.

От Branta отличается сдвинутой дистально латеральной бугристостью tuberositas m. tibialis cranialis и более глубокой fossa infracotylaris. Foramina vascularia proximalia у экз. ПИН, № 2614/222 разнесены, в то время как у Branta расстояние между сосудистыми отверстиями не превышает двух диаметров, а чаще равно одному диаметру сосудистого отверстия. Проксимальные сосудистые отверстия у Branta расположены на одном уровне. A. devjatkini также отличается от Branta широкой субтрапециевидной eminentia intercotylaris, которая узкая у Branta. Помимо этого, A. devjatkini крупнее всех изученных Branta, кроме B. canadensis. От ископаемого B. woolfendeni отличается общими пропорциями: у B. woolfendeni тарсометатарсус более тонкий и вытянутый. При приблизительно равной длине стержней тарсометатарсусов проксимальный эпифиз у A. devjatkini заметно шире, чем у B. woolfendeni, а cotyla medialis практически полностью выступает медиально относительно медиального края кости. У B. woolfendeni cotyla medialis выдается за пределы медиального края кости незначительно.

От Heteroanser vicinus отличается меньшими размерами, менее глубокой fossa infracotylaris dorsalis, а также расставленными foramina vascularia proximalia.

Голотип A. devjatkini морфологически более всего схож с тибиотарсусом современных A. caerulescens, от которых отличается более крупными размерами (Курочкин, 1985). Зеленков (2012б) предположил, что A. devjatkini принадлежит к группе белых гусей "Chen" на основании двух признаков, также найденных у A. caerulescens – суженного медиального крыла дистального эпифиза тибиотарсуса и субквадратного tuberculum supracondylare ventrale плечевой кости. Важно, что тарсометатарсус, описанный в настоящей работе, демонстрирует наибольшее сходство с серыми гусями в узком смысле (Anser s.s.) и отличается от белых гусей пропорциями и деталями морфологии. Белые гуси представляют базальную часть диверсификации рода Anser (см. Gonzalez et al., 2009) и, таким образом, сходство с ними может трактоваться как примитивное. С другой стороны, строение тарсометатарсуса, сближающее A. devjatkini с современными серыми гусями, указывает на его продвинутое филогенетическое положение относительно белых гусей. Таким образом, A. devjatkini, по-видимому, представляет более продвинутую форму, чем белые гуси, но более примитивную, чем A. anser, который в настоящее время считается наиболее базальной формой среди современных серых гусей в узком смысле (Gonzalez et al., 2009). При этом принадлежность плечевой кости (экз. ПИН, №3378/124) из более молодого местонахождения Чоно-Хариах к A. devjatkini вызывает сомнения ввиду ее относительно мелких размеров (см. Зеленков, 2012).

Распространение. Верхний миоцен и, возможно (см. выше) нижний плиоцен Западной Монголии.

Материал. Голотип; экз. ПИН, № 3222/42, дистальная часть левого тибиотарсуса; экз. ПИН, № 3222/726, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса; экз. ПИН, № 2614/222, левый тарсометатарсус без дистального эпифиза – все из типового местонахождения Хиргис-Нур 2, Увс (Убсунурский) аймак; верхняя подсвита свиты хиргис-нур; а также экз. ПИН, №3378/124, дистальный эпифиз правой плечевой кости, местонахождение Чоно-Хариах, Ховд (Кобдосский) аймак; верхняя подсвита свиты хиргис-нур, нижний плиоцен.

* * *

Anserini gen. indet. (?Bonibernicla). Из местонахождения Хиргис-Нур 2 известны почти целый правый (экз. ПИН, № 2614/166) и неполный левый (экз. ПИН, № 2614/221) коракоиды, которые, по-видимому, представляют отдельную крупную форму гусиных.

У правого коракоида (экз. ПИН № 2614/166) слегка повреждена вершина angulus medialis и не сохранился processus lateralis (табл. IX, фиг. 1; см. вклейку). В центре tuberculum brachiale расположена глубокая небольшая по площади впадина с выемкой по дистальному краю. По всей длине, даже в области впадины, tuberculum brachiale нависает над sulcus supracoracoideus. Под tuberculum brachiale на всем ее протяжении расположен ряд небольших пневматических отверстий, которые дорсально граничат с хорошо выраженной ямкой на sulcus supracoracoideus. Плоскость tuberculum brachiale ориентирована почти перпендикулярно плоскости стернального расширения коракоида. При виде с медиальной стороны вентральный край краниальной части стержня коракоида выглядит как узкое ребро, сужающееся до минимальных размеров в области сочленения с tuberculum brachiale. Tuberculum brachiale выступает вентромедиально за пределы вентрального края краниальной части стержня коракоида. Processus procoracoideus небольшой, ориентирован строго медиально. Cotyla scapularis округлая, как у всех гусей, но ее каудальная стенка образует крупный гребень, выступающий дорсально (возможно, индивидуальная вариация). От вершины cotyla scapularis к дорсальной ямке на sulcus supracoracoideus тянется небольшой узкий глубокий желобок. Следов incisura n. supracoracoidei нет. С дорсальной стороны на стернальном расширении коракоида, начинаясь немного каудальнее processus procoracoideus до facies articularis sternalis, занимает impressio m. sternocoracoidei, включающее пять хорошо выраженных гребней. Три каудальных гребня сближены и ориентированы параллельно друг другу. Два краниальных гребня сильнее наклонены медиокраниально и расставлены примерно в два раза шире, чем каудальные. Facies articularis sternalis типичной для гусей формы, facies externa короткая, заметно выдается над плоскостью кости, вершина этой порции приближена к краю кости.

Экз. ПИН, № 2614/221 представляет собой левый коракоид с разрушенным processus acrocoracoideus (табл. IX, фиг. 2). Этот экземпляр немного крупнее предыдущего, но в целом имеет те же пропорции. Судя по сохранившейся паре мелких пневматических отверстий в дорсальной части sulcus supracoracoideus, небольшие пневматические отверстия были равномерно расположены под tuberculum brachiale, так же как у экз. ПИН, № 2614/166. Дорсально пневматические отверстия граничат с углублением на sulcus supracoracoideus, которое имеет те же размеры и глубину, что и у экз. ПИН, № 2614/166. Вентральный край сохранившейся краниальной части стержня коракоида формирует узкое ребро. Судя по ориентации вентральной поверхности сохранившейся краниальной части коракоида, tuberculum brachiale было развернуто так же, как и у экз. ПИН, № 2614/166. Экз. ПИН, № 2614/221 отличается от

экз. ПИН, № 2614/166 более крупным и краниовентрально загнутым processus procoracoideus, отсутствием желобка между дорсальной ямкой sulcus supracoracoideus и вершиной cotyla scapularis, а также отсутствием крупного гребня на каудальной стенке cotyla scapularis. Facies articularis humeralis менее вытянута, чем у экз. ПИН, № 2614/166. Angulus medialis в стернальной части более острый. Оба экземпляра различаются также структурой impressio m. sternocoracoidei: у экз. ПИН, № 2614/221 хорошо выражены только три гребня impressio m. sternocoracoidei, которые сближены друг с другом и ориентированы параллельно.

Размеры экз. ПИН, № 2614/166: длина коракоида от вершины tuberculum brachiale до вершины angulus medialis – 68.1 мм; длина tuberculum brachiale – 13.1 мм; высота tuberculum brachiale – 8.7 мм; ширина facies articularis humeralis – 10.2 мм; минимальная ширина стержня – 8.8 мм. Размеры экз. ПИН, № 2614/221: ширина facies articularis humeralis 9.5 мм; минимальная ширина стержня – 9.0 мм.

Вышеописанные ископаемые коракоиды из Монголии по размерам и пропорциям ближе всего к гусям из трибы Anserini. Коракоиды Dendrocygna и большинства уток существенно мельче гусиных. У Tadorna, Chloephaga и Alopochen коракоиды более грацильные, с относительно более тонким стержнем и узкой головкой.

У экз. ПИН, № 2614/166 в строении tuberculum brachiale смешаны признаки, характерные для современных Anser и Branta. Общий признак с современными Anser – наличие впадины в центральной части tuberculum brachiale и вырезки на его дистальном крае. Глубина и размер впадины и вырезки у Anser варьируют; у многих видов впадина намного мельче и шире, чем у ископаемой формы. По строению tuberculum brachiale наибольшее сходство экз. ПИН, № 2614/166 проявляет с одним из изученных экз. A. erythropus и с A. rossi. В отличие от экз. ПИН, № 2614/166 и Anser, у большинства изученных современных Branta впадина tuberculum brachiale отсутствует или она крайне мелкая, существенно мельче, чем у экз. ПИН, № 2614/166. Выемка на дистальном крае tuberculum обнаружена только у одного экземпляра B. canadensis и у одного из двух B. bernicla. С Branta ископаемую форму сближает нависание по всей длине tuberculum brachiale над sulcus supracoracoideus. Для некоторых экземпляров Branta, как и для экз. ПИН, № 2614/166, свойственна пневматизация под нависающей частью tuberculum brachiale. Однако у ископаемой формы пневматические отверстия равномерно распределены под tuberculum brachiale на всем ее протяжении, в то время как у Branta они концентрируются под дорсальной частью tuberculum brachiale, а под вентральной частью пневматические отверстия мелкие и малочисленные, или же вовсе отсутствуют. У всех изученных современных Anser tuberculum brachiale нависает над sulcus supracoracoideus только в дорсальной части, где сконцентрированы пневматические отверстия, часто сливающиеся в единую полость.

У экз. ПИН, № 2614/166 ориентация tuberculum brachiale близка к таковой у современных Branta и у белых гусей; оно ориентировано почти перпендикулярно к плоскости стернального расширения коракоида, но угол между плоскостями отчетливо меньше 90°. У современных Anser плоскость tuberculum brachiale и плоскость стернального расширения формируют угол, близкий к 90°. Острый угол между обсуждаемыми плоскостями характерен для Dendrocygna, Chloephaga, Alopochen и большинства уток. У экз. ПИН, № 2614/166, как и у Branta, но в отличие от Anser, tuberculum brachiale при виде с вентральной стороны заметно выступает за пределы вентрального края краниальной части стержня коракоида.

У описываемых коракоидов при виде с медиальной стороны вентральный край краниальной части стержня коракоида формирует узкое ребро. У экз. ПИН, № 2614/166 вентральный край краниальной части стержня коракоида не расширяется в месте соединения с tuberculum brachiale. У современных Anser, в отличие от экз. ПИН, №№ 2614/166 и 221, вентральный край краниальной части стержня коракоида широкий и расширяется краниально так, что его соединение с tuberculum brachiale занимает вентральную половину последней. У некоторых современных Branta встречается узкий вентральный край краниальной части стержня коракоида, однако, в отличие от ископаемых форм, у Branta, как у Anser, краниальная часть стержня коракоида возвышается над плоскостью sulcus supracoracoideus с медиальной стороны и подходит к вентральной половине tuberculum brachiale. Однако иногда от вентрального края этого стержня отходит узкая лопасть, соединяющаяся с вентральной вершиной tuberculum brachiale.

Ориентация tuberculum brachiale и особенности строения вентрального края краниальной части стержня коракоида отражаются на положении вентральной поверхности краниальной части коракоида. У экз. ПИН, № 2614/166 и Branta она пологая, ориентирована практически параллельно плоскости вентральной поверхности стернального расширения, в то время как у Anser она ориентирована под углом к плоскости стернального расширения.

Форма processus procoracoideus варьирует у некоторых Anserini. У белых гусей этот отросток небольшой, как у экз. ПИН, № 2614/166, и слегка изогнут краниовентрально, как у экз. ПИН,

№ 2614/221. У Anser прокоракоидный отросток всегда изогнут краниовентрально и его размер варьирует в тех же пределах, что и между двумя ископаемыми экземплярами. У A. cygnoides processus procoracoideus маленький – меньше, чем у экз. ПИН, № 2614/221, и ориентирован медиально, как у экз. ПИН, № 2614/166, но в отличие от остальных гусей. У Branta processus procoracoideus небольшой, а его ориентация варьирует, как у двух ископаемых экземпляров. Наличие или отсутствие желобка, расположенного краниальнее cotyla scapularis, варьирует у Anser и Branta; иногда на месте желобка расположены пневматические отверстия.

Ископаемые коракоиды по размерам соответствуют A. arizonae из верхнего миоцена США. Они также сходны с A. arizonae наличием вырезки на дистальном крае tuberculum brachiale и формой и глубиной впадины на tuberculum brachiale. В то же время, между монгольской и американской формами имеется ряд отчетливых морфологических различий. В отличие от коракоидов из Монголии, у A. arizonae, как и у современных Anser, пневматические отверстия концентрируются только в дорсальной части и только в этой области tuberculum brachiale нависает над sulcus supracoracoideus. Как и у современных Anser, у A. arizonae вентральный край краниальной части стержня коракоида широкий.

Описываемые коракоиды заметно меньше, чем таковые A. liskunae и A. arenosus из позднего миоцена Монголии и США, соответственно. Кроме того, коракоиды A. liskunae и A. arenosus морфологически сходны с таковыми современных Anser.

Экз. ПИН, №№ 2614/166 и 221 заметно крупнее, чем Branta woolfendeni из позднего миоцена США (сведена в синонимы Bonibernicla ponderosa; Зеленков, 2012б), но морфологически больше всего сходны именно с этим таксоном. Сходство выражается в общих очертаниях коракоида, размерах и глубине впадины и вырезки на tuberculum brachiale, нависании tuberculum brachiale над sulcus supracoracoideus и в равномерном расположении пневматических отверстий под tuberculum brachiale. Помимо этого, у монгольских коракоидов и у B. woolfendeni вентральный край краниальной части стержня коракоида узкий, а tuberculum brachiale выступает вентромедиально за вентральный край краниальной части стержня коракоида при виде с вентральной стороны.

Таким образом, комбинация признаков, отмеченных для экз. ПИН, №№ 2614/166, 221 и коракоидов B. woolfendeni, не встречается ни у одного из современных родов Anserini. Необычное строение и ориентация tuberculum brachiale, расположение пневматизации каудальнее его, узкий вентральный край краниальной части стержня коракоида – признаки, указывающие на обособленное филогенетическое положение этих форм. Возможно, эти формы можно относить к роду Bonibernicla, поскольку B. woolfendeni был ранее синонимизирован с Bonibernicla ponderosa (Зеленков, 2012б). Действительно, Branta woolfendeni не может быть отнесен к роду Branta, что подтверждается не только особенной морфологией коракоидов, но и деталями строения других костей (наши данные). Так, например, в лопатке B. woolfendeni отсутствует пневматическое отверстие, характерное для всех Anser и Branta (Bickart, 1990). Однако мы пока остерегаемся с уверенностью относить экз. ПИН, №№ 2614/166, 221 и Branta woolfendeni к роду Bonibernicla, поскольку валидность B. ponderosa, известного только по фрагменту плечевой кости, а также отнесение этого вида к Anserini требуют подтверждения.

ОБСУЖДЕНИЕ

Новые материалы по Anserini из местонахождения Хиргис-Нур 2 указывают на несомненное присутствие двух форм гусей средних размеров в позднем миоцене Монголии. Находка тарсометатарсуса A. devjatkini подтверждает отнесение этого ископаемого вида к современному роду Anser, в то время как два новых коракоида представляют отдельный род, к которому, по всей видимости, также относится и американский вид “Branta” woolfendeni. Еще один несомненный таксон в составе авифауны Хиргис-Нур 2 – это заметно более крупный Heteroanser vicinus, к которому могут также относиться материалы из этого местонахождения, первоначально определенные как Anser liskunae. Кроме того, неясен таксономический статус и систематическое положение еще одной формы – Bonibernicla ponderosa, которая может оказаться как Anserinae, так и представителем Tadorninae.

Таким образом, общее таксономическое разнообразие Anserini местонахождения Хиргис-Нур 2 составляет не менее 3–4 видов, что не характерно для других миоценовых местонахождений. Такое видовое богатство может отчасти объясняться зимовкой гусей на крупных водоемах Центральной Азии. Именно в позднем миоцене сформировались условия для формирования тундровых ассоциаций на Арктическом шельфе (Velichko, 2005), которые на границе миоцена и плиоцена уже могли быть заселены гусями. С другой стороны, поздний миоцен – время экспансии открытых травянистых биомов во многих регионах Евразии (и других континентов). Диверсификация кроновой группы Anserini, которые массово появляются в палеонтологической летописи именно в это время, может быть связана с освоением биотопов подобного типа.

Особенности строения тарсометатарсуса A. devjatkini свидетельствуют в пользу близости этого вида современным серым гусям в узком смысле, а отмеченное ранее (Курочкин, 1985; Зеленков, 2012б) сходство с белыми гусями может трактоваться как плезиоморфное. Мозаичная морфология A. devjatkini, характерная в целом для всех переходных таксонов птиц (Зеленков, 2015б), иллюстрирует то, как мог осуществляться эволюционный переход от белых к серым гусям. Более продвинутое строение тарсометатарсуса A. devjatkini при сохранении плезиоморфного строения плечевой кости, по-видимому, свидетельствует о том, что в эволюционном становлении морфотипа серых гусей (Anser s.s.) важную роль играла локомоторная специализация, связанная с функцией задних конечностей. Строение лап гусей, исходя из их образа жизни, должно представлять собой некоторый адаптивный компромисс между ходьбой и плаванием, при этом разные виды могут быть лучше приспособлены к тому или иному виду локомоции. К очень быстрому бегу по суше способны как серые, так и белые гуси, в результате чего отмечается, что даже неспособных к полету линных птиц человеку не удается догнать (Птицы ..., 1952; Портенко, 1972). Тем не менее, очень вероятно, что быстрый бег у гусей с разными пропорциями цевки связан с различными локомоторными затратами.

Два новых коракоида из Хиргис-Нура 2 демонстрируют очень необычную морфологию и сочетают признаки современных Anser и Branta. Морфологически они сходны с “Branta” woolfendeni из позднего миоцена Аризоны США и, по-видимому, принадлежали к тому же роду. Однако к проведенной ранее синонимизации Bonibernicla ponderosa и “Branta” woolfendeni следует относиться с осторожностью, поскольку строение дистального фрагмента плеча Bonibernicla заметно отличается от такового у Anserini.

