

Номер 1

ISSN 0031-031X

Январь–Февраль 2024



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 1, 2024

Орнитозухиды — ранние архозавры
с гиперспециализированным челюстным аппаратом

А. Г. Сенников 3

Новый вид радиолярий *Pseudodictyomitra venusta* sp. nov.
из коньяка и сантона формации перапеди (Кипр)

Л. Г. Брагина 24

Раннетриасовые аммоноидеи рода *Churkites* Okuneva
(новые находки в Южном Приморье, филогенетические реконструкции)

*Ю. Д. Захаров, И. В. Борисов, О. П. Смышляева,
Л. Г. Бондаренко, А. М. Попов* 33

Надсемейство *Perispinctoidea* (Ammonoidea) в байосе — нижнем бате
бассейна Кубани (Северный Кавказ)

В. В. Митта 51

Захоронение юных створок органофосфатных брахиопод в аргиллитах
шумнинской свиты нижнего кембрия на северо-западе Сибирской платформы
(по материалам керна из скважины ХС-1)

Г. Т. Ушатинская 64

Новые таксоны спириферид (Brachiopoda)
из нижнедевонских отложений Северо-Востока Азии

В. В. Баранов, А. И. Николаев 68

Отпечаток аддуктора на раковинах раннекембрийского вида *Sinskolutella ordinata*
(Melnikova, 1983) (Bradoriida, Crustacea)

Л. М. Мельникова 79

Permosialidae (Insecta: Palaeomanteida): состав, система и родственные отношения

Д. С. Аристов, А. П. Расницын 90

К ревизии пермских лучеперых рыб из ленинской
и тайлуганской свит Кузнецкого бассейна

А. С. Бакаев 107

Морфология и гистология костей конечностей стволовой саламандры
Kulgeriherpeton ultimum (Caudata, Karauridae) из нижнего мела Якутии

П. П. Скучас, П. Г. Сабуров, А. В. Ульяхин, В. В. Колчанов 114

Тетеревиные птицы (Phasianidae: Tetraonini)
раннего плейстоцена Крыма и статус “*lagopus*” *Atavus*

Н. В. Зеленков 127

ХРОНИКА

LXIX сессия Палеонтологического общества

142

Contents

No. 1, 2024

Ornithosuchidae – Early Archosaurs with a Hyper-Specialized Jaw Apparatus

A. G. Sennikov 3

New Radiolarian Species *Pseudodictyomitra venusta* sp. nov.
from the Coniacian–Santonian Deposits of Perapedhi Formation, Cyprus

L. G. Bragina 24

The Early Triassic Ammonoids of the Genus *Churkites* Okuneva, 1990:
New findings in South Primorye and Phylogenetic Reconstructions

Y. D. Zakharov, I. V. Borisov, O. P. Smyshlyaeva, L. G. Bondarenko, A. M. Popov 33

Superfamily Perisphinctoidea (Ammonoidea) in the Bajocian – Lower Bathonian
of the Kuban River Basin (Northern Caucasus, Russia)

V. V. Mitta 51

Taphonomy of the Juvenile Valves of Organophosphate Brachiopods in Mudstones
of the Shumnine Formation (Botomian and Toyonian Stages, Lower Cambrian),
North-West of the Siberian Platform (Borehole XC-1)

G. T. Ushatinskaya 64

New Taxa of Spiriferids (Brachiopoda)
from the Lower Devonian Beds of North-East Asia

V. V. Baranov, A. I. Nikolaev 68

Adductor Scar on the Shells of the Early Cambrian Species *Sinskolutella ordinata*
(Melnikova, 1983) (Bradoriida, Crustacea)

L. M. Melnikova 79

Permosialidae (Insecta: Palaeomanteida): Composition, System and Relationships

D. S. Aristov, *A. P. Rasnitsyn* 90

Revision of Permian Ray-Finned Fishes from the Leninsk
and Tailugan Formations of the Kuznetsk Basin

A. S. Bakaev 107

Long Bone Morphology and Histology of the Stem Salamander
Kulgeriherpeton ultimum (Caudata, Karauridae)
from the Lower Cretaceous of Yakutia

P. P. Skutschas, P. G. Saburov, A. V. Uliakhin, V. V. Kolchanov 114

Grouse (Aves: Phasianidae: Tetraonini) from the Early Pleistocene of Crimea,
and the Status of *Lagopus atavus*

N. V. Zelenkov 127

CHRONICLE

69th Session of the Paleontological Society

142

УДК 568.1

ОРНИТОЗУХИДЫ — РАННИЕ АРХОЗАВРЫ С ГИПЕРСПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫМ ЧЕЛЮСТНЫМ АППАРАТОМ

© 2024 г. А. Г. Сенников*

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

*e-mail: sennikov@paleo.ru

Поступила в редакцию 06.03.2023 г.