Независимо от таксономического статуса отдельных форм (напр., Bonibernicla ponderosa), не вызывает сомнений в целом сходный состав фаунистических комплексов гусей Азии и Северной Америки в позднем миоцене – раннем плиоцене (см. также Зеленков, 2012б). На обеих территориях присутствуют крупные (размером с небольшого лебедя) гуси, встречаются виды современного рода Anser, и вместе с ними существуют более древние формы, представители не дожившего до нашего времени рода.

* * *

Авторы благодарны сотрудникам лаб. Исторической экологии ИПЭЭ РАН и особенно А.Б. Савинецкому и О.А. Крылович за дружеское отношение и возможность работать с остеологической коллекцией птиц. Хотелось бы выразить признательность М. Флоренсу (M. Florence, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution) и К. Мелингу (C. Mehling, American Museum of Natural History) за предоставленную возможность изучения ископаемых гусей из позднего миоцена США. Особую благодарность мы выражаем А.А. Карху за рецензию и подробный разбор данной статьи. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 17-04-01162 и PalSIRP Sepkoski Grant – 2015.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вангенгейм Э.А., Певзнер М.А., Тесаков А.С. Возраст границ и положение в магнитохронологической шкале русциния и нижнего виллофранка // Стратигр. Геол. корреляция. 2005. Т. 13. № 5. С. 78–95.

Девяткин Е.В. Магнитостратиграфическая схема кайнозоя Монголии // Стратигр. Геол. корреляция. 1994. Т. 2. № 2. С. 35–45.

Птицы Советского Союза. Т. IV / Ред. Дементьев Г.П., Гладков Н.А. М.: Сов. наука, 1952. 640 с.

Зажигин В.С., Лопатин А.В. История Dipodoidea (Rodentia, Mammalia) в миоцене Азии. 4. Dipodinae на рубеже миоцена и плиоцена // Палеонтол. журн. 2001. № 1. С. 61–75.

Зеленков Н.В. Новая утка из среднего миоцена Монголии и замечания по эволюции уток в неогене // Палеонтол. журн. 2012а. № 5. С. 74–85.

Зеленков Н.В. Неогеновые гуси и утки (Aves: Anatidae) из местонахождений котловины Больших Озер (Западная Монголия) // Палеонтол. журн. 2012б. № 6. С. 59–71.

Зеленков Н.В. Этапы формирования современного таксономического разнообразия птиц (по данным палеонтологии) // Зоол. журн. 2014. Т. 93. № 10. С. 1173–1185.

Зеленков Н.В. Номенклатура скелета птиц // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3. М.: ГЕОС, 2015а. С. 61–83.

Зеленков Н.В. Устойчивые морфологические типы и мозаичность в макроэволюции птиц // Журн. общ. биол. 2015б. Т. 76. № 4. С. 266–279.

Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Класс Aves // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3. М.: ГЕОС, 2015. С. 86–290.

Курочкин Е.Н. К авифауне плиоцена Монголии // Тр. Совм. Сов.-Монгол. н.-и. геол. экспед. 1971. Т. 3. С. 58–67.

Курочкин Е.Н. Новые данные о птицах плиоцена Западной Монголии // Тр. Совм. Сов.-Монгол. н.-и. геол. экспед. 1976. Вып. 3. С. 51–67.

Курочкин Е.Н. Птицы Центральной Азии в плиоцене. М.: Наука, 1985. 119 с. (Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 26).

Певзнер М.А., Вангенгейм Э.А., Жегалло В.И. и др. Корреляция отложений позднего неогена Центральной Азии и Европы по палеомагнитным и биостратигра-

фическим данным // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1982. № 6. С. 5–15.

Портенко Л.А. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. Часть 1. Л.: Наука, 1972. 424 с.

Baumel J.J., King A.S., Breazile J.E. et al. Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium. Cambridge, Mass.: Nuttall Ornithol. Club, 1993. 779 p.

Bickart K.J. The birds of the late Miocene – early Pliocene Big Sandy Formation, Mohave County, Arizona // Ornithol. Monogr. 1990. V. 44. P. 1–72.

Gonzalez J., Düttmann H., Wink M. Phylogenetic relationships based on two mitochondrial genes and hybridization patterns in Anatidae // J. Zool. 2009. V. 279. P. 310–318.

Mlikovský J., Švec P. Review of the Tertiary waterfowl (Aves: Anseridae) of Asia // Věst. čs. Společ. zool. 1986. V. 50. P. 249–272.

Sun Z., Pan T., Hu C. et al. Rapid and recent diversification patterns in Anseriformes birds: Inferred from molecular phylogeny and diversification analyses // PLoS One. 2017. V. 12. e0184529.

Velichko A.A. General features of the landscape and climate of Northern Eurasia in the Cenozoic // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 2005. V. 382. P. 189–201.

Zelenkov N.V. Evolution of bird communities in the Neogene of Central Asia, with a review of the fossil record of the Neogene Asian birds // Paleontol. J. 2016. V. 50. № 12. P. 1421–1433.

Объяснение к таблице IX

Коракоиды ископаемых гусиных из позднего миоцена Западной Монголии (фиг. 1, 2) в сравнении с избранными современными представителями Anseriformes с вентральной (а), медиальной (б) и дорсальной (в) сторон.

Фиг. 1, 2. Anserini gen. indet.: 1 – экз. ПИН, № 2614/166; 2 – экз. ПИН, № 2614/221; Увс (Убсунурский) аймак, местонахождение Хиргис-Нур 2; верхняя подсвита свиты хиргис-нур.

Фиг. 3. Anser anser (L., 1758), современный (экз. из остеологической коллекции ПИН).

Фиг. 4. A. caerulescens (L., 1758), современный (экз. из остеологической коллекции ПИН).

Фиг. 5. Branta leucopsis (Bechstein, 1803), современный (экз. из остеологической коллекции ПИН).

Длина масштабной линейки 1 см.

On the Diversity and Morphology of Anserini (Aves: Anatidae) from the Late Miocene of Western Mongolia

N. V. Volkova, N. V. Zelenkov

New previously unstudied geese bones (two coracoids and tarsometatarsus) are described from the late Miocene locality Khyargas Nuur 2 in Western Mongolia. A tarsometatarsus, previously unknown for *Anser devjatkini* Kurochkin, 1971, indicates close phylogenetic relationships of this extinct species with modern Grey Geese. Previously noted similarity with White Geese is treated as plesiomorphic. Morphological transition from White to Grey Geese thus was associated with changes in locomotor specialization of the hind limb (swimming versus running adaptations). Two coracoids are different from those in modern *Anser* and *Branta*, but are close to "*Branta*" *woolfendeni* Bickart, 1990 from the late Miocene of Arizona (USA), from which they differ in their bigger size. These latter finds represent a distinct extinct unnamed genus of geese, which was widespread across Central Asia and North America in the late Miocene. Late Miocene evolution and paleogeography of geese is further discussed. A notable diversity of geese at the Khyargas Nuur locality (at least 3–4 species) may be explained by wintering of these birds on the large lakes in Central Asia.

Keywords: Anserini, evolution, *Anser devjatkini*, *Branta woolfendeni*, Neogene, Late Miocene, Mongolia

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2020, № 1, с. 78–88

УДК [569.735.5:551.782.23](1-924.71)

РАННЕПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЕ ВИНТОРОГИЕ АНТИЛОПЫ (ARTIODACTYLA, BOVIDAE) ИЗ ПЕЩЕРЫ ТАВРИДА (КРЫМ, РОССИЯ)

© 2020 г. И. А. Вислобокова[a], *, В. В. Титов[b], А. В. Лавров[a], Д. О. Гимранов[c, d], Д. Б. Старцев[e], К. К. Тарасенко[a]

[a] *Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия*
[b] *Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону, Россия*
[c] *Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия*
[d] *Уральский федеральный университет, Екатеринбург, Россия*
[e] *Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского, Симферополь, Россия*
**e-mail: ivisl@paleo.ru*

Поступила в редакцию 05.02.2019 г.
После доработки 07.02.2019 г.
Принята к публикации 12.02.2019 г.

Дано описание ископаемых остатков двух видов винторогих антилоп Gazellospira torticornis (Aymard, 1854) и Pontoceros ambiguus Vereschagin, Alexejeva, David et Baigusheva, 1971, найденных в 2018 г. в нижнеплейстоценовых отложениях пещеры Таврида в Центральном Крыму. Эти находки – первое свидетельство присутствия этих таксонов на территории полуострова. Данная ассоциация коррелируется с поздневиллафранкскими фаунами Европы и зоной млекопитающих MNQ18 (в интервале 1.8–1.5 млн л. н.). G. torticornis из местонахождения Таврида подтверждает тенденцию к уменьшению размеров поздних представителей антилоп этого вида. P. ambiguus из Тавриды – одни из наиболее ранних представителей вида на юге Европы. Находки винторогих антилоп в Тавриде важны для уточнения особенностей их морфологической эволюции, географического и стратиграфического распространения.

Ключевые слова: ранний плейстоцен, Крым, винторогие антилопы, Gazellospira, Pontoceros, стратиграфическое распространение, палеогеография

DOI: 10.31857/S0031031X20010134

Местонахождение плейстоценовых позвоночных пещера Таврида открыто в 2018 г. в Центральном Крыму в районе пос. Зуя в 15 км к востоку от Симферополя при прокладке федеральной автомобильной трассы Симферополь–Керчь. Особый интерес представляет изучение найденных в пещере остатков млекопитающих псекупского комплекса, относящихся ко времени раннего расселения гоминин рода Homo в Евразии.

Пещера Таврида находится на Внутренней гряде Крымских гор в междуречье рек Бештерек и Фундуклы и заложена в палеогеновых известняках. Костеносный слой в южной галерее пещеры представлен красно-бурыми суглинками субаэрального типа. Из точки “Грот гиен” пещеры происходят остатки зайца Hypolagus brachygnathus (Kormos, 1930), дикобраза Hystrix (Acanthion) vinogradovi Argyropulo, 1941, мелкого волка Canis sp., гигантской гиены Pachycrocuta brevirostris (Gervais, 1850), саблезубой кошки Homotherium crenatidens (Fabrini, 1890), меридионалоидного слона Archidiskodon meridionalis (Nesti, 1825), двух таксонов стеноноподобных лошадей, носорогов Elasmotherium sp. и Stephanorhinus sp., верблюда Paracamelus gigas Schlosser, 1903, оленя Arvernoceros verestchagini David, 1992, бычьих Leptobos sp. и Bison (Eobison) sp., а также двух винторогих антилоп. Предварительный анализ биохронологических данных показывает, что фауна Тавриды относится к псекупскому комплексу млекопитающих Восточной Европы, позднему виллафранку, зоне млекопитающих MNQ18 в интервале 1.8–1.5 млн л. н. (Лопатин и др., 2019). По данным изотопного ($^{40}Ar/^{39}Ar$) анализа материалов из местонахождений Франции, диапазон зоны MNQ18 примерно соответствует интервалу от палеомагнитного субхрона Реюньон, 2.19–2.14 млн л. н. (фауна Сенез) до 1.47 млн л. н. (фауна Пейроль, MNQ19) (см. Nomade et al., 2014).

Изучение разных групп Bovidae становится одним из актуальных направлений исследований эволюции плейстоценовых фаун, так как палеонтологические и археологические данные позволяют предполагать связь миграций этих животных и гоминин. В данной статье мы приводим первое описание винторогих антилоп из пещеры Таврида. Диагностика этих антилоп основывается на особенностях строения роговых стержней и типе

их скручивания (гомонимном или гетеронимном), а также особенностях костей посткраниального скелета. Ископаемый материал хорошей сохранности из “Грота гиен” свидетельствуют о присутствии в фауне Тавриды двух видов винторогих антилоп, относящихся к родам Gazellospira Pilgrim et Schaub, 1939 и Pontoceros Vereschagin, Alexejeva, David et Baigusheva, 1971. Находка винторогой антилопы рода Pontoceros в пещере Таврида представляет особый интерес, так как, вероятно, отражает первое появление этого рода в раннем плейстоцене Европы. Pontoceros близкого возраста известен из местонахождения Дманиси в Грузии (Vekua, 2012), в котором присутствуют остатки ранних Homo (Lordkipanidze et al., 2013). Кроме того, Таврида – одно из немногих местонахождений, в котором найдены ископаемые остатки поздних представителей характерного для виллафранка Европы и Турции вида Gazellospira torticornis (Aymard, 1854) и первое местонахождение этого вида на юге Восточной Европы.

В работе приняты следующие обозначения для промеров роговых стержней и метаподий: длина (L), поперечный диаметр (DT), переднезадний диаметр (DAP), проксимальный (prox), дистальный (dist), диафиз (diaph).

Используются следующие сокращения: ПИН – Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, ИЭРЖ – Ин-т экологии растений и животных УрО РАН.

Исследование частично выполнено за счет средств Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов”, а также в рамках научного проекта РФФИ № 19-05-00982 и реализации госзадания ЮНЦ РАН на 2019 г., № проекта 01201363186. Авторы выражают благодарность всем участникам раскопок местонахождения Таврида.

Gazellospira torticornis (Aymard, 1854). Материал. Фрагмент правого рогового стержня, ПИН, № 5644/57; фрагмент основания правого рогового стержня с частью лобной кости, ИЭРЖ, № 727/47; правая пястная кость, ИЭРЖ, № 727/44; правая плюсневая кость, ИЭРЖ, № 727/45.

Описание и сравнение (рис. 1). Роговые стержни гетеронимно скручены примерно на половину оборота у экз. ПИН, № 5644/57, с двумя спиральными килями, передним и задненаружным, последний развит сильнее. Сечение рогового стержня в основании у экз. ИЭРЖ, № 727/47 почти округлое, слегка заостренное у задненаружного киля; сечение рогового стержня экз. ПИН, № 5644/57 – эллипсовидное (слабо овальное). Промеры в мм: экз. ИЭРЖ, № 727/47: L – 108, DT × DAP –27.9 × 28.7.

Пястная и плюсневая кости тонкие, стройные, постепенно расширяющиеся к проксимальному и дистальному эпифизам. Промеры пястной кости ИЭРЖ 727/44 в мм: L – 219, DTprox × DAPprox – 32.5 × 23.7, DTdist × DAPdist – 34.7 × 22.9, DTdiaph × DAPdiaph 18.7 × 17.1; индекс массивности (DTdiaph/L) – 0.09; индекс ширины дистального эпифиза (DTdist/L) – 0.14. Промеры плюсневой кости ИЭРЖ 727/45 в мм: L – 247, DTprox × DAPprox – 31 × 31.7, DTdist × DAPdist – 35 ×26.2, DTdiaph × DAPdiaph – 19.5 × 22.9 мм; индекс DTdiaph/L – 0.08; индекс DTdist/L – 0.14.

Морфология и размеры роговых стержней, а также пястной и плюсневой костей этой антилопы из Тавриды соответствуют таковым G. torticornis из позднего виллафранка Европы (рис. 2). По промерам диаметров DT и DAP основания роговых стержней антилопа из Тавриды близка к наиболее мелким формам G. torticornis. Судя по длине и пропорциям пястной и плюсневой костей, G. torticornis из Тавриды была сравнительно небольшой и изящной. Промеры длины этих костей у нее близки к максимальным величинам у G. torticornis hispanica Garrido, 2008, мелкой формы из местонахождения Фонелас P-1 (~2 млн л. н., MNQ18) в Испании. По значениям индексов DTdiaph/L и DTdist/L G. torticornis из Тавриды и Фонеласа P-1 тоже примерно совпадают. У голотипа из Фонеласа P-1: L – 235, DTprox × DAPprox – 30.49 × 33.31, DTdist × DAPdist – 32.47 × 22.71, DTdiaph – 16.96; индекс DTdiaph/L – 0.07; индекс DTdist/L – 0.14; размах изменчивости длины пястной кости у антилопы из Фонеласа P-1 (L min–max) – 219–246 (Garrido, 2008). От G. gromovae Dmitrieva, 1975 из Куруксая (MNQ17), Таджикистан (Дмитриева, 1977), отличается более тонкими роговыми стержнями и более мелкими общими размерами.

Замечания. Вид G. torticornis довольно полно представлен в ископаемом состоянии в Западной Европе и хорошо изучен (Pilgrim, Schaub, 1939; Heintz, 1966, 1970; Duvernois, Guérin, 1989; Kostopoulos, 1997a; Spassov, Crégut-Bonnoure, 1999; Athanassiou, 2005; Lyras, van der Geer, 2007; Garrido, 2008; Bellucci, Sardella, 2015; и др.). Голотип типового вида G. torticornis – правый рог на фрагменте черепа из местонахождения начала позднего виллафранка Ле Купе (Музей Крозатье, Лэ Пуи-эн-Вэлей, Франция; изображение см.: Dorlhac, 1854, рис. 8). Этот вид характеризуется гетеронимным типом скручивания рогов. Лобные кости пневматизированы, роговые стержни без полостей пневматизации (синусов), сидят над глазницами, свернуты в слабый завиток, с двумя спиральными килями, поперечное сечение роговых стержней слабо овальное и округлое, заостренное у заднего, сильнее развитого киля. Исследования показали, что роговые стержни у антилоп этого вида могут различаться как по длине, так и по степени развития килей, а также по числу их оборотов вокруг продольной оси рога. Западноевропейский материал позволил предполагать постепенное уменьшение размеров G. torticornis в

Рис. 1. Gazellospira torticornis (Aymard, 1854): *а–в* – ПИН, № 5644/57, неполный правый роговой стержень: *а* – спереди, *б* – изнутри, *в* – сзади; *г*, *д* – ИЭРЖ, № 727/47, фрагмент рогового стержня: *г* – спереди, *д* – сзади; *е–з* – ИЭРЖ, № 727/44, правая пястная кость: *е* – спереди, *ж* – сзади, з – сверху; *и–л* – ИЭРЖ, № 727/45, плюсневая кость: *и* – спереди, *к* – сзади, *л* – сверху; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

виллафранке Испании и Франции (Heintz, 1966; Rodrigo, 2011). Уменьшение общих размеров наиболее заметно у антилоп начала позднего виллафранка, в частности, из местонахождения Фонелас P-1 (~2 млн л. н., MNQ18) в Испании (Garrido, 2008). Популяция G. torticornis из Фонеласа P-1 – одна из самых поздних в Средиземноморье. Она выделена в подвид G. torticornis hispanica Garrido, 2008. Голотипом этого подвида является левая плюсневая кость, FP1-2001-0165, хранящаяся в Музее Ин-та геологии и минералогии Испании в Мадриде (Garrido, 2008, рис. 16F), а паратипы представлены фрагментами черепов с роговыми стержнями, верхней и нижней челюстью, лучевой и пястной костями. Диагностические признаки подвида включают особенности роговых стержней, зубов и небольшие размеры костей посткраниального скелета. У этого подвида роговые стержни достигают длины около 300 мм, наклонены под углом 35°–60° к крыше черепа и расположены на расстоянии 53–63 мм друг от друга. Угол расхождения рогов – 64°–76°. У основания рогового стержня хорошо развит заднелатеральный киль и иногда выражен передний киль; степень развития этих килей и их положение изменчивы; число полных оборотов килей вокруг продольной оси рога может доходить до двух (Garrido, 2008).

Из местонахождения Куруксай (Таджикистан), коррелируемого с европейскими средне-

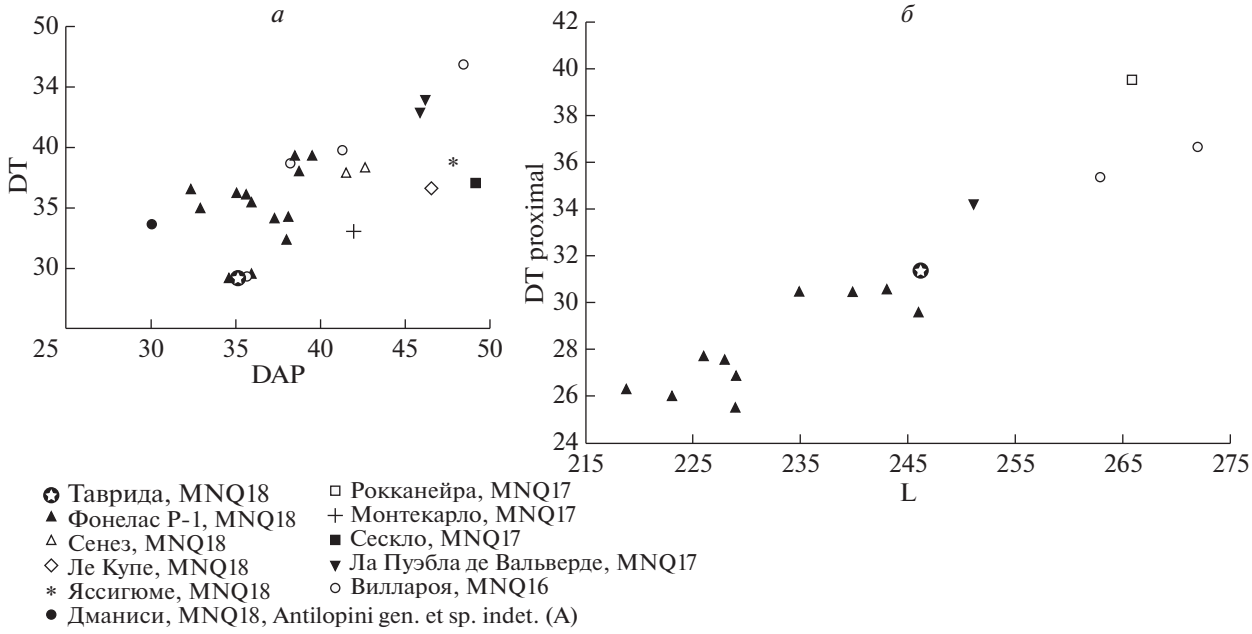


Рис. 2. Соотношение параметров роговых стержней (*а*) и плюсневых костей (*б*) у Gazellospira torticornis (Aymard, 1854) (с использованием данных: Athanassiou, 2005; Bukhsianidze, 2005; Garrido, 2008; Rodrigo, 2011; Demirel, Mayda, 2014; Bellucci, Sardella, 2015; и др.).

виллафранкскими фаунами, описан другой вид, G. gromovae Dmitrieva, 1975. Эта форма отличается от G. torticornis меньшим расхождением роговых стержней в основании, а также некоторыми особенностями основания черепа и верхних зубов (Дмитриева, 1975, 1977).

Данные из пещеры Таврида свидетельствуют о существовании довольно мелкой формы G. torticornis в Крыму, что соответствует тренду уменьшения размеров G. torticornis в начале позднего виллафранка (MNQ18), прослеживающемуся на материалах из Западной Европы.

Самые древние Gazellaspira, возможно, присутствуют в плиоценовом местонахождении Галта (MN15) в Турции (Bouvrain, 1998). Достоверные находки представителей этого рода антилоп известны из позднеплиоценовых местонахождений, коррелируемых с зоной MN16b, в частности, Вилларои в Испании (см. Rodrigo, 2011), Квабеби в Грузии (Bukhsianidze, Koiava, 2018) и Гюльязи в Турции (Sickenberg, 1974). В раннем плейстоцене род Gazellaspira был распространен в европейской и азиатской частях Средиземноморской зоогеографической подобласти Палеарктики, а также в некоторых прилегающих регионах. В общем, биохронологический диапазон вида G. torticornis – зоны MN16b–MNQ18. Наиболее широко данный вид был представлен в среднем и в начале позднего виллафранка. В среднем виллафранке (MNQ17) он обитал на территории от Испании до Турции. На рубеже среднего и позднего виллафранка ареал вида начинает сокращаться, и в постолдувейское время в конце дуная/эбурония (начало зоны MNQ19) этот вид исчезает. В Италии последние представители G. torticornis известны из фаун Коста-Сан-Джакомо (MNQ17) (Bellucci, Sardella, 2015). К первой половине позднего виллафранка (MNQ18) относятся находки этого вида в местонахождениях Франции (Ле Купе, Шиллак, Сенез), Испании (Фонелас P-1), Греции (Геракароу, Кримни 1, Аликес, возможно, Пиргос, и др.), Германии (Эрпфингер Хехле), Румынии (Валя-луи-Гранчану), Болгарии (Сливнитца), Черногории (Трлица, TRL11–10) и Турции (Яссигюме, 1.5 млн л. н.) и др. (Kostopoulos, Koufos, 1994; Athanassiou, 1996, 2005; Kostopoulos, 1997a, 2014; Spassov, Crégut-Bonnoure, 1999; Koufos, 2001; Kostopoulos et al., 2002; Spassov, 2003, 2016; Rădulescu et al., 2003; Arribas et al., 2004; Radulesko, 2005; Crégut-Bonnoure, 2007; Garrido, 2008; Rodrigo, 2011; Demirel, Mayda, 2014; Вислобокова, Агаджанян, 2015; Koufos, Kostopoulos, 2016; и др.). Находка G. torticornis в пещере Таврида в Крыму – первая в Восточной Европе в составе фауны позднего виллафранка. Из этого региона антилопы рода Gazellospira были известны лишь из местонахождений хапровского комплекса Ливенцовка в Приазовье и Болград в Одесской области, относящихся к среднему виллафранку (MNQ17), но материал по ним очень скуден. Этих газеллоспир относили к G. torticornis (Алексеева, 1977) или к G. gromovae (Титов, 2008). По данным М. Букхсианидзе, среди антилоп в местонахождении Дманиси (1.75 млн л. н., MNQ18; Грузия), возможно, есть и Gazellospira (Bukhsianidze, 2005). По размерам и пропорциям пястные кости Antilopini gen. et

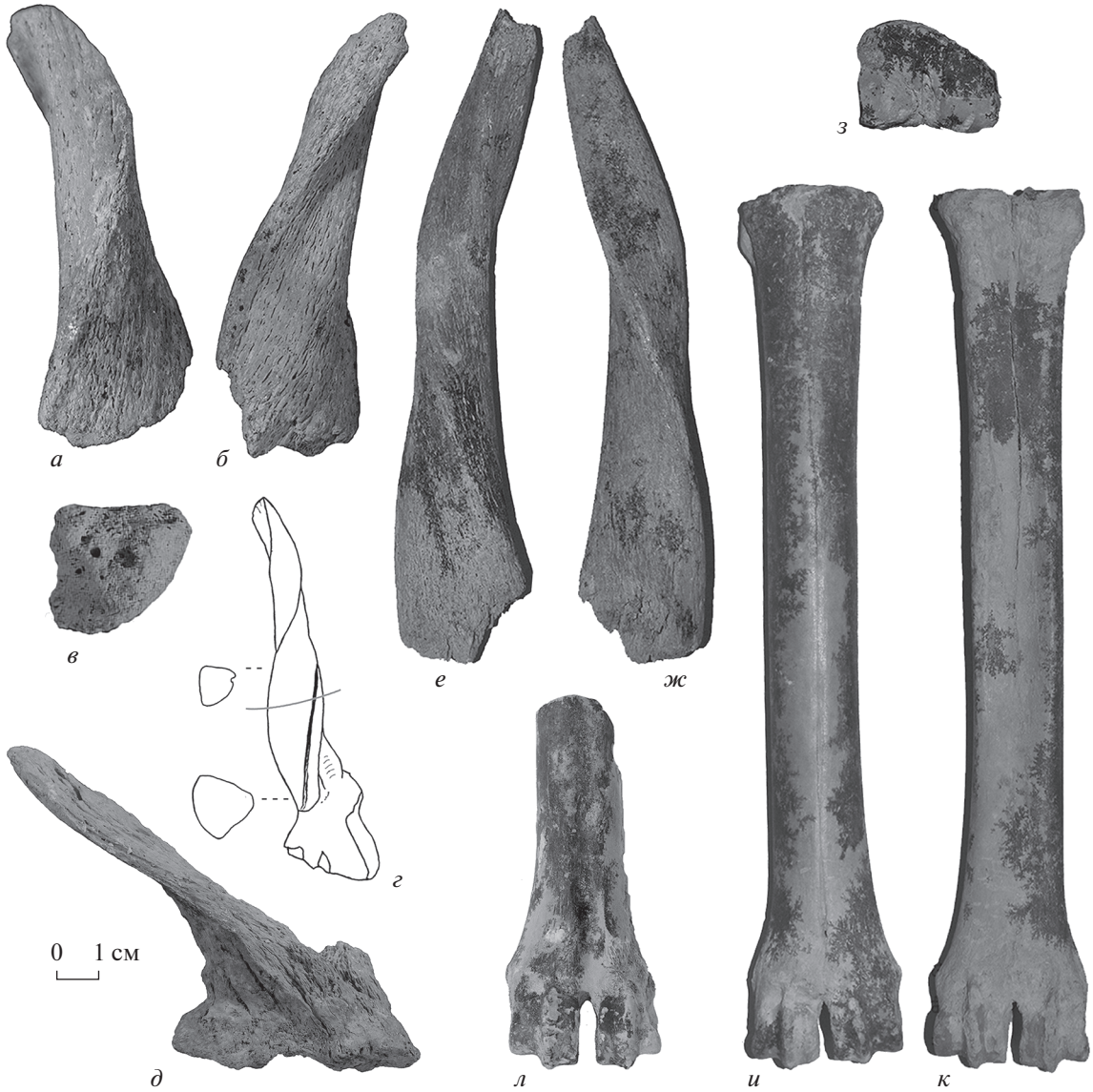


Рис. 3. Pontoceros ambiguus Vereschagin, Alexejeva, David et Baigusheva, 1971: *а–в* – ПИН, № 5644/55, правый роговой стержень: *а* – спереди, *б* – сзади, *в* – сечение его основания; *г* – рисунок голотипа ГИН, № 98-1, из Ногайска (по: Верещагин и др., 1971, табл. 34, фиг. 1), показана форма сечений и линия примерно соответствующая положению основания фрагмента рога из Тавриды; *д* – ПИН, № 5644/54, фрагмент крыши черепа с частью левого рогового стержня; *е*, *ж* – ИЭРЖ, № 727/46, неполный левый роговой стержень: *е* – снаружи, *ж* – изнутри; *з–к* – ИЭРЖ, № 727/43, правая пястная кость: *з* – сверху, *и* – спереди, *к* – сзади; *л* – ПИН, № 5644/58, дистальный конец плюсневой кости, спереди; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

sp. indet. (B) из Дманиси близки к G. torticornis из средневиллафранкских местонахождений (зона MNQ17) Рокканейра (Испания) и Сенез (Франция) (Bukhsianidze, 2005). Отсутствие находок роговых стержней Gazellospira в Дманиси пока оставляет открытым вопрос о присутствии там этих антилоп.

Pontoceros ambiguus Vereschagin, Alexejeva, David et Baigusheva, 1971. Материал. Фрагмент крыши черепа с частью правого рогового стержня, ПИН, № 5644/54; неполный правый роговой стержень, ПИН, № 5644/55; неполный левый роговой стержень, ИЭРЖ, № 727/46; правая пястная кость, ИЭРЖ, № 727/43; дистальный конец плюсневой кости, ПИН, № 5644/58.

Описание и сравнение (рис. 3). Роговые стержни сидят над орбитами. Они гомонимно скручены, трехгранные. Синусы в их основании отсутствуют. Экз. ПИН, № 5644/55 по морфологии и размерам хорошо соответствует верхней половине голотипа вида P. ambiguus из Ногайска, Украина. Хорошо развиты три киля, названные вслед за авторами вида по положению их проксимальных точек (начала килей) у голоти-

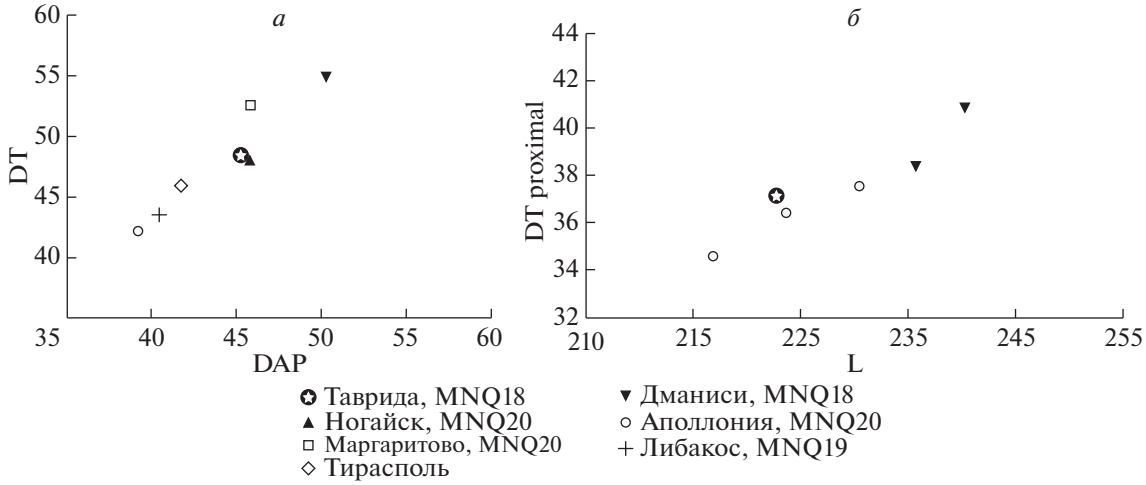


Рис. 4. Соотношение параметров роговых стержней (*а*) и пястных костей (*б*) у антилоп рода Pontoceros (с использованием данных: Верещагин и др., 1971; Kostopoulos, 1997b; Bukhsianidze, 2005; Vekua, 2012).

па, а именно: фронтальный (переднемедиальный), заднелатеральный и заднемедиальный. Последний киль уплощен и имеет форму валика, а переднемедиальный и заднелатеральный кили хорошо выражены и сильнее заострены. Рог от основания к вершине закручен примерно на один оборот, у голотипа – на 1.25 оборота. На передненаружной грани рогового стержня экз. ПИН, № 5644/55 вдоль края переднемедиального гребня тянется глубокая бороздка; такая же бороздка на голотипе доходит до основания рога. Поперечное сечение экз. ПИН, № 5644/55 в основании имеет округленно-треугольную форму, близкую к таковой на половине длины рога голотипа; выше сечение становится округленно-треугольным. На экз. ПИН, № 5644/54 роговой стержень расположен над глазницей и наклонен назад под углом около 40° к крыше черепа; в основании роговые стержни, по-видимому, очень слабо расходились в стороны. Промеры роговых стержней в мм: экз. ПИН, № 5644/54 DAP – 46; DT (вычислен) – 48, экз. ПИН, № 5644/55 DAP × DT у нижнего облома – 30 × 42.5; у основания эти промеры могли быть примерно как у голотипа – 46 × 48 или немного больше; экз. ИЭРЖ, № 727/46: L – 177, DT × DAP – 28.6 × 35.3.

По морфологии, размерам, форме сечения и углу наклона роговые стержни из Тавриды соответствуют голотипу P. ambiguus (рис. 3, *г*). От P. ambiguus mediterraneus Kostopoulos, 1997 из Аполлонии-1 (Греция; MNQ20, ~1 млн л. н.), отличается более четко выраженной трехгранной формой и немного большими размерами. У P. ambiguus mediterraneus DAP × DT основания рогов – 40.5–41.3 × 43.2–44.6 мм, и их сечение от основания до середины высоты рога эллиптически-субокруглое, так как кили более сглаженные, чем у типичной формы (Kostopoulos, 1997b). Рога у этого подвида наклонены назад под углом 30°–40° к крыше черепа, скручены на один оборот и расходятся в стороны немного сильнее, чем у типичной формы. Кроме того, в передней части лобной кости у P. ambiguus mediterraneus есть многочисленные мелкие синусы, которые отсутствуют у P. ambiguus из Тавриды и Ногайска; усиление пневматизации относится к прогрессивным признакам. От голотипа P. surprine Vekua, 2012 из Дманиси (Грузия; MNQ18, ~1,8 млн л. н.) антилопа из Тавриды отличается немного меньшими размерами, большим наклоном рогов назад, их трехгранной формой и наличием трех килей, а также более мелкими размерами. У голотипа P. surprine стержни массивнее (DT × DAP – 55.5 × 50 мм), повернуты на один оборот; резко развит лишь один (переднелатеральный) киль; рог наклонен назад под углом 50° к крыше черепа; поперечное сечение основания рога неправильно-округленной формы (Vekua, 2012).