После доработки 06.06.2023 г.

Принята к публикации 06.06.2023 г.

Среди ранних архозавров представлены разнообразные экологические типы — от хищников до растительноядных, от наземных до полуводных форм. Особое место среди них занимает семейство Ornithosuchidae, которые традиционно считаются активными хищниками. Уникальное строение челюстного аппарата и морфология посткраниального скелета орнитозухид указывают на формирование у них единственного среди архозавров особого экологического типа — гиперанизодонтного хищника-макрофага в среднем размерном классе. При этом можно отметить некоторые аналогии между орнитозухидами, саблезубыми терапсидами и млекопитающими.

Ключевые слова: Archosauria, Ornithosuchidae, трофические адаптации, локомоция, поздний триас

DOI: 10.31857/S0031031X24010014, EDN: FQUWXF

ВВЕДЕНИЕ

Разнообразие ранних архозавров (текодонтов), давших уже в триасе в ходе адаптивной радиации широкий веер специализированных форм с различной морфологией, было очень велико и сравнимо с разнообразием терапсид в перми или динозавров в юре и мелу. Исходной жизненной формой архозавров, очевидно, был наземный четвероногий хищник крупного размерного класса. Затем некоторые представители группы перешли ко всеядности или растительноядности, например, Stagonolepididae, Shuvosauridae, Lotosauridae и Silesauridae. Магистральным направлением эволюции архозавров было совершенствование локомоторного аппарата и специализация к курсориальной локомоции. Это выразилось в переходе от латеральной к частично и полностью парасагиттальной постановке конечностей, от стопохождения — к пальцехождению, от квадрупедализма к бипедализму. Некоторые из триасовых архозавров, например, Parasuchia, переходили к полуводному образу жизни, что также отражалось в строении их локомоторного аппарата. Данная работа посвящена анализу трофических и локомоторных адаптаций хищных текодонтов семейства Ornithosuchidae.

ХИЩНИЧЕСКИЕ ТРОФИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ РАННИХ АРХОЗАВРОВ

Предками архозавров считаются небольшие подвижные ящерицеобразные диапсидные рептилии — ранние архозавроморфы, вероятно, представители отряда Eosuchia, имевшие две височных дуги и два височных окна (Gow, 1975). Это были небольшие генерализованные наземные хищники, входящие в состав субдоминантных сообществ перми как консументы второго или третьего порядка: их добычей были мелкие позвоночные. Крепление зубов у них было субтекодонтное; зубы изодонтные, многочисленные, острые, конические, слабо сжатые лабиолингвально и немного загнутые назад. У представителей отряда Prolacertilia, ближайших родственников архозавров, зубы также немного сжаты с боков, на них появляются передний и задний режущие гребни, однако не зазубренные (Gow, 1975; Modesto, Sues, 2004).

Наиболее существенным событием, обусловившим появление новой высшей группы рептилий и подъем уровня организации ее представителей, явился выход первых архозавров в конце перми в крупный размерный класс в качестве активных хищников. Они заняли уровни

консументов высших порядков, вершину пищевой пирамиды доминантного наземного сообщества (Сенников, 1995). Это сопровождалось значительными морфологическими преобразованиями у первых архозавров по отношению к их предкам — мелким ранним диапсидам, таким, как *Eosuchia*. Ранних архозавров обоснованно представляли (Cruickshank, 1972; Gow, 1975; Carroll, 1975, 1976) как быстро увеличившихся в размере, ставших гигантскими эозухий. Череп архозавров стал более высоким и удлинился за счет преорбитальной части. Последнее, вероятно, послужило основной причиной возникновения преорбитального окна: увеличиваясь по длине и площади, боковая поверхность черепа испытывала большие нагрузки. Такая морфология черепа требовала более прочной и более экономной, облегченной конструкции — балочного типа, когда прочные узкие элементы кости располагаются по линиям максимальных напряжений (Krebs, 1974; Charig, Krebs, Sues, Westphal, 1976). При этом преорбитальное окно могло иметь дополнительную функцию — быть местом расположения солевой железы (Ewer, 1965) или крепления проксимального апоневроза *M. pterygoideus anterior* (Anderson, 1936). Появляется также наружное нижнечелюстное (мандибулярное) окно. Для архозавров характерна высокая мозговая коробка; при этом базиптеригоидные сочленения и комплекс костей неба сильно смещены вентрально. Крыловидные кости образуют восходящие фланги по краям глубокой узкой межптеригоидной впадины. Увеличение высоты черепа ранних архозавров в окципитальной части создало возможность удлинения, увеличения объема аддукторной мускулатуры, что крайне важно для всех специализированных наземных хищников. Ранние архозавры (текодонты) унаследовали от ранних диапсид метакинетизм, подвижное базиптеригоидное сочленение и ограниченную из-за сохранения нижней височной дуги стрептостилию. Сочленение квадратной и чешуйчатой костей суставное — верхняя часть квадратной кости в виде округлой гладкой головки входит в округлую гладкую ямку снизу чешуйчатой кости, что делало возможным небольшую подвижность между этими костями. Сочленение скуловой и квадратноскуловой костей также не было шовным и, вероятно, оставляло и здесь возможность ограниченной подвижности. У ранних архозавров нет шовного срастания между костями крыши черепа и затылка, поэтому их мозговые коробки часто вычленялись при мацерации и