Пястная кость, экз. ИЭРЖ, № 727/44, удлиненная, стройная, но немного более массивная, чем у G. torticornis. По морфологии, размерам и массивности соответствует P. ambiguus (рис. 4). На проксимальной суставной поверхности фасетка для os trapezoideocapitatum почти квадратная, гребень между ней и фасеткой для os hamatum низкий. На пальмарный стороне диафиза желоб sulcus longitudinalis palmaris широкий и длинный, отверстие канала canalis metacarpi distalis маленькое. Расширение проксимальной и дистальной частей диафиза пястной и плюсневых костей к эпифизам довольно резкое; контур дистального эпифиза (при взгляде спереди) напоминает прямоугольник. Дорсальный продольный желоб на плюсневой кости около canalis metatarsi distalis имеет высокие острые гребни. Эти признаки выражены и на метаподиях из Дманиси, кото-

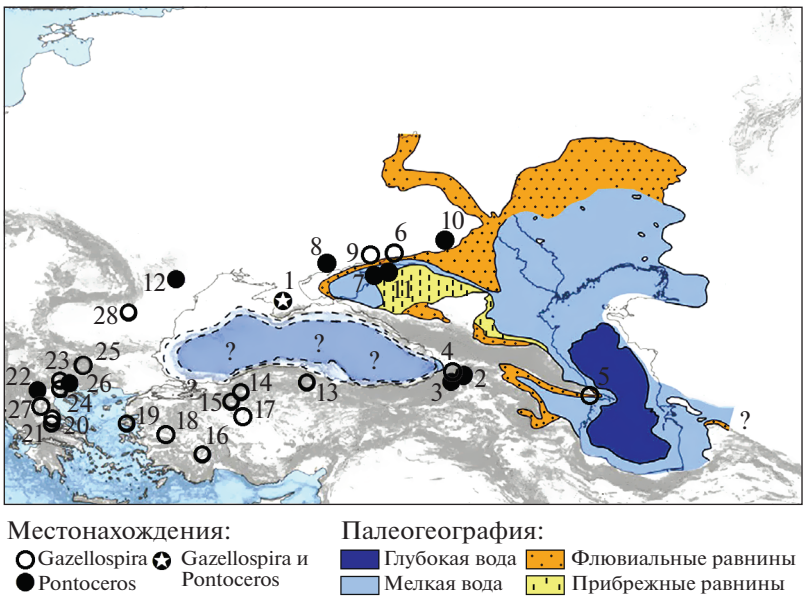


Рис. 5. Основные местонахождения винторогих антилоп Восточно-Средиземноморской провинции. Местонахождения: 1 – Таврида, 2 –Дманиси, 3 –Ахалкалаки, 4 – Квабеби, 5 – Палан-Тюкан, 6 – Ливенцовка, 7 – Маргаритово, 8 – Ногайск, 9 – Широкино, 10 – Саркел, 11 – Семибалки, 12 – Колкотова Балка (Тирасполь), 13 – Камышлы, 14 – Сарикол Тепе, 15 – Галта, 16 – Яссигюме, 17 – Гюльязи, 18 – Бгек, 19 – Ватера, 20 – Сескло, 21 – Аликес, 22 – Либакос, 23 – Геракароу, 24 – Кримни-1, 25 – Волакс, 26 – Аполлония-1, 27 – Дафнеро, 28 – Болград.

рые определены как Antilopini gen. et sp. indet. (B) (Bukhsianidze, 2005, табл. VII-5), но, возможно, принадлежат Pontoceros. Длина этих костей у Antilopini gen. et sp. indet. (B) из Дманиси немного больше, чем у понтоцероса из Тавриды, но по индексам массивности они близки. Промеры пястной кости экз. ИЭРЖ, № 727/43 в мм: L – 223, DTprox × DAPprox – 37.4 × 26.6, DTdist × DAPdist – 39.3 × 25.9; DTdiaph × DAPdiaph – 23.4 × 20; индекс DTdiaph/L – 0.10; индекс DTdist/L – 0.18. Они примерно соответствуют промерам и индексам пястных костей у P. ambiguus mediterraneus. Величины этих индексов у P. ambiguus mediterraneus – 0.08–0.09 и 0.15–0.17, а у Antilopini gen. et sp. indet. (B) – 0.10 и 0.16 (рис. 4, *б*).

З а м е ч а н и я. Род Pontoceros был выделен по материалам из Ногайска и Маргаритово в Приазовье, а также Тирасполя (Колкотова Балка) в Молдавии на основании строения рогов (Верещагин и др., 1971). Голотипом типового вида P. ambiguus является правый рог с фрагментом черепа, экз. ГИН № 98-1, из нижнего плейстоцена Ногайска, предположительно из нижних слоев разреза (Верещагин и др., 1971, табл. XXXIV, фиг. 1–2). По данным Л.И. Алексеевой (1977), эти слои залегают ниже отложений с ногайской фауной мелких млекопитающих (MNQ20) и содержат фауну поздней стадии хапровского (=псекупского) комплекса с типичным Archidiskodon meridionalis (=Mammuthus meridionalis). Роговой стержень из Маргаритово в первоописании рода отнесен к таманскому комплексу (Верещагин и др., 1971; Алексеева, 1977), зона MNQ20, а материал из Тирасполя (Колкотова Балка, MNQ21) – к тираспольскому комлексу. Роговой стержень из Маргаритово, судя по его сохранности, может происходить из слоев с фауной, переходной между таманским и тираспольским комплексами млекопитающих (местонахождение Маргаритово 2; MNQ20/MNQ21; см. Tesakov et al., 2007). P. cf. ambiguus присутствует в фауне Семибалки 1 (MNQ20) таманского фаунистического комплекса в Северо-Восточном Приазовье (Байгушева, 2000).

Род Pontoceros существовал примерно от палеомагнитного эпизода Олдувей до начала среднего плейстоцена. В ископаемом состоянии он представлен гораздо беднее, чем Gazellospira (рис. 5). Ареал вида P. ambiguus простирался от Северо-Восточного Приазовья до Греции и, возможно, Израиля. Antilopini gen. et sp. indet. (cf. Pontoceros ambiguus/Spirocerus sp.) входит в состав фауны Убедии (1.6–1.2 млн л. н; Израиль) (Martínez-Navarro et al., 2012). Остатки антилоп рода Pontoceros присутствуют в фаунах Дманиси (MNQ18) (Vekua, 2012) и Ахалкалаки (0.98–0.78 млн л. н., MNQ20) в Грузии (Bukhsianidze et al., 2014), а также Либакос (MNQ18), Аполлония-1 (MNQ20) и Платаночори-1 (MNQ20) в Греции (Kostopoulos, 1997a, 2006; Konidaris et al., 2015). Pontoceros из Аполлонии-1 морфологически немного отличается от типичной формы из Ногайска (см. выше), и Д. Костопоулос выделил

его в подвид Pontoceros ambiguus mediterraneus, к которому отнес и форму из Либакоса (=Antilopinae gen. indet. sp. A.; Steensma, 1988, рис. 81) (Kostopoulos, 1997b).

Понтоцеросы имели гомонимно закрученные рога, и это хорошо отличает их от антилоп рода Gazellospira. От последних они отличаются и некоторыми особенностями строения пястных и плюсневых костей, в частности, формой проксимального сустава пястной кости и формой фасетки для os trapezoideocapitatum, которые у Gazellospira более округлены с медиальной стороны. По размерам P. ambiguus из Тавриды и Аполлонии-1 были мельче, чем Pontoceros surprine из Дманиси.

Авторы рода Pontoceros отнесли его к подсемейству Tragelaphinae Pilgrim, 1939 (Верещагин и др., 1971), и такое систематическое положение рода принято в ряде работ (Байгушева, 1971; Алексеева, 1977; Дмитриева, 1975, 1977; Титов, 2008). Н.К. Верещагин с соавт. (1971) полагали, что P. ambiguus был крупной антилопой, размером с гну и весом до 120–130 кг, и обликом походил на бонго Tragelaphus eurycerus Ogilby, 1837. Но по гомонимной скрученности рогов Pontoceros отличается от современных представителей трагеляфин; у последних рога закручены гетеронимно. По данным современных филогенетических и генетических анализов, эта группа, близкородственная Bovini, входит в качестве трибы в состав подсемейства Bovinae. Обе группы (Bovini и Tragelaphini) происходят, по-видимому, от миоценовых Boselaphini (Bibi et al., 2009). Некоторые особенности морфологии роговых стержней и зубов понтоцеросов указывают на их сходство с представителями трибы Caprini (Kostopoulos, 1997b, 2006; Vekua, 2012), которые в настоящее время включаются в подсемейство Antilopinae (Bibi et al., 2009). Среди современных видов семейства Bovidae только около 13% имеют гомонимно закрученные рога; они встречаются среди Caprini, Alcelaphini, а также некоторых Bovini, и почти не встречаются среди современных Antilopini, за исключением отдельных особей газелей (Kostopoulos, 2014). На основании строения неполной части черепа и гомонимного типа скручивания рогов у P. surprine А. Векуа отнес род Pontoceros к трибе Oiocerini Sokolov, 1953 подсемейства Caprinae (Vekua, 2012). Для уточнения систематической принадлежности рода Pontoceros нужны новые палеонтологические находки, детальное морфологическое сравнение с ископаемыми и современными видами и данные онтогенеза и филогенеза.

* * *

Таким образом, материалы по винторогим антилопам из пещеры Таврида позволяют уточнить стратиграфическое распространение, особенности эволюции и ареалы видов Gazellospira torticornis и Pontoceros ambiguus. Данные из Тавриды и анализ данных о биостратиграфическом распространении этих винторогих антилоп показывают, что ассоциация Gazellospira torticornis – Pontoceros ambiguus может считаться в Европе характерной для первой половины позднего виллафранка, зоны MNQ18, интервала ~1.8–1.5 млн л. н. Границы этого интервала определены на основе данных о последнем распространении G. torticornis и первом появлении Pontoceros. Он соответствует первой половине позднего виллафранка Западной Европы (зона MNQ18), дунаю/эбуронию, стадиям MIS 65–57.

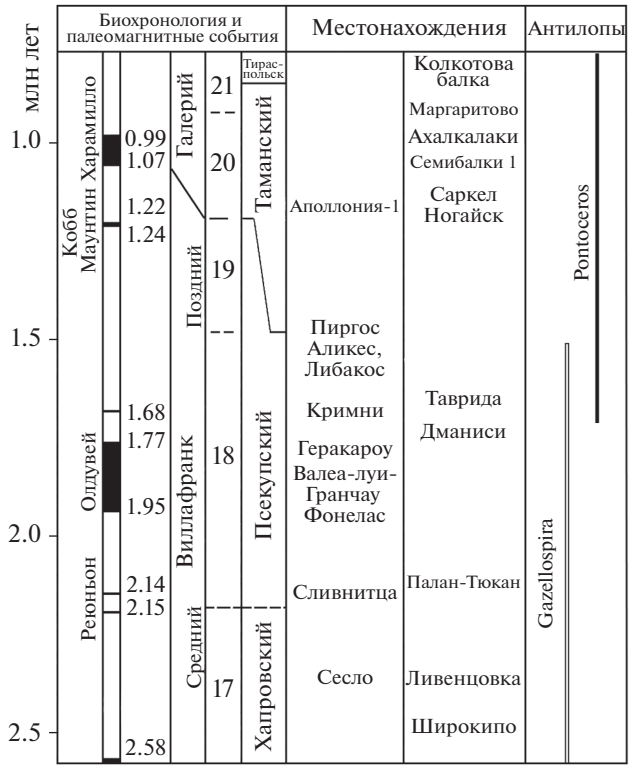


Рис. 6. Хронологическое положение основных местонахождений винторогих антилоп Восточно-Средиземноморской провинции.

Находка G. torticornis в пещере Таврида показала, что в это время ареал вида охватывал и юг Восточной Европы, а не только европейское обрамление Средиземноморья и Малую Азию. Крым, вероятно, являлся одним из немногих поздневиллафранкских рефугиумов этого вида. Кроме того, материалы из Тавриды подтверждают тенденцию к уменьшению размеров у поздних G. torticornis. Присутствие G. torticornis на территориях, примыкающих к европейскому Средиземноморью, в Крыму и Турции в местонахождениях интервала ~2–1.5 млн л. н. (рис. 5, 6) говорит о существовании сплошного ареала этого вида в

пределах Средиземноморской зоогеографической подобласти Палеарктики в начале позднего виллафранка. Антилопы Pontoceros ambiguus из местонахождения Таврида – одни из самых ранних представителей рода. Pontoceros появились на фоне усиливающейся глобальной тенденции к похолоданию и заметных палеобиогеографических изменений (см. Kahlke et al., 2011). Ареал рода Pontoceros приурочен к Восточно-Средиземноморской провинции и охватывал Грецию, юг Восточной Европы и Кавказ, а возможно, и Левант. В Греции фауны Либакос и Аликес близки по возрасту, и находки Pontoceros в Либакосе и Gazellospira в Аликесе могут говорить об одновременном существовании этих антилоп в позднем виллафранке и в этом регионе. Фауны Либакос и Аликес соотвествуют фаунистической стадии Фарнета в Италии и их возраст, по-видимому, близок к 1.5 млн л. н. (e.g., Koufos, Kostopoulos, 2016).

Непосредственные предки винторогих антилоп родов Gazellospira и Pontoceros пока не установлены, хотя многие исследователи считали, что их следует искать в Азии. Дальнейшие исследования и новые находки позволят уточнить фаунистические связи поздневиллафранкских фаун Крыма и Кавказа, выявить возможные родственные связи антилоп этого региона с формами из Азии и Африки, и будут способствовать более точной реконструкции связей между фаунистическими событиями и миграций ранних гоминин в районе Восточного Средиземноморья.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Л.И. Териофауна раннего антропогена Восточной Европы. М.: Наука, 1977. 216 с.

Байгушева В.С. Ископаемая териофауна Ливенцовского карьера (Северо-Восточное Приазовье) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1971. Т. 69. Вып. 49. С. 5–28.

Байгушева В.С. Новые данные о таманском фаунистическом комплексе из раскопа у села Семибалки (Приазовье) // Историко-археологические исследования в Азове и на Нижнем Дону в 1998 г. Вып. 16. Азов, 2000. С. 27–57.

Верещагин Н.К., Алексеева Л.И., Давид А., Байгушева В.С. Род Pontoceros // Плейстоцен Тирасполя. Кишинев: Штиинца, 1971. С. 167–170.

Вислобокова И.А., Агаджанян А.К. Новые данные о крупных млекопитающих плейстоценовой фауны Трлица (Черногория, Центральные Балканы) // Палеонтол. журн. 2015. № 6. С. 86–103.

Дмитриева Е.Л. Ископаемые винторогие антилопы Западной Монголии и некотопых районов Средней Азии // Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1975. С. 76–83.

Дмитриева Е.Л. Антилопы неогена Монголии и сопредельных территорий. М.: Наука, 1977. 120 с.

Лопатин А.В., Вислобокова И.А., Лавров А.В. и др. Пещера Таврида – новое местонахождение раннеплейстоценовых позвоночных в Крыму // Докл. АН. 2019. Т. 485. № 3. С. 381–385.

Титов В.В. Крупные млекопитающие позднего плиоцена Северо-Восточного Приазовья. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2008. 264 с.

Arribas A., Baeza E., Bermúdez D. et al. Nuevos registros paleontológicos de grandes mamíferos en la Cuenca de Guadix-Baza (Granada): aportaciones del Proyecto Fonelas al conocimiento sobre las faunas continentales del Plio-Pleistoceno europeo // Bol. Geol. Minerol. 2004. V. 115. № 3. P. 567–581.

Athanassiou A. Contribution to the study of the fossil mammals of Thessaly (Greece). Tesis Doctoral. Atenas: Univ. Atenas, 1996. 353 p.

Athanassiou A. Gazellospira torticornis (Aymard, 1854) from the late Pliocene locality of Sésklo (Thessaly, Greece) // Quaternaire. 2005. V. 2. P. 137–44.

Azanza B., Morales J. Los artiodáctilos de Huélago, Huescar-1 y Cúllar de Baza-1 (cuenca de Guadix-Baza, Granada) // Trabajos sobre Neógeno-Cuaternario.1989. V. 11. P. 289–314.

Bellucci L., Sardella R. The last Antilopini bovids from the Early Pleistocene of Italy // Quatern. Intern. 2015. V. 357. P. 245–252.

Bibi F., Bukhsianidze M., Gentry A.W. et al. The fossil record and evolution of Bovidae: State of the field // Palaeontol. Electron. 2009. V. 12. Iss. 3. 10A. 10 p. http://palaeo-electronica.org/2009-3/169/index.html

Bouvrain G. Le gisement de vertébrés pliocènes de Çalta, Ankara, Turquie. Bovidés // Geodiversitas. 1998. V. 20. P. 467–485.

Bukhsianidze M. The fossil Bovidae of Dmanisi. Doct. Thesis. Ferrara: Univ. Ferrara, 2005. 192 p.

Bukhsianidze M., Chagelishvili R., Hertler C. et al. New findings about the Akhalkalaki site (Southern Georgia, Caucasus; 0.98–0.78 Ma) // Abstr. Book VIth Intern. Conf. on Mammoths and their Relatives. Thessaloniki: Aristotle Univ., 2014. P. 38 (Sci. Ann. School Geol. V. 102).

Bukhsianidze M., Koiava K. Synopsis of the terrestrial vertebrate faunas from the Middle Kura Basin (Eastern Georgia and Western Azerbaijan, South Caucasus) // Acta Palaeontol. Pol. 2018. V. 63. № 3. P. 441–461.

Crégut-Bonnoure E. Apport des Caprinae et Antilopinae (Mammalia, Bovidae) à la biostratigraphie du Pliocène terminal et du Pléistocène d'Europe // Quaternaire. 2007. V. 18. № 1. P. 73–97.

Demirel F.A., Mayda S. A new Early Pleistocene mammalian fauna from Burdur Basin, SW Turkey // Russian J. Theriol. 2014. V. 13. № 2. P. 55–63.

Dorlhac J. Notice géologique sur le cratère du Coupet, et sur son gisement de gemmes et d'ossements fossils // Ann. Soc. Agricult. Sci. Art. Commerc. Puy. 1854. V. 19. P. 597–617.

Duvernois M.P., Guérin C. Les Bovidae (Mammalia) du Villafranchien supérieur d'Europe occidentale // Géobios. 1989. V. 22. P. 339–379.

Garrido G. The most recent and complete set of Gazellospira torticornis (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) fossils known for the late Upper Pliocene of Western Europe (Fonelas P-1, Gaudix Basin, Granada) // Vertebrados del

Plioceno superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas / Ed. Arribas A. Madrid: Inst. Geol. Minero España, 2008. P. 413–460 (Cuadern. Museo Geominero. № 10).

Heintz E. La presence de Gazellospira torticornus dans le gisement Villafranchien de Saint-Vallier (Dome). Essai de repartition géographique et stratigraphique // Bull. Soc. Géol. France. 1966. V. 7. № 8. P. 25–30.

Heintz E. Les Cervides Villafranchiens de France et d'Espagne // Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. Ser. C. 1970. T. 22. P. 1–202.

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

Konidaris G.K., Tourloukis V., Kostopoulos D.S. et al. Two new vertebrate localities from the Early Pleistocene of Mygdonia Basin (Macedonia, Greece): Preliminary results // C. R. Palevol. 2015. V. 14. P. 353–362.

Kostopoulos D.S. The Plio-Pleistocene artiodactyls from Macedonia, Greece: 2. The fossillirerous locality of Volaks (Volakas Basin, Drama, NE Greece) // Paleontol. Evol. 1997a. V. 30–31. P. 83–92.

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

Kostopoulos D.S. Greek bovids through time // Ann. Géol. Pays Hellén. 2006. V. 41. № 1. P. 141–152.

Kostopoulos D.S. Taxonomic re-assessment and phylogenetic relationships of Miocene homonymously spiral-horned antelopes // Acta Palaeontol. Pol. 2014. V. 59. № 1. P. 9–29.

Kostopoulos D.S., Koufos G.D. The Plio-Pleistocene artiodactyls of Macedonia (Northern Greece) and their biostratigraphic significance, preliminary report // C. R. Acad. Sci. Sér. 2. 1994. V. 318. P. 1267–1272.

Kostopoulos D.S., Sen S. Late Pliocene (Villafranchian) mammals from Sirakol-Tepe, Ankara, Turkey // Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläontol. Hist. Geol. 1999. Bd 39. P. 165–202.

Kostopoulos D.S., Vassiliadou K., Koufos G.D. The beginning of the Pleistocene in the Balkan area according to the Mammal record: palaeozoogeographical approach // Ann. Géol. Pays Hellén. 2002. V. 39. P. 253–278.

Koufos G. The Villafranchian mammalian faunas and biochronology of Greece // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 2001. V. 40. № 2. P. 217–223.

Koufos G.D., Kostopoulos D.S. The Pliocene large mammal record in Greece: Implication for early human dispersal into Europe // Palaeoanthropology of the Balkans and Anatolia: Human evolution and its context / Eds. Harvati K., Roksandis M. Dortrecht: Springer, 2016. P. 269–280.

Krijgsman W., Tesakov A., Yanina T. et al. Quaternary time scales for the Pontocaspian domain: Interbasinal connectivity and faunal evolution // Earth-Sci. Rev. 2019. V. 188. P. 1–40.

Lordkipanidze D., Jashashvili T., Vekua F. et al. A complete skull from Dmanisi, Georgia, and the evolutionary biology of early Homo // Science. 2013. V. 342. P. 326–330.

Lyras G.A., van der Geer A.A.E. The Late Pliocene vertebrate fauna of Vatera (Lesvos Island, Greece) // Cranium. 2007. V. 24. № 2. P. 11–24.

Martínez-Navarro B., Belmaker M., Bar-Yosef O. The bovid assemblage (Bovidae, Mammalia) from the Early Pleistocene site of Ubeidiya, Israel: Biochronological and paleoecological implications for the fossil and lithic bearing strata // Quatern. Intern. 2012. V. 267. P. 78–97.

Nomade S., Pastre J.F., Guillou H. et al. $^{40}Ar/^{39}Ar$ constraints on some French landmark Late Pliocene to Early Pleistocene large mammalian paleofaunas: Paleoenvironmental and paleoecological implications // Quatern. Geochron. 2014. V. 21. P. 2–15.

Pilgrim G.E., Schaub S. Die schraubenhörnige Antilope des europäischen Oberpliocaens und ihre systematische Stellung // Abh. Schweiz. Paläontol. Ges. 1939. Bd 62. S. 1–30.

Radulesko C. Artiodactyles du Pliocène et du Pléistocène inférieur de Roumanie // Quaternaire. 2005. V. 2. P. 191–200.

Rădulescu C., Samson P., Petculescu A., Ştiucă E. Pliocene large mammals of Romania // Coloq. Paleontol. 2003. V. 53. № 1. P. 549–558.

Rădulescu C., Samson P., Ştiucă E. Cadre biostratigraphique du paléolithique inferieur en Roumanie // Quaternaire. 1998. V. 9. № 4. P. 283–290.

Rodrigo M.A. Los bóvidos Villafranquiensis de la Puebla de Valverde y Villarroya: systemática, filogenia y paleobiología. Tesis Doct. Zaragoza: Univ. Zaragoza, 2011. 433 p.

Sickenberg O. Etude du "Villafranchien" en Anatolie (Turquie) // Bull. Bur. Rech. Géol. Min. 1974. V. 78. № 1. P. 241–245.

Spassov N. The Plio-Pleistocene vertebrate fauna in South-Eastern Europe and the megafaunal migratory waves from the east to Europe // Rev. Paléobiol. 2003. V. 22. P. 197–229.

Spassov N. Southeastern Europe as a route for the earliest dispersal of Homo towards Europe: Ecological conditions and the timing of the first human occupation of Europe // Paleoanthropology of the Balkans and Anatolia: Human evolution and its context / Eds. Harvati K., Roksandic M. Dordrecht: Springer, 2016. P. 281–290.

Spassov N., Crégut-Bonnoure E. Premières données sur les Bovidae Villafranchiens de Bulgarie // C. R. Acad. Sci. 1999. V. 328. P. 493–498.

Steensma K.-J. Plio-Pleistozane Grosssaugetiere (Mammalia) aus dem Becken von Kastorial Grevena, sudlich von Neapolis – NW-Griechenland. Doct. Thesis. Clausthal: Tech. Univ., 1988. 315 p.

Tesakov A.S., Dodonov A.E., Titov V.V., Trubikhin V.M. Plio-Pleistocene geological record and small mammal faunas, eastern shore of the Azov Sea, Southern European Russia // Quatern. Intern. 2007. V. 160. P. 57–69.

Vekua A. New spiral-horned antelope in Dmanisi fauna // Bull. Georg. Nat. Acad. Sci. 2012. V. 6. № 3. P. 139–144.

Early Pleistocene Spiral-horned Antelopes (Artiodactyla, Bovidae) from the Taurida Cave (Crimea, Russia)

I. A. Vislobokova, V. V. Titov, A. V. Lavrov, D. O. Gimranov, D. B. Startsev, K. K. Tarasenko

A description of the fossil remains of two spiral-horned antelopes' species *Gazellospira torticornis* (Aymard, 1854) and *Pontoceros ambiguus* Vereschagin, Alexejeva, David et Baigusheva, 1971, which were found in 2018 in the Lower Pleistocene sediments of the Taurida Cave in Central Crimea, is given. These finds are the first evidence of these taxa presence at the peninsula. This association is correlated with the Late Villafranchian faunas of Europe and the mammal zone MNQ18 (in the range 1.8–1.5 Ma). *G. torticornis* from the Taurida locality confirms a tendency of size reducing of late representatives of this antelope species. *P. ambiguus* from Taurida is one of the earliest representatives of the species in Southern Europe. Finds of spiral-horned antelopes at Taurida are important for clarifying the features of their morphological evolution, geographical and stratigraphical distribution.

Keywords: Early Pleistocene, the Crimea, spiral-horned antelope, *Gazellospira*, *Pontoceros*, stratigraphical distribution, paleogeography

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2020, № 1, с. 89–98

ХРОНИКА

LXV СЕССИЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

DOI: 10.31857/S0031031X20010043

С 1 по 5 апреля 2019 г. в Санкт-Петербурге проходила LXV годичная сессия Палеонтологического общества на тему "Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы ". В ее работе приняли участие более 200 специалистов из 54 учреждений 30 городов России, Армении, Казахстана и Польши. К началу сессии было опубликовано 174 принятых тезисов докладов. Однако заслушано и обсуждено 136 докладов, из них 112 устных и 24 стендовых, которые практически охватили всю объявленную тематику. К началу сессии были опубликованы "Материалы LXV сессии Палеонтологического общества", включающие вступительное слово президента Общества А.Ю. Розанова, 14 статей в разделе "История науки: памятные даты 2019 г.", а также отчет о деятельности Общества за 2018 г. Также к сессии вышел II том "Трудов Палеонтологического общества", в который вошло 14 статей.

На открытии сессии было заслушано приветствие генерального директора ВСЕГЕИ О.В. Петрова. В нем было отмечено, что данная сессия Палеонтологического общества посвящена проблемам морфологической эволюции и стратиграфии, которые являются основными направлениями стратиграфо-палеонтологических работ при региональном геологическом изучении недр. Было обращено особое внимание на то, что во многих организациях, в том числе во ВСЕГЕИ, существует множество разрозненных стратиграфических и палеонтологических баз данных, музейных коллекций и других материалов, к которым фактически нет доступа широкой общественности. Объединение таких данных, создание общей информационной геологической среды, в настоящее время рассматривается как актуальная задача. О.В. Петров отметил, что во ВСЕГЕИ планируется создание информационной системы, объединяющей базу данных по картографируемым подразделениям, по стратотипам и гипостратотипам, по палеонтологическим коллекциям, в том числе, монографическим, и реферативной базы данных публикаций по стратиграфии и палеонтологии. Эти работы рассматриваются как одно из направлений в рамках будущей Программы "Стратиграфия и палеонтология России".

В своем вступительном слове президент Общества акад. А.Ю. Розанов отметил, что в программе грядущего совещания "Состояние и перспективы развития Государственного геологического картографирования территории Российской Федерации и ее континентального шельфа" даже не упоминается ни стратиграфия, ни тем более палеонтология, "...что сегодня реальное положение с геологическим картированием не обеспечено необходимыми кадрами, которые еще предстоит подготовить". Далее А.Ю. Розанов напомнил, что в свое время, когда кадры геологов-съемщиков интенсивно готовились во многих ВУЗах, а геологическая съемка считалась основой геологической деятельности производственных и научных учреждений, совершенно обязательно преподавались в ВУЗах такие дисциплины, как литология, структурная геология, геологическое картирование, стратиграфия и палеонтология. Стройная система съемочных и поисковых работ обеспечивала нам не только мировое признание высочайшего уровня различного рода картографической продукции, но и способствовала широкому участию наших крупнейших специалистов в международных картографических программах. Все это, к сожалению, в настоящее время в значительной степени разрушено. В связи с этим, президент поделился своими мыслями о том, что необходимо делать. "Первое – создавать систему подготовки преподавателей, способных ориентировать на геологическую съемку. Второе – готовить студентов по специальности "геологическая съемка" с преподаванием в широком масштабе базовых дисциплин: литология и осадочная петрография, стратиграфия и палеонтология, тектоника и структурная геология".

В докладе "Архитектоника как основа реконструкции ключевых моментов эволюции онтогенеза у вымерших высших таксонов Metazoa" вице-президент Общества акад. С.В. Рожнов отметил, что "все эволюционные новшества в морфологии многоклеточных животных связаны с изменением онтогенеза. Анализ архитектоники взрослых организмов позволяет выявить существование в онтогенезе животного тех или иных узлов сходства и присутствие или отсутствие тех или иных ключевых процессов в их онтогенезе. Это особенно важно для ископаемого материала, в котором глубокие онтогенетические стадии и узлы сходства непосредственно не сохраняются, но возможно их реконструировать по строению взрослых форм и подтвердить анализом аберраций. На

этом основании выявляется уровень организации таксона и его филогенетическое положение”.

Большинство докладов LXV сессии было посвящено эволюционным аспектам кризисных ситуаций. В результате изучения комплексов фораминифер из разрезов скважин в зал. Терезы Клавенес (Восточное побережье п-ова Таймыр) М.А. Алексеев, Г.В. Шнейдер (ВСЕГЕИ) установили синхронность цикличности юрских отложений в заливе и более южных разрезах, указывающую на то, что эти районы принадлежали единому бассейну седиментации. В результате проведенных исследований образцов железистых кварцитов Лебединского месторождения Курской магнитной аномалии М.М. Астафьевой, Л.В. Зайцевой (ПИН РАН) получены данные инфракрасной спектроскопии, показывающие преобразование карбоната железа (сидерита) в окислы железа (гетит) при активном участии бактерий. Анализ внешней морфологии микрофоссилий вирусоподобных структур в микрокварцитах базальтов и в цементе брекчий в риолитах позволил А.М. Беляеву (СПбГУ) сделать предположение, что супергигантские вирусоподобные структуры были представителями вымершего семейства одноклеточных факультативных паразитов, либо являлись предками гигантских вирусов семейства Mimiviridae. С.И. Бордунов (ГИН РАН; МГУ) привел материалы, характеризующие широкое расселение и высокую частоту встречаемости фораминифер семейства Elphidiidae в неогеновых отложениях Дальнего Востока, и частое использование этой группы организмов для детального стратиграфического расчленения и региональной корреляции. Об условиях формирования осадочного чехла островного склона Курило-Камчатского желоба по данным радиолариевого анализа доложила Л.Н. Василенко (ТОИ ДВО РАН, Владивосток). Детальное комплексное изучение морских разрезов кайнозоя Западной Камчатки позволило Ю.Б. Гладенкову (ГИН РАН) сделать вывод, что без мультидисциплинарных геологических исследований решить проблемы детализации стратиграфического расчленения геосинклинальных толщ в зонах перехода от континента к океану, а также вопросы выявления последовательности и взаимообусловленности абиотических и биотических событий невозможно. В.В. Горшенина (ВСЕГЕИ), С.С. Терентьев (С.-Петербург) продемонстрировали палеоэкологические особенности трилобитов, найденных в микритовых известняках кровли биогермных карбонатных построек волховского горизонта среднего ордовика окрестностей С.-Петербурга. В.В. Жаринова (КФУ, Казань) представила новые данные о конхостраках поздней перми и раннего триаса Кузнецкого бассейна (разрез Бабий Камень) и на основании полученных результатов пришла к выводу, что первые триасовые виды конхострак появляются в кедровских слоях мальцевской свиты. На основе анализа морфологии листьев цветковых растений и зубов растительноядных динозавров, найденных в отложениях каканаутской свиты Корякского нагорья, А.А. Золиной, Л.Б. Головневой (БИН РАН) получено более полное представление об особенностях наземной экосистемы, существовавшей в полярных широтах вблизи мел-палеогенового биотического кризиса. На примере изучения Лямицкого местонахождения докембрийских макроорганизмов А.Ю. Иванцов (ПИН РАН), А.Л. Наговицын (Архангельский краеведч. музей), А.В. Краснова (МГУ), М.А. Закревская (ПИН РАН) показали, что реконструированные особенности поведения дикинсоний, очевидно, являлись адаптацией к существованию подвижных животных на активном мелководье в рыхлых, частично стабилизированных микроорганизмами, но периодически подвергавшихся размыву субстратах. Об инфразональных уровнях в позднеальбских–сантонских отложениях Крымско-Кавказского региона на основе анализа комплексов планктонных фораминифер доложила Л.Ф. Копаевич (МГУ). На основе детальных седиментологических исследований Лямицкого местонахождения А.В. Красновой (ПИН РАН; МГУ), И.М. Бобровским (Австралийский нац. ун-т, Канберра), А.Ю. Иванцовым (ПИН РАН), А.Л. Наговицыным (Архангельский краеведч. музей) выявлены особенности литологии верхневендских отложений с захоронениями древнейшей в Юго-Восточном Беломорье эдиакарской биоты, и сделан вывод, что эти организмы жили как в зоне волнового и штормового, так и на глинистом шельфе в зоне слабого штормового воздействий. Н.В. Куприянова (ВНИИОкеангеология) представила результаты влияния палеоэкологических условий на формирование комплексов остракод из пограничных отложений перми и триаса Нордвикского р-на (север Центральной Сибири). На основе ревизии трилобитов рода Toxotis Wallerius, 1895 А.Л. Макарова (Новосибирский филиал ВНИГНИ) пришла к заключению, что на Сибирской платформе и прилегающих территориях пока не найдены представители рода Toxotis, известного из среднекембрийских отложений Швеции, к которому ранее относили вид venustus, и отметила, что типовой вид Toxotiformis venustus (Lazarenko) обнаружен только в отложениях мелководных фаций северо-запада Сибирской платформы (нганасанский и тавгийский горизонты стратотипического разреза р. Кулюмбэ). На основе изучения разреза ипрского яруса по р. Хеу (Северный Кавказ) В.А. Мусатовым, А.Б. Богачкиным (Нижне-Волжский НИИ геол. и геофиз., Саратов) выявлена прямая корреляция температурных мак-

симумов, увеличения видового разнообразия нанопланктонных комплексов и сапропелевых прослоев, отражающих максимумы трансгрессий, и отмечено сходство полученных результатов с уровнями кризисных явлений в разрезах Cicogna и Contessa в Италии, Gorrondatxe в Испании и разрезами Атлантического океана. И.А. Николаева (ВСЕГЕИ) представила материалы, демонстрирующие развитие групп Oertliella alveoloalata, Trachyleberidea prestwichiana, Echinocythereis isabenana (остракоды) в палеоцене и эоцене в области Северный Перитетис. А.В. Пахневич (ПИН РАН) полагает, что, анализируя данные о современных брахиоподах, можно проводить палеоэкологические реконструкции условий обитания брахиопод и их поселений и, наоборот, знания о развитии сообществ ископаемых брахиопод можно применить для прогнозирования роста современных биоценозов и популяций. О характеристике аптских комплексов фораминифер Западной Сибири, их значении для стратиграфии и палеогеографии (Северный палеобиогеографический р-н) доложили В.М. Подобина, Г.М. Татьянин (ТГУ, Томск). На основе ревизии коллекционного материала К.С. Полковым, В.Б. Сельцером (СГУ, Саратов) уточнено и дополнено видовое разнообразие аммоноидей подсемейства Chelonniceratinae Spath, 1923 из апта Мангышлака, Западной и Южной Туркмении и для хелоницератин выявлен внутривидовой полиморфизм: бради- и тахиморфия, а также изменчивость в размерах раковин, толщине ребер, ширине оборота по отношению к его высоте. Минеральный состав микросфер группы железа, обнаруженных из силурийских разрезов лудловско-пржидольского интервала Горного Алтая, вкупе с их строением и наличием разных генераций, позволяют Н.В. Сенникову, Н.В. Новожиловой, Р.А. Хабибулиной, В.А. Лучининой (ИНГГ СО РАН, Новосибирск) предположить их биогенный генезис, так как они представляют собой минералогический феномен жизнедеятельности водорослей, вероятно, эвгленовых. А.А. Суяркова (ВСЕГЕИ), Р.Р. Якупов (ИГ УНЦ РАН, Уфа) представили результаты детального изучения граптолитов из разреза Набиуллино-3, позволяющие по-новому рассматривать положение границы силура и стратиграфический объем силурийских стратонов в Западно-Зилаирской СФЗ относительно предыдущих исследований, в частности, изменить возрастной интервал южно-байназаровской толщи, датируя ее нижнюю границу верхами ордовика.