захоранивались отдельно. Любопытно, что не было и шовного срастания пред- и верхнечелюстных, а также предчелюстных и носовых костей. Это указывает на возможность существования у них зачаточного ринхокинетизма. Такой ограниченный кинетизм черепа ранних архозавров обеспечивал, очевидно, не манипуляционную подвижность, а, в основном, активное напряжение и амортизацию при стрессовых нагрузках (Юдин, 1970). Уже у самых ранних, примитивных архозавров — протерозухид, стала окостеневать передняя часть мозговой коробки — латеросфеноид, сочленение между лобными и теменными костями было шовным, что укрепляло и консолидировало крышу черепа и исключало возможность возникновения мезокинетизма. У потомков псевдозухий — крокодилов кинетическая подвижность исчезла. Однако в линии развития, ведущей к птицам, кинетизм сохранялся, а затем усилился, и возникла внутрочерепная подвижность прокинетического и ринхокинетического типа (Юдин, 1970).

У всех архозавров, начиная с протерозухид, озубление стало текодонтным, зубы более прочно закреплялись в челюстях. Для первых архозавров, бывших исключительно хищниками, характерны сжатые с боков зубы, овальные в сечении. Вершины их коронок загнуты назад. На передних и задних краях коронок развиты режущие зазубренные пильчатые гребни. Таким образом, у ранних архозавров сформировался экологический тип крупного наземного хищника, эффективного охотника на крупную добычу. При этом жертвы могли быть сравнимы с хищником по размеру. Мощная птеригоидная мускулатура позволяла быстро и со значительной силой закрывать широко раскрытую пасть, подобно современным крокодилам (Iordansky, 2000). Увеличение высоты посторбитальной части черепа способствовало увеличению массы и силы аддукторов нижней челюсти, что делало возможным с большей силой сжимать почти сомкнутые челюсти с захваченной жертвой. Это означало специализацию к макрофагии: питанию крупной добычей, которую надо было удерживать и расчленить мощными челюстями с пильчатыми зубами.

В связи с адаптацией к макрофагии следует особо отметить широко распространенную среди ранних архозавров клювообразную форму верхней челюсти: предчелюстная кость загнута вентрально относительно продольной оси верхнего зубного ряда (рис. 1, а, б, г). Такая клюво-