Значительное место в докладах было уделено морфологической эволюции и детальнй биостратиграфии. В результате изучения и опробования выходов пород таяокуяхинской свиты п-ова Канин П.А. Безносовым (ИГ Коми НЦ УрО РАН), С.М. Снигиревским (СПбГУ), А.П. Сивковой (БИН РАН) впервые установлены комплексы макрофитофоссилий и остатков позвоночных, подтверждающие ее раннефранский возраст. Н.В. Быкова (ИНГГ СО РАН), С. Ло Дука (Восточно-Мичиганский ун-т, Ипсиланти, США), Д.В. Гражданкин (ИНГГ СО РАН; НГУ, Новосибирск), Ш. Шао (Виргиния Тех, Блэксбург, США) представили предварительные результаты, позволившие выявить ключевые направления в эволюции морфологического пространства макроводорослей с палеопротерозоя по силур и их радиации. На основе изучения ископаемых диатомей А.Ю. Гладенковым (ГИН РАН) выявлена уникальная для Зап. Камчатки последовательность диатомовых ассоциаций олигоцена – начала раннего миоцена, важная как для биостратиграфического расчленения разрезов кайнозоя данного региона по кремнистым микроорганизмам, так и для уточнения корреляции региональных стратиграфических подразделений с ярусами МСШ. В результате изучения разрезов оскобинской и чистяковской свит юго-западной части Сибирской платформы Д.А. Горшковым (ВНИГНИ) выделены две ассоциации вендских комплексов микрофоссилий, первая из которых приурочена к палеообстановкам, широко распространенным в начале позднего венда, а вторая, таксономически устойчивая ассоциация прослеживается от Байкитской антеклизы до северной части Присаяно-Енисейской синеклизы, что повышает ее стратиграфический потенциал как минимум для региональной корреляции. В.И. Давыдов (КФУ, Казань) считает, что решить задачи создания надежных и стабильных геохронологических шкал разного уровня (МСШ, ОСШ, РСШ) поможет интегрированное применение биохронологии и широкого набора методов с количественными и во многом формализованными параметрами (радиоизотопные, стабильные изотопы, магнитостратиграфические, климатостратиграфические, методы астрономической калибровки). В ходе исследования популяций нуммулитов с 6-ти стратиграфических уровней пяти разрезов Е.Ю. Закревской (ГГМ РАН, Москва), Ф.А. Айрапетяном (Ин-т геол. наук НАН РА, Ереван, Армения) уточнено систематическое и стратиграфическое положение сетчатых нуммулитов Армении с учетом данных, полученных в результате их последней ревизии в регионах Центрального и Восточного Тетиса. Г.С. Искюль (ВСЕГЕИ) продемонстрировал проблематичные пиритизированные ихноструктуры из глинистых известняков кундаского и азериского горизонтов среднего ордовика восточной части Балтийско-Ладожского глинта и привел их характеристику. На основе детального изучения керна глубокой Талнахской скв. 21 (Tr-21, Норильская литолого-фациальная зона)

Е.В. Ишиной (СНИИГГиМС) выделены три комплекса брахиопод в нижнем силуре Сибирской платформы и приведены их стратиграфическое распространение и таксономический состав. А.В. Коромыслова (ПИН РАН), П.В. Федоров (СПбГУ), З.А. Толоконникова (Кубанский гос. ун-т, Краснодар; КФУ, Казань) продемонстрировали результаты исследования ордовикских и пермских мшанок методом рентгеновской компьютерной микротомографии и проанализировали неоспоримые преимущества метода перед трудоемким процессом изготовления ориентированных шлифов. О первых находках микробиальных образований (строматолитов) в верхнедокембрийских (вендских) отложениях Земли Веделя Ярлсберга (архипелаг Шпицберген) доложили Н.Н. Костева (ФГУНПП "ПМГРЭ", СПб.), С.А. Анисимова, А.Ю. Анисимов (ВСЕГЕИ). Е.И. Кулагина (ИГ УНЦ РАН, Уфа) констатирует, что на Восточно-Европейской платформе и в двух субрегионах Южного Урала зоне Endothyranopsis crassa–Archaediscus gigas ОСШ верхневизейского подъяруса соответствуют три фораминиферовые зоны, в связи с чем предлагает рассмотреть возможность повысить ранг данной зоны в ОСШ до надзоны, включающей три зоны. Детальное литолого-фациальное изучение василеостровской свиты, вскрытой в серии обнажений и скважин Ленинградской обл., позволило Е.А. Кушим (ИГГД РАН, СПб.), А.Б. Тарасенко (НМСУ "Горный", СПб.), Е.Ю. Голубковой (ИГГД РАН) уточнить морфологическое строение нитчатых водорослей Aataenia reticularis и Bicuspidata fusiformis и реконструировать условия их обитания в котлинском палеобассейне верхнего венда северо-запада Русской плиты. В результате биостратиграфических исследований вендских (эдиакарских) отложений в Дзабханском р-не запада Монголии А.Л. Рагозиной, Е.А. Лужной, Л.В. Зайцевой (ПИН РАН) установлена завханская микробиота, в составе которой присутствуют водоросли Doushantuophynon Chen и Eoholynia Gnil., имеющие важное корреляционное значение. На основе сопоставления и увязки опубликованных данных и полученных новых результатов Е.Г. Раевской (ФГУНПП "Геологоразведка", СПб.) выполнен детальный анализ эволюционных изменений микрофитопланктона Эстонии и предложена схема расчленения среднего–верхнего ордовика по акритархам, которая может быть включена в региональную стратиграфическую схему Восточно-Европейской платформы. Ю.Н. Савельева (ФГУНПП "Геологоразведка", СПб.), В.А. Грищенко (СГУ, Саратов) представили новые данные, дополнившие схему расчленения берриас-валанжинских отложений Горного Крыма по остракодам. На примере меловых карьеров г. Вольск (Саратовская обл.) В.Б. Сельцером (СГУ, Саратов), М. Махальским (Ин-т палеобиологии ПАН, Варшава, Польша) установлена сукцессия скафитидных аммонитов, позволяющая проводить более точные корреляции маастрихтских отложений изучаемой территории с одновозрастными отложениями Западной Европы. О зональном расчленении нижневизейского подъяруса на Урале по фораминиферам доложили Т.И. Степанова (ИГГ УрО РАН, Екатеринбург), Е.И. Кулагина (ИГ УНЦ РАН, Уфа). О.П. Тельнова (ИГ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар), Дж. Маршалл (Ун-т Саутгемптона, Великобритания), А.А. Кудрявцев (ООО "ТЕСКАН", СПб.) продемонстрировали результаты изучения девонских микро- и мегаспор, раннекаменноугольных семян из отложений формации Pease Bay в северо-восточной части Шотландии, полученные при внедрении современного инструментария и разработке новых методов исследований. С.С. Терентьевым (С.-Петербург), В.В. Горшениной (ВСЕГЕИ) рассмотрены особенности таксономического состава сообщества трилобитов из биогермных карбонатных построек волховского горизонта (средний ордовик, дапинский – нижняя часть дарривильского яруса) окрестностей С.-Петербурга. О современном состоянии и проблемах обновления региональных стратиграфических схем сообщили Т.Ю. Толмачева (ВСЕГЕИ), А.С. Алексеев (МГУ; ПИН РАН), Г.Н. Александрова (ГИН РАН), И.О. Евдокимова (ВСЕГЕИ). В ходе палинологического изучения триасовых отложений Баренцевоморского шельфа России В.А. Четверовой (ВСЕГЕИ) уточнена интерпретация стратиграфически важных видов миоспор Apiculatisporites spiniger (Lesch.) Pot. et Kr. и Baculatisporites verus Orl.-Zwol.

Значению ключевых эволюционных радиаций в истории биосферы посвящены следующие доклады. На основе анализа структуры ассоциаций радиолярий М.С. Афанасьева (ПИН РАН) пришла к выводу, что среди радиолярий ранней перми в Приуральском море присутствовали: виды эндемики–аборигены, заселявшие акваторию Приуральского моря с периодическим освоением Уральского, Актюбинского и Прикаспийского бассейнов; виды космополиты–мигранты с широким распространением в Мировом палеоокеане; редкие биполярные виды, обитавшие одновременно в биполярно-удаленных акваториях. А.С. Бяков (СВКНИИ ДВО РАН; СВГУ, Магадан; КФУ, Казань) привел новые данные, характеризующие великое позднепермское вымирание в высоких широтах Бореальной надобласти. Анализ морфологического и географического распространения титон–берриасских видов радиолярий, впервые выделенных из керна скважин Губкинской, Радонежской и Салымской площадей (Зап. Сибирь) позволил В.С. Вишневской

(ГИН РАН), Ю.А. Гатовскому, В.А. Козловой (МГУ) установить связь Баженовского моря в юрское время с Палеопацификой; в мелу преобладают эндемичные виды. На основе изучения двух разрезов пограничных отложений перми и триаса Слукино и Старое Слукино (восток Владимирской обл.) М.А. Наумчевой, В.К. Голубевым (ПИН РАН) выделены три этапа развития фауны остракод и приведены их характеристики. А.Н. Островский (СПбГУ), П.Д. Тэйлор (Музей естественной истории, Лондон, Великобритания), К. Харамилло (Смитсоновский ин-т тропических исследований, Панама) провели широкие стратиграфические и палеонтологические работы на территории Центральной Колумбии, в результате которых впервые были обнаружены идентифицированные представители типа Bryozoa из формаций Tablazo, Umir и Lisama мелового возраста. На примере позднемеловых кремниевых губок – гексактинеллид Е.М. Первушовым (СГУ, Саратов) прослежены проявления частичного и полного изоморфизма и отмечено, что на фоне прослеживаемых тенденций в морфогенезе кремниевых губок на протяжении мелового и палеогенового времени эти проявления отражают фундаментальную закономерность конечности формообразования гексактинеллид. О закономерности эволюции и радиаций многоклеточных доложил А.В. Попов (СПбГУ). На основе проведенных исследований В.В. Силантьев, М.Н. Уразаева (КФУ, Казань) пришли к выводу, что история развития неморских двустворчатых моллюсков (НДМ) в позднем палеозое свидетельствует о том, что вселения двустворок из морских обстановок в солоноватоводные и пресноводные бассейны в большинстве случаев были приурочены к глобальным гляциальным событиям, увеличение разнообразия НДМ и обмены фаунами разных провинций также связаны с похолоданиями климата, а вымирания НДМ приурочены к глобальным потеплениям климата.

Проблемы архаического многообразия отражены в следующих докладах. Я.А. Вевель (ИГ Коми НЦ УрО РАН) представила результаты реконструкции и изучения морфологии спиральной части раковин фораминифер из коллекции В.И. Меллера, 1879, полученные при применении метода рентгеновской микротомографии. Об опыте изучения в шлифах вендских мягкотелых организмов, представляющих собой дисковидные образования, из хатыспытской свиты Оленекского поднятия Сибири сообщили О.Б. Жарасбаев, А.В. Колесников, Д.В. Гражданкин (НГУ, Новосибирск; ИНГГ СО РАН), Н.В. Быкова (НГУ, Новосибирск). Е.А. Лужная (ПИН РАН) полагает, что “размытый” план строения эдиакарских “перьев”, сочетающих признаки разных типов, может быть объяснен в рамках гипотезы об “архаическом многообразии”, которое предполагается для периодов становления таксонов высокого ранга. На основе сравнительно-морфологического анализа представителей родов Kutorgina и Nisussia Я.Е. Малаховская (ПИН РАН) показала, что для куторгинид характерна изменчивая внутриродовая внешняя морфология раковины, что дает возможность предположить значительную морфологическую изменчивость раковины также и для представителя рода Narynella из среднего кембрия Алдано-Ленского района. Ж.А. Сарсембаев, В.В. Марусин (ИНГГ СО РАН; НГУ, Новосибирск) полагают, что, несмотря на то, что большая часть комплекса макроостатков из кессюсинской серии не имеют признаков минерального скелета, наличие отдельных форм с реликтами карбонатной раковины позволяет утверждать, что уже с самого начала томмотского века существовали крупные бентосные организмы с биоминерализованным внешним скелетом, морфологически аналогичные представителям мелкораковинной фауны. Анализ литературных данных по древним фосфатным брахиоподам и томмотиидам позволил Г.Т. Ушатинской, Ю.Е. Демиденко (ПИН РАН) прийти к заключению, что в самых низах кембрия в пределах одной крупной группы Lophotrohozoa встречаются организмы, с одной стороны, имеющие одинаковый состав скелета, нередко близкую микроструктуру, иногда близкий план строения, но различающиеся по форме, количеству и характеру сочленения склеритов, и в то же время характеризующиеся отсутствием или наличием пронизывающих скелет пор, несущих щетинки, и имеющие различия в микроскульптуре поверхности.

На заседании секции по четвертичной системе было заслушано и обсуждено 9 докладов (из них – 8 устных и 1 стендовый), в которых были рассмотрены вопросы реконструкций палеоэкологических событий, особенности палеоэкологии озер и рек, приведены новые данные о моллюсках, насекомых, земноводных, пресмыкающихся и палинофлоре четвертичных бассейнов и ландшафтов. Впервые новыми данными по палинофлоре нижнехвалынских отложений Северного Прикаспия Н.С. Болиховской, Р.Р. Макшаевым (МГУ) получены доказательства развития в составе перигляциального растительного покрова микротермных кустарниковых формаций из Betula nana в условиях значительного похолодания и существования многолетней мерзлоты во время одного из стадиальных этапов осташковского позднеледниковья. На основе изучения керна ряда скважин на территории Нижней Волги Г.А. Данукаловой (ИГ УНЦ РАН, Уфа), Е.М. Осиповой (КФУ, Казань) установлен комплекс пресноводных моллюсков тюркянского горизонта, указывающий на формирование

осадков в долине реки. Я.А. Измайлов (Сочинское отдел. РГО, Сочи), Х.А. Арсланов (СПбГУ) продемонстрировали результаты анализа изменений уровенного режима и рассмотрели некоторые вопросы палеоэкологии Азовского и Черного морей в течение последних 6000 лет. В результате палинологического изучения керна донных отложений (мощностью 1.35 м) озера Каменистое А.И. Крикуновой, Л.А. Савельевой, Н.А. Костроминой (СПбГУ), А.А. Вашковым, О.Ю. Носовой (ГИ КНЦ РАН, Апатиты) построена диаграмма, на которой выделено шесть палинозон и определена потеря массы при прокаливании, показывающая, что минимальные количества органики приходятся на нижнюю часть разреза (инт. 1.35–1.13 м), а самые высокие – на инт. 0–0.93 м. Т.В. Сапелко (ИНОЗ РАН, СПб.), В.Р. Бойнагарян (Ереванский гос. ун-т, Армения), И.Г. Габриелян (Ин-т ботаники НАН РА, Ереван, Армения), М.А. Науменко (ИНОЗ РАН), Д.В. Севастьянов (СПбГУ), А.С. Пилоян, Л.А. Маргарян (Ереванский гос. ун-т, Армения) привели предварительные результаты первых комплексных исследований высокогорных озер на территории Армении. В результате проведенных палеогеографических исследований среднего–верхнего неоплейстоцена в долине р. Янгарей (Ненецкий автономный округ) Л.Р. Семеновой, Е.С. Носевич (ВСЕГЕИ), З.В. Пушиной (ВСЕГЕИ; ВНИИОкеангеология) составлена корреляционная схема разрезов и внесены уточнения на карту четвертичных образований. П.Д. Фролов (ГИН РАН; СПбГУ), А.С. Тесаков (ГИН РАН), А.А. Бондарев (Омское региональное отдел. РГО, Омск) выявили две волны распространения двустворчатых моллюсков рода Corbicula на север в раннем и среднем плейстоцене, представляющие важнейшие климато-стратиграфические реперы для расшифровки биоклиматической истории Северной Евразии. Анализ корреляционных связей между концентрациями отдельных тяжелых металлов в донных осадках оз. Плотичье и относительной численностью створок диатомей позволил Т.С. Шелеховой, З.И. Слуковскому (ИГ КарНЦ РАН, Петрозаводск) выявить индикаторные виды, присутствие или исчезновение которых свидетельствует о негативном антропогенном воздействии на экосистему озера. Анализ пространственного и временного распространения моллюсков в разрезе морского плейстоцена и по площади Каспийского региона позволил Т.А. Яниной, А.А. Свиточ (МГУ) сделать заключение о биостратиграфической характеристике верхнехазарского горизонта.

На отдельном заседании “Палеонтология в музеях России” выступили представители музеев различной ведомственной принадлежности – от относящихся к Министерствам (природных ресурсов и экологии, просвещения, культуры) и Академии наук до частных организаций. Всего было заслушано 18 докладов: М.П. Арефьева (ГИН РАН) “Объединенные музеи Свято-Алексиевской Пустыни и их роль в развитии целостного мировоззрения российского гражданина XXI века”; В.В. Аркадьева (СПбГУ) “Оцифровка музейных коллекций и создание современных каталогов (на примере коллекции Э.И. Эйхвальда к монографии “Paléontologie de la Russie”, 1865–1868)”; Ю.В. Глазыриной (Пермский краеведч. музей) “Пермский период на месте его открытия. Опыт Пермского краеведческого музея по исследованию интерпретации природного и геокультурного наследия региона”; Е.М. Литвиновой (Новгородское отдел. РГО, Великий Новгород) “Объекты геологического наследия в концепции природного парка в Новгородской области”; Г.В. Матюшкова (Сахалинский областной краеведч. музей, Южно-Сахалинск) “Геологическое прошлое о. Сахалин и его отражение в экспозиции Сахалинского областного краеведческого музея”; Л.В. Николаевой (Боровичи) “Метинский разрез карбона глазами туристов, местных жителей, любителей палеонтологии”; Г.Ю. Пономаревой (ПГНИУ, Пермь) “Музей пермской системы ПГНИУ. Реализация программы развития”; А.С. Резвого (Музей Природы и Человека, Ханты-Мансийск) “Палеонтологические коллекции в музеях ХМАО – Югры”; В.В. Родионова (Центральный музей Тавриды, Симферополь) “Экспонирование, новые подходы к оформлению залов, способы хранения экспонатов”; В.В. Силантьева (КФУ, Казань) “Палеонтологические коллекции в музеях Казани”; Д.А. Слободина, К.В. Мамоновой (Кемеровский областной краеведч. музей) “Научно-просветительская деятельность Кемеровского областного краеведческого музея”; А.В. Соловьева (Сахалинский областной краеведч. музей, Южно-Сахалинск) “Замечательные ископаемые Сахалина”; И.А. Стародубцевой (ГГМ РАН, Москва) “Палеонтологические коллекции ГГМ РАН – в экспозициях, фондах и на портале открытых данных”; Г.И. Тимониной (Азовский музей-заповедник, Азов) “Из опыта работы Азовского музея-заповедника по комплектованию палеонтологической коллекции и реставрации ее предметов”; А.В. Федорова (Новосибирский гос. краеведч. музей) “Опыт выставок “Тришка и 33 трилобита” и “Найти динозавра” в популяризации палеонтологии”; О.А. Феофановой (Кемеровский областной краеведч. музей) “Организация палеонтологических исследований Шестаковского комплекса Кемеровским областным краеведческим музеем”; А.К. Швыревой (Ставропольский музей-заповедник) “Современные способы экспозици-

онных работ в отделе палеонтологии Ставропольского музея-заповедника"; Е.А. Яхт-Языковой (Опольский ун-т, Польша), Д. Яхта (Музей естественной истории Маастрихта, Нидерланды) "Палеонтологические коллекции в музеях городов Ополе (Польша) и Маастрихт (Нидерланды): опыт сотрудничества".

На заседании, посвященном памяти А.П. Быстрова (1899–1959) (к 120-летию со дня рождения), были представлены 43 доклада (из них 36 устных и 7 стендовых) по позвоночным, содержащие сведения по морфологии, эволюции, филогении, биостратиграфии, описанию новых местонахождений, новым находкам ископаемых позвоночных различных систематических групп (пресмыкающихся, рептилий, териофауны, ихтиофауны, птиц и млекопитающих), и в том числе доклад Д.Г. Наумова (Ин-т микробиологии РАН, Москва), И.Г. Данилова (ЗИН РАН) "Штрихи к биографии и научное наследие А.П. Быстрова". Об особенностях гистологического строения чешуй некоторых пермских и триасовых лучеперых рыб Европейской России доложил А.С. Бакаев (ПИН РАН). Г.Г. Боесков (Ин-т геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск), И.В. Пономарев (СВФУ, Якутск), П.Р. Ноговицын (Ойская средняя школа, пос. Немюгинцы, Якутия), И.Н. Белолюбский (ИГАБМ СО РАН), А.Д. Степанов (СВФУ, Якутск), М.Д. Томшин (ИГАБМ СО РАН), М.В. Щелчкова (СВФУ, Якутск) продемонстрировали новые находки остатков позднеплейстоценовых млекопитающих мамонтовой фауны на территории природного парка "Ленские столбы" (Центральная Якутия). На основе сравнительного анализа гистологического строения костей парейазавров и некоторых представителей растительноядных пермо–триасовых тетрапод Е.А. Бойцовой, П.П. Скучасом (СПбГУ), А.Г. Сенниковым, В.К. Голубевым (ПИН РАН; КФУ, Казань), В.В. Масютиным, О.А. Масютиной (Вятский палеонтол. музей, Киров) выявлены черты внешнего сходства большинства видов: бочковидная форма тела, листовидные зубы, мощные конечности, позволяющие предположить, что образ жизни этих животных и занимаемая ими экологическая ниша были сходными. На материале из черепа шерстистого носорога и двух костей первобытного бизона (правая нижняя челюсть и лопатка) А.А. Бондаревым (Омское региональное отдел. РГО), Д.В. Власовым (Ярославский музей-заповедник) продемонстрированы новые случаи возможных травматических последствий агонистического поведения у копытных мамонтовой фауны. Е.И. Бояринова, В.В. Буланов (ПИН РАН) показали, что предварительные исследования кожных окостенений парейазавров демонстрируют большой потенциал их использования для целей систематики отряда. В результате палеогистологического анализа плечевой кости, ребра и гастралии полярной хористодеры из раннемелового местонахождения Тээтэ в бассейне р. Вилюй, Республика Саха (Якутия) Д.Д. Витенко, П.П. Скучас (СПбГУ), П.Н. Колосов (ИГАБМ СО РАН) выявили наличие пахиостозного утолщения стенок костей и отметили, что такое микроанатомическое преобразование свидетельствует об адаптации к водному образу жизни. В результате проведенных исследований по морфологии микромерных элементов псаммостеидных бесчелюстных В.Н. Глинским (СПбГУ) выявлена морфологическая и гистологическая схожесть чешуеобразных тессер и боковых чешуй псаммостеид, подтверждающая вывод Д.В. Обручева об их гомологичности. А.Н. Гнетнева (ЗИН РАН), В.И. Кудрявцев (Тувинский ин-т комплексного освоения природных ресурсов СО РАН, Кызыл), В.М. Чхиквадзе (Ин-т палеобиологии Нац. музея Грузии, Тбилиси), И.Г. Данилов (ЗИН РАН) привели описание двух ядер панцирей ископаемых сухопутных черепах, впервые обнаруженных в Шара-Нурском местонахождении глин плиоцена–плейстоцена на территории Тувы. На основе ревизии костных остатков неоплейстоценовых оленей (Cervidae) с территории Астраханской обл. М.В. Головачевым (Астраханский музей-заповедник), В.В. Титовым (ИАЗ ЮНЦ РАН, Ростов-на-Дону) установлен видовой состав цервид, свидетельствующий о развитии в конце среднего – начале позднего неоплейстоцена в Нижневолжском регионе залесенных участков и территорий, покрытых кустарниковой растительностью, околоводных биотопов и пойменных ленточных лессов и заболоченных участков. Н.Г. Зверьков (МГУ; ГИН РАН; ПИН РАН), П.А. Безносов, В.А. Салдин (ИГ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар) привели характеристику нового уникального местонахождения среднеюрских морских рептилий в Архангельской обл. и отметили, что это местонахождение имеет большие перспективы, так как в нем найдены части скелетов как минимум пяти экземпляров животных разной таксономической принадлежности. О находке двух бедренных костей гигантской нелетающей птицы в открытой пещере в Центральном Крыму, указывающей на широкое распространение гигантских птиц в раннем плейстоцене Восточной Европы, доложили Н.В. Зеленков, А.В. Лавров (ПИН РАН), Д.Б. Старцев (КФУ, Симферополь), А.В. Лопатин (ПИН РАН). А.О. Иванов (СПбГУ) продемонстрировал разнообразие морфогенетических типов чешуй у палеозойских хрящевых и монголепидных рыб и предположил, что в процессе эволюции в чешуйном покрове эвселяхов и особенно поздних неоселяхов происходило упрощение канальной

системы чешуй. О находке костей саблезубой кошки Homotherium (Mammalia, Felidae) из местонахождения Синяя Балка (Таманский п-ов) доложили И.А. Казанов (Белокалитвинский гуманитарно-индустриальный техникум, Белая Калитва), В.В. Титов (ИАЗ ЮНЦ РАН, Ростов-на-Дону), М.В. Сотникова (ГИН РАН). В.В. Колчанов, П.П. Скучас (СПбГУ), В.В. Сыромятникова (ПИН РАН) представили новые данные о морфологии и палеобиологии Gobiates khermentsavi (Anura, Gobiatidae), полученные с использованием методов микротомографического сканирования. В результате ревизии всех известных остатков мозговых коробок анкилозавров из верхнемеловой биссектинской свиты Узбекистана, проведенной И.Т. Кузьминым (СПбГУ), И.Д. Петровым (С.-Петербургский городской Дворец творчества юных), П.П. Скучасом (СПбГУ), А.О. Аверьяновым (ЗИН РАН), подтверждено положение Bissektipelta archibaldi в составе семейства Ankylosauridae и уточнены уже имеющиеся данные о строении мозговой коробки. А.В. Лавровым (ПИН РАН), А.Н. Власенко (Московская гос. акад. ветеринарной медицины и биотехнологии), К.К. Тарасенко (ПИН РАН) рассмотрены различные варианты преобразования механизма абдукции нижней челюсти у хищных млекопитающих. На основе изучения костных остатков различных животных из нового местонахождения позвоночных раннего плейстоцена в пещере Таврида (Крым) А.В. Лопатин, А.В. Лавров, И.А. Вислобокова, К.К. Тарасенко, Н.В. Зеленков (ПИН РАН), Д.Б. Старцев (КФУ, Симферополь), Д.О. Гимранов (ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург), В.В. Титов (ИАЗ ЮНЦ РАН, Ростов-на-Дону), П.В. Оксиненко (Art-Dobrynia, Ltd., Симферополь) показали, что характер биоты территории Крыма, особенности ландшафта и наличие карстовых пещер соответствуют особенностям, выявленным на основных миграционных путях ранних Homo в Евразии. Т.П. Малышкиной (ИГГ УрО РАН, Екатеринбург), Е.А. Яхт-Языковой (Опольский ун-т, Польша), М.В. Назаркиным (ЗИН РАН), В.В. Колчановым (СПбГУ) приведено морфологическое описание и изображение зуба некрупной акулы, впервые обнаруженного в верхнем мелу на о-ве Шикотан (Курильские острова). О находке ископаемых остатков скелета морской коровы Такикава (Hydrodamalis spissa Furusawa) в долине р. Лютоги на о-ве Сахалин доложил Г.В. Матюшков (Сахалинский областной краеведч. музей, Южно-Сахалинск). Сравнительный анализ находок раннетриасовых наземных позвоночных в верховьях р. Юг (местонахождение Блудново, Вологодская обл.) с выборками типового вида Benthosuchus sushkini и другими видами рода позволил Б.И. Морковину (ПИН РАН) выявить у найденного черепа существенные отличия в строении нижней челюсти, крыши черепа, а также каналов боковой линии, достаточные для выделения нового представителя рода Benthosuchus. Ки-Со Нам (Kye-Soo Nam) (Научная средняя школа Тэджона, Южная Корея), М.В. Назаркин (ЗИН РАН) сообщили первые сведения о составе и структуре комплекса ископаемых рыб, происходящего из формации Духо среднего миоцена, Южная Корея. На основе ревизии ранее описанного и изучении нового материала по воробьиным птицам из позднеплиоценовых местонахождений Береговая (Южное Забайкалье) и Шамар (Северная Монголия), расположенных в долине р. Селенга, Е.С. Паластровой, Н.В. Зеленковым (ПИН РАН) установлено присутствие четырех форм жаворонковых, шести видов овсянковых, и рассмотрены их морфологические особенности. Изучение многочисленных нижнечелюстных зубных пластин древнейшей химерообразной рыбы из нижнего карбона Центральной России, а также типовых и дополнительных экземпляров эхинохимеры в коллекции Музея естествознания Карнеги в Питтсбурге и в лаб. Ричарда Ланда и Эйлин Гроган Ун-та Святого Иосифа в Филадельфии позволило Е.В. Попову (СГУ, Саратов; КФУ, Казань), О.А. Лебедеву, С.В. Багирову (ПИН РАН), И.П. Большиянову (Ин-т прикладной механики, Москва) установить, что “русская химера” сильно отличается от североамериканских представителей отряда. На материале из коллекции Зоологического ин-та РАН, представленном тремя клыками пещерного медведя, Н.Е. Прилепской (ИПЭЭ РАН, Москва), Г.Ф. Барышниковым (ЗИН РАН) по цементу и дентину зубов был определен возраст и сезон гибели пещерных медведей. Н.Е. Прилепская (ИПЭЭ РАН, Москва), А.С. Тесаков (ГИН РАН), Е.М. Первушов (СГУ, Саратов), П.Д. Фролов (ГИН РАН), Р.И. Беляев, Т.В. Кузнецова (МГУ), В.В. Чепыжов, Д.В. Романов (Дайв клуб Че, Москва) привели фаунистическую характеристику нового местонахождения териофауны Нижнего Поволжья и отметили важность данного местонахождения в субавтохтонном захоронении целого комплекса млекопитающих хазарского комплекса, представленного в большинстве других точек разрозненными остатками. В.В. Родионов (Центральный музей Тавриды, Симферополь) представил новые данные о нижнеготеривских отложениях у пос. Зуя, Республика Крым. На основе сравнения гистологии костей конечностей Eoscapherpeton asiaticum из позднего мела Узбекистана и крупных современных криптобранхид (Andrias) П.Г. Сабуров, П.П. Скучас, В.В. Колчанов, Е.А. Бойцова (СПбГУ) заключили, что нет никаких доказательств увеличения скорости роста для рода Andrias по сравне-

нию с более базальным и меньшим по размеру Eoscapherpeton, и предположили, что кайнозойские криптобранхиды достигли своего крупного размера за счет увеличения периода роста скелета (=увеличения продолжительности жизни). Использование палеогистологического метода для выявления палеобиологических особенностей гигантских пластинокожих рыб Homostius позволило П.П. Скучасу, В.Н. Глинскому (СПбГУ), В.Д. Вавиловой (Академическая гимназия им. Д.К. Фадеева СПбГУ) впервые установить присутствие фиброламеллярной кости, что свидетельствует об универсальных путях формирования быстрорастущей костной ткани у всех челюстноротых. Результаты изучения внешней морфологии и гистологии материала по черепахам из нижнемелового местонахождения Тээтэ (Якутия) позволило П.П. Скучасу (СПбГУ), И.Г. Данилову (ЗИН РАН), В.Д. Марковой (СПбГУ), П.Н. Колосову (ИГАБМ СО РАН, Якутск) предположить их принадлежность к каким-то пресноводным базальным черепахам и отметить, что предполагаемая пресноводность изученных черепах хорошо согласуется с пресноводностью некоторых других представителей комплекса позвоночных этого местонахождения (рыбы, саламандры, хористодеры). А.В. Соловьев (Сахалинский областной краеведч. музей, Южно-Сахалинск) считает, что ограниченное видовое разнообразие неогеновых наземных млекопитающих Desmostylus на Сахалине, по сравнению с Японией, может быть обусловлено как недостаточной изученностью, так и изоляцией небольших участков суши, располагавшихся в миоцене на месте современного острова. На основе изучения коллекционного материала по пермским тетраподам, хранящегося в ПИН РАН и Вятском палеонтол. музее, Ю.А. Сучковой, В.К. Голубевым (ПИН РАН) пополнен список восточноевропейских примитивных тероцефалов еще четырьмя видами, а также отмечено, что в структуре сундырского доминантного сообщества они занимали место крупнейшего хищника. На основе изучения материала по амфисбенам из позднемиоценовых местонахождений Егоровка 1 и Егоровка 2 Одесской обл. (Украина) Е.В. Сыромятникова (ПИН РАН; ЗИН РАН), Е.С. Коваленко, К.М. Подурец, А.А. Калоян (Курчатовский ин-т, Москва) привели их морфологическую характеристику и отметили, что амфисбена из Егоровки указывает на значительно более широкое распространение этой группы амфисбен в прошлом, включающее Северное Причерноморье. В результате исследования по морфологии каменистых костей с использованием источника синхротронного излучения К.К. Тарасенко (ПИН РАН), Е.С. Коваленко, К.М. Подурец (Курчатовский ин-т, Москва) получены предварительные данные, позволяющие оценить степень изменчивости некоторых микроструктур костного лабиринта у позднемиоценовых китообразных рода Kurdalagonus. К.К. Тарасенко (ПИН РАН), Д.Б. Старцев (КФУ, Симферополь), П.В. Оксиненко (Art-Dobrynia, Ltd., Симферополь), А.В. Лавров (ПИН РАН), Б.А. Зайцев (ВСЕГЕИ), А.А. Лозовский (КФУ, Симферополь) привели описание нового позднемиоценового местонахождения морских млекопитающих – Мелек-Чесме (Керченский п-ов, Республика Крым). В.В. Титов (ИАЗ ЮНЦ РАН, Ростов-на-Дону), А.С. Тесаков (ГИН РАН), В.С. Байгушева (Азовский музей-заповедник, Азов), М.В. Головачев (Астраханский музей-заповедник) привели характеристику тираспольского, хазарского и мамонтовского фаунистических комплексов неоплейстоцена юга Восточной Европы в соответствии с современными представлениями и отметили, что на протяжении их существования неоднократно происходила смена холодных и теплых этапов, и это приводило к некоторым трансформациям в составе сообществ. На основании данных тафономии костеносных отложений местонахождения Сундырь-1, Марий-Эл А.В. Ульяхин, Ю.А. Сучкова (ПИН РАН) пришли к выводу о его автохтонности и отметили, что особенностью формирования местонахождения на стадии танатоценоза является влияние падалеядов, чего нельзя с уверенностью сказать о большинстве пермотриасовых местонахождений тетрапод Восточной Европы. Об изменчивости дентальных признаков сусликов рода Spermophilus из позднеплейстоценовых местонахождений Южного Урала и Зауралья доложили Д.Д. Чемагина, Д.А. Гудова (УрФУ, Екатеринбург), Е.А. Кузьмина, Т.В. Струкова (ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург). Г.О. Черепанов (СПбГУ), И.Г. Данилов (ЗИН РАН) привели исторический обзор изучения микроструктуры панциря черепах и на основе полученных результатов наметили перспективы дальнейших палеогистологических исследований панциря и других элементов скелета черепах. А.А. Чубур (БГУ, Брянск) представлены результаты морфометрии позднеплейстоценовых черепов шерстистого носорога (Coelodonta antiquitatis Blum.) среднего течения Варты (Польша). А.К. Швыревой (Ставропольский музей-заповедник) проанализированы особенности развития зубной системы сибирского носорога Elasmotherium sibiricum Fischer в онтогенезе (Ставропольский край). Многолетние исследования остатков четвертичных млекопитающих позволили М.В. Щелчковой (СВФУ, Якутск), Г.Г. Боескорову (ИГАБМ СО РАН, Якутск), С.П. Давыдову (СВ научная станция ТИГ ДВО РАН, пос. Черский) констатировать, что смешение видов с разной экологической приуроченностью свидетельствует об определенной мозаике

ландшафтов в плейстоцене, а большое количество крупных растительноядных пастбищных животных (мамонт, носорог) говорит о широком распространении холодных степей на территории Якутии в позднем плейстоцене. А.А. Якимовой, Н.В. Погодиной (УрФУ, Екатеринбург) рассмотрены особенности микроструктуры эмали плио-плейстоценовых полевок рода Borsodia местонахождения Звериноголовское (Юж. Зауралье).

На сессии был заслушаны информационные доклады: А.В. Дронова (ГИН РАН), Т.Ю. Толмачевой (ВСЕГЕИ) "140 лет ордовикской системе"; С.В. Рожнова (ПИН РАН) "О работе Научного совета РАН по проблемам палеобиологии и эволюции органического мира в 2018 г.".

Памятным датам 2019 г. в истории палеонтологии были посвящены четыре устных доклада: И.Ю. Бугровой, Л.Ю. Крючкова (СПбГУ) "Коллекции Е.В. Соломко – первой русской женщины–доктора геологии – в Палеонтолого-стратиграфическом музее СПбГУ [к 140-летию Высших женских (Бестужевских) курсов]"; С.К. Пухонто, И.Л. Сорока (ГГМ РАН, Москва) "Ее любовь – кораллы" (к 130-летию со дня рождения Елизаветы Дмитриевны Сошкиной); Ю.В. Савицкого (СПбГУ) "Лесникова Альдона-Мария Федоровна (к 130-летию со дня рождения)"; И.А. Стародубцевой (ГГМ РАН, Москва), В.В. Аркадьева (СПбГУ), Ф.А. Триколиди (ВСЕГЕИ) "Эдуард Иванович Эйхвальд (к 200-летию начала научной деятельности)". Три доклада были прекрасно оформлены на стенде: А.В. Зверевой (СНИИГГиМС) "Памяти Анастасии Геннадьевны Ядренкиной (1935–2018)"; Е.Д. Михайловой (СПГГУ), Е.С. Цмейрек (Китабский гос. геол. заповедник, Узбекистан) "40 лет Китабскому заповеднику – первому стратиграфическому заповеднику Советского Союза"; И.С. Шумова, Л.Ю. Кавардакова (Вятский палеонтол. музей, Киров) "К 25-летию Вятского палеонтологического музея".

На общем распорядительном собрании были заслушаны отчеты ученого секретаря Палеонтологического об-ва А.А. Суярковой о научной и финансовой деятельности за 2018 г. и заключение председателя Ревизионной комиссии Г.Н. Киселева. В действительные члены Общества приняты четыре человека, почетными членами избраны также четыре. В принятой резолюции сессия считает необходимым продолжение изучения разнообразия органического мира геологического прошлого, систематики и филогенетических связей древних организмов с целью создания надежной биостратиграфической основы всех геологических исследований и геологической практики. Сессия также считает необходимым активизировать работы по детальному морфологическому и морфоструктурному изучению и монографическому описанию основных групп организмов докембрия и фанерозоя. Сессия отметила необходимость продолжения работ по систематизации палеонтологических коллекций и активизации усилий по организации их хранения (оцифровка и создание современных каталогов), обеспечивающих постоянное использование и биостратиграфический контроль любых геологических построений. При подведении итогов работы заседания "Палеонтология в музеях России" Центральным советом было принято решение об организации в рамках Палеонтологического об-ва музейной секции, задачей которой будет координация основных направлений деятельности палеонтологических отделов и палеонтологических музеев, в частности, по организации единой базы данных по палеонтологическим коллекциям и созданию системы опытно-методического консультирования. Председателем секции предложено стать О.Л. Коссовой.

Решено провести очередную LXVI сессию 6–10 апреля 2020 г. в Санкт-Петербурге во ВСЕГЕИ на тему "Биогеография и эволюционные процессы".

Участники сессии выразили благодарность дирекции ВСЕГЕИ, членам оргкомитета, сотрудникам отдела стратиграфии и палеонтологии, сектора МСК, сотрудникам группы технической поддержки за хорошую подготовку и успешное проведение сессии.

В. А. Гаврилова

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2020, № 1, с. 99–100

ИЗВЕСТНОМУ БИОЛОГУ ЧЛЕНУ-КОРРЕСПОНДЕНТУ РАН НИКИТЕ ГАВРИЛОВИЧУ СОЛОМОНОВУ 90 ЛЕТ

DOI: 10.31857/S0031031X19060114

Никита Гаврилович Соломонов посвятил свою долгую и трудную жизнь нескольким направлениям биологии, в том числе палеонтологическим исследованиям и охране памятников природы с уникальными местонахождениями кембрийских окаменелостей.

Он родился 27 сентября 1929 г. в небольшой деревне Батамайы Кытыла 4-го Мальжагарского наслега Хангаласского улуса Якутской АССР. Детство и юность пришлись на голодное и трудное время, при тяжелых жизненных обстоятельствах. Но тяга к знаниям пересилила все. Многогранная и романтическая натура, он не расставался со случайно попавшим к нему в руки томиком Пушкина, и многие его стихи до сих пор читает наизусть...

Педагогический техникум, затем естественный факультет Якутского государственного педагогического института, который Н.Г. Соломонов окончил в 1954 г. Сразу же после окончания института он начал работать в Якутском государственном университете, где прошел путь от ассистента до зав. кафедрой зоологии и декана биолого-географического факультета – таковы основные вехи начала его научной карьеры. Здесь он защитил кандидатскую (1961) и докторскую (1972) диссертации, связанные с популяционной экологией грызунов. Благодаря его обширным исследованиям и врожденной педагогической жилке, вокруг него стала формироваться школа по популяционной экологии и физиологической экологии животных, в рамках которой прежде всего изучались наиболее распространенные млекопитающие Якутии. Труды и достижения этой школы были высоко оценены ведущими биологами Советского Союза и России.

В 1973 г. Никита Гаврилович начал работать в Сибирском отделении АН СССР, где стал сначала заведующим лабораторией, а потом и директором Института биологии СО АН СССР. В 1990 г. был избран членом-корреспондентом РАН. Никита Гаврилович глубоко вникал в основные направления биологических исследований в Якутии, а его высокий авторитет позволял ему поддерживать наиболее перспективные и интересные для Якутии проекты. Поэтому он не обошел вниманием изучение мамонтовой фауны, находками которой столь богата якутская земля. Но для палеонтологии особенно важными оказались его успехи в организации охраны местонахождений кембрийских окаменелостей.

В обосновании открытия национального природного парка “Ленские столбы” и ресурсного резервата “Дельта Лены” решающую роль сыграла деятельность Н.Г. Соломонова. В настоящее время парк “Ленские столбы” включен в список Всемирного наследия ЮНЕСКО. Для палеонтологии это очень важное событие, так как на территории парка и близ него находятся наиболее интересные и важные местонахождения раннекембрийской фауны, имеющие общемировое значение. В этих же местах расположены и наиболее значимые стратотипы нижнекембрийских ярусов. За эту часть своей природоохранной и научной деятельности Палеонтологический институт РАН наградил Н.Г. Соломонова медалью “За вклад в развитие палеонтологического музея им. Ю.А. Орлова”.

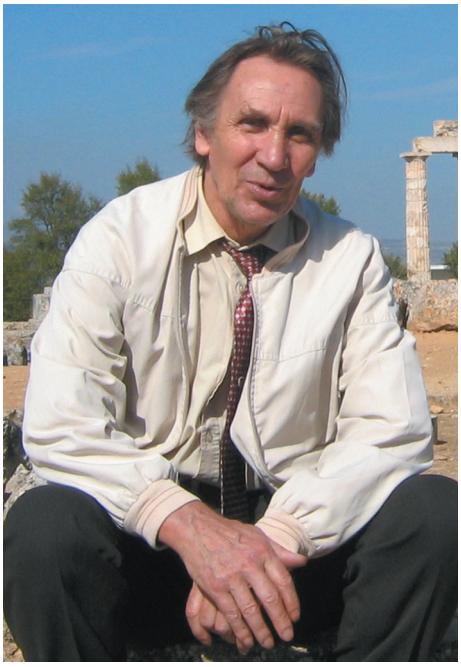
Никита Гаврилович не устает разъяснять важность изучения кембрийских отложений Якутии и, обладая незаурядным педагогическим талантом, увлекает школьников, студентов и научных сотрудников коллекционированием и изучением раннекембрийских ископаемых. Для этого он организует специальные школьные экспедиции, в которых участвуют энтузиасты со всей Якутии. В Северо-Восточном федеральном университете им. М.К. Амосова, благодаря усилиям Н.Г. Соломонова, планируют готовить специалистов-палеонтологов не только по мамонтовой фауне, но и по фауне кембрия. Нет сомнений, что при его настойчивости и умении заряжать окружающих людей своим энтузиазмом и интересом этот проект претворится в жизнь.

Сотрудники Палеонтологического института, редколлегия “Палеонтологического журнала”, многочисленные друзья, коллеги и ученики желают Никите Гавриловичу Соломонову многих лет активной творческой жизни и новых успехов в его многогранной научной, педагогической, природоохранной и организационной деятельности.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2020, № 1, с. 101–102

ИГОРЬ СЕРГЕЕВИЧ БАРСКОВ (1937–2019)

DOI: 10.31857/S0031031X20010080



25 июня 2019 г. ушел из жизни Игорь Сергеевич Барсков, выдающийся российский палеонтолог, профессор, заведующий кафедрой палеонтологии геологического факультета МГУ, главный научный сотрудник лаборатории моллюсков Палеонтологического института РАН, Заслуженный деятель науки РФ, Заслуженный профессор МГУ, академик РАЕН.

Он родился 13 июня 1937 г. в г. Дзержинске Горьковской (теперь Нижегородской) области в семье преподавателей. Маленький Игорь не отличался крепким здоровьем, и по рекомендации врачей семья на несколько лет переехала в более теплые края, на берег Черного моря, в Геленджик. В послевоенные годы переехали в Кострому.

Окончив с медалью среднюю школу в г. Костроме, в 1954 г. семнадцатилетний Игорь поступил на геологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, и вся его дальнейшая профессиональная жизнь была теснейшим образом связана с кафедрой палеонтологии и геологическим факультетом. После успешного окончания МГУ в 1960 г. Игорь Сергеевич остался работать на факультете геологом, начальником отряда в Норильской экспедиции НИС геологического ф-та (1960–1963), а затем поступил в аспирантуру на кафедру палеонтологии. В 1965 г. он защитил кандидатскую диссертацию “Позднеордовикские и силурийские головоногие Казахстана и Средней Азии” и сразу вошел в группу ведущих специалистов страны по ископаемым цефалоподам. Обладая необычайно широкой эрудицией и невероятным чутьем на новые перспективные веяния в науке, Игорь Сергеевич первым в нашей стране применил методику исследования микроструктуры раковины цефалопод с помощью растрового электронного микроскопа. Впоследствии это направление получило широкое развитие в работах специалистов по разным группам ископаемых.

Увлекшись проблемами морфогенеза раковины цефалопод в контексте экологической эволюции группы, он создал первую морфо-экологическую классификацию ископаемых цефалопод, показав пути их развития и адаптивной специализации в палеозое. В 1979 г. он защитил докторскую диссертацию на тему “Морфогенез, экогенез и микроструктура скелета палеозойских цефалопод”, ее дополненный вариант был опубликован в качестве монографии “Морфогенез и экогенез палеозойских цефалопод” (1989). А два десятилетия спустя во главе коллектива специалистов по головоногим моллюскам Палеонтологического ин-та опубликовал обобщающую работу по морфологической и экологической эволюции цефалопод в экосистемах прошлого “Cephalopods in the Marine Ecosystems of the Paleozoic” (2008).

Круг интересов Игоря Сергеевича никогда не ограничивался изучением единственной группы ископаемых. Он всегда с глубоким интересом следил за тем, в каких направлениях развивается мировая палеонтология, активно включался в новые исследования и увлекал за собой своих коллег и учеников. Так, начиная с 1965 г., он начал формировать российскую школу конодонтологов. Успеху этого нового направления палеонтологии в стране во многом способствовали его статьи и монография “Конодонты в современной геологии” (1985), обобщающая мировой опыт. Молодой коллектив разработал первую зональную шкалу по конодонтам среднего и верхнего карбона Восточно-Европейской платформы, которая вошла в унифицированные схемы России. Впервые

было установлено присутствие пермских конодонтов на территории нашей страны. Эта монография, созданный под руководством И.С. Барскова "Определитель конодонтов верхнего девона и карбона" в 2-х томах (1987, 1991), раздел по конодонтам в учебнике "Микропалеонтология" и в настоящее время не потеряли своей актуальности. Следует отметить, что результаты чисто палеонтологических исследований И.С. Барскова, которые затрагивали проблемы морфологии, систематики, палеоэкологии, биохимии, онтогенеза и филогенеза, всегда способствовали развитию биостратиграфии и более глубокому пониманию геологической истории.

Во многом благодаря энтузиазму и научным разработкам Игоря Сергеевича, в нашей стране широким фронтом стали развиваться исследования процессов биоминерализации на палеонтологическом материале. Еще в 1975 г. он опубликовал монографию "Биохимические и микроструктурные методы в палеонтологии", в которой им были проанализированы мировые достижения в области изучения процессов биоминерализации и раскрыты широкие перспективы исследований палеонтологических и эволюционных аспектов этих процессов. Процессы биоминерализации в разных группах органического мира и их роль в биосфере Земли занимали его до конца жизни.

В новом столетии основные исследования И.С. Барскова были связаны с изучением эволюции биосферы, коэволюции экосистем, биотических и абиотических событий в истории Земли. Наряду с теоретическими изысканиями, он продолжал изучение эволюции конкретных сообществ головоногих палеозоя. Им впервые была исследована уникальная фауна среднепермских наутилоидов Волго-Уральского региона (монография 2014 г.) и положено начало изучению раннепермских головоногих из Стерлитамакских шиханов.

Среди огромного научного наследия И.С.Барскова (более 300 публикаций) – монографии, обзоры, статьи, тезисы многочисленных докладов, кроме этого, десятки научно-популярных очерков в энциклопедиях, журналах и специальных изданиях. Они привлекают читателей всех возрастов современным научным уровнем и яркой, нестандартной манерой изложения.

Более полувека растил Игорь Сергеевич молодых палеонтологов, сначала в должности ассистента, доцента, затем профессора, а с 1989 г. заведующего кафедрой палеонтологии. Он читал лекции, проводил практические и семинарские занятия, руководил курсовыми, дипломными, магистерскими и аспирантскими работами. Много лет организовывал и проводил учебные практики для студентов-палеонтологов – микропалеонтологическую, палеоэкологическую, практику по биостратиграфии, Вторую Крымскую практику. Ездил со студентами на специализированные и зимние практики по всему СССР, в Чехию и на Кипр. Игорь Сергеевич умел заинтересовать своих учеников, направить их усилия на решение нестандартных задач новыми методами. Под его патронажем было защищено около 20 кандидатских диссертаций.

Кроме основной работы в МГУ, Игорь Сергеевич успешно трудился и в Палеонтологическом ин-те РАН. С 1987 по 1997 гг. он руководил лабораторией цефалопод, а с 1997 по 2002 гг. – объединенной лабораторией моллюсков. Его умение сплотить коллектив и неподдельный энтузиазм помогли не только сохранить лабораторию, но и расширить направления исследований, привлечь молодых перспективных специалистов.

При всей своей нелюбви к администрированию, И.С. Барсков почти всю свою трудовую жизнь вел громадную научно-организационную работу, 30 лет возглавлял Диссертационный совет по защите докторских и кандидатских диссертаций при МГУ (с 1988 г.), состоял членом Ученых советов геологического факультета МГУ, Диссертационного совета при Геологическом ин-те РАН (с 1983 г.). Входил в редколлегии журналов "Палеонтологический журнал" (с 1983 г., а с 1988 по 1993 г. в качестве главного редактора), "Вестник Московского университета. Серия Геология" (с 1988 г.); являлся членом Межведомственного стратиграфического комитета, Научного совета РАН по палеобиологии и эволюции органического мира. Более 10 лет Игорь Сергеевич был членом экспертного совета ВАК РФ.

Последние 14 лет своей жизни Игорь Сергеевич мужественно боролся с тяжелой болезнью, он до самого последнего времени не оставлял занятий наукой и чтение лекций, сохранял юношескую увлеченность, неиссякаемый оптимизм, тонкое чувство юмора, потрясающую любовь к жизни. Он очень любил и всегда защищал студентов. Разносторонне талантливый, интеллигентный, необычайно добрый и отзывчивый человек, сохранивший способность удивляться и удивлять, Игорь Сергеевич искреннее любим и почитаем своими многочисленными учениками и коллегами. Мы все будем хранить светлую память об этом необыкновенном человеке и останемся глубоко благодарны судьбе, которая подарила нам возможность работать, жить и общаться с ним.

Ученики, коллеги и друзья И.С. Барскова
из Палеонтологического института
им. А.А. Борисяка,
с кафедры палеонтологии МГУ
и из других научных учреждений