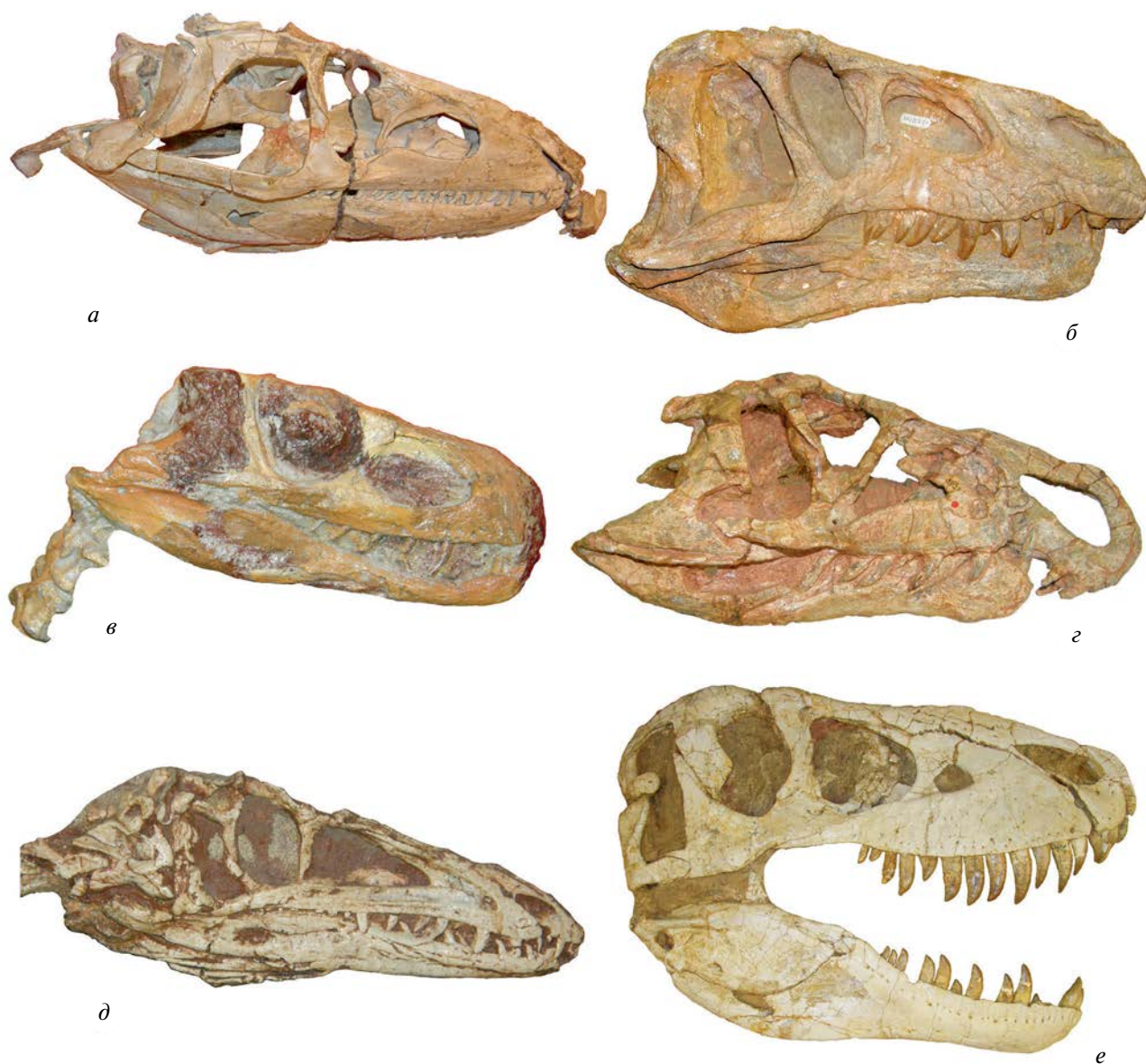


Рис. 1. Черепа хищных текодонтов и теропод, вид с латеральной стороны (справа): *a* — протерозухид *Proterosuchus* sp., коллекция семьи Рубиджей, экз. № RC846, Веллвуд, Грааф-Райнет, Южная Африка; *б* — эритрозухид *Erythrosuchus africanus*, Ин-т эволюционных исследований ун-та Витватерсранда, Йоханнесбург, Южная Африка, экз. № BPI/5207; *в* — эупаркериид *Euparkeria capensis*, Южноафриканский Изико-музей, Кейптаун, Южная Африка, экз. № SAM 5867; *г* — орнитозухид *Riogasuchus tenuisiceps*, Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, Тукуман, Аргентина, № PVL 3827; *д* — целофизид *Coelophysis bauri*, экз. ПИН, № 4769/18; *е* — тираннозаврид *Tarbosaurus bataar*, экз. ПИН, № 551/2. Фото А.Г. Сенникова. *Е* — зеркально отображено.

образная форма верхней челюсти обеспечивала механический упор для надежного удержания добычи в пасти. При акинетичном или метакинетичном черепе в таком случае возникает значительная составляющая силы сжатия челюстей, вектор которой направлен антериорно. Эта составляющая сил аддукции направлена на выталкивание добычи наружу изо рта вперед (рис. 2, *a*) (Юдин, 1970). У ящериц или птиц с сильно раз-

витым мезо- или, соответственно, прокинетизмом черепа эта проблема решается активным прилаживанием челюстей к добыче при разных углах открытия рта. Такая стратегия минимизирует выталкивающую силу и позволяет оптимальным образом удерживать и заглатывать пищевой объект (рис. 2, *б*). Для акинетичной или метакинетичной конструкции образование клювообразного загиба предчелюстной кости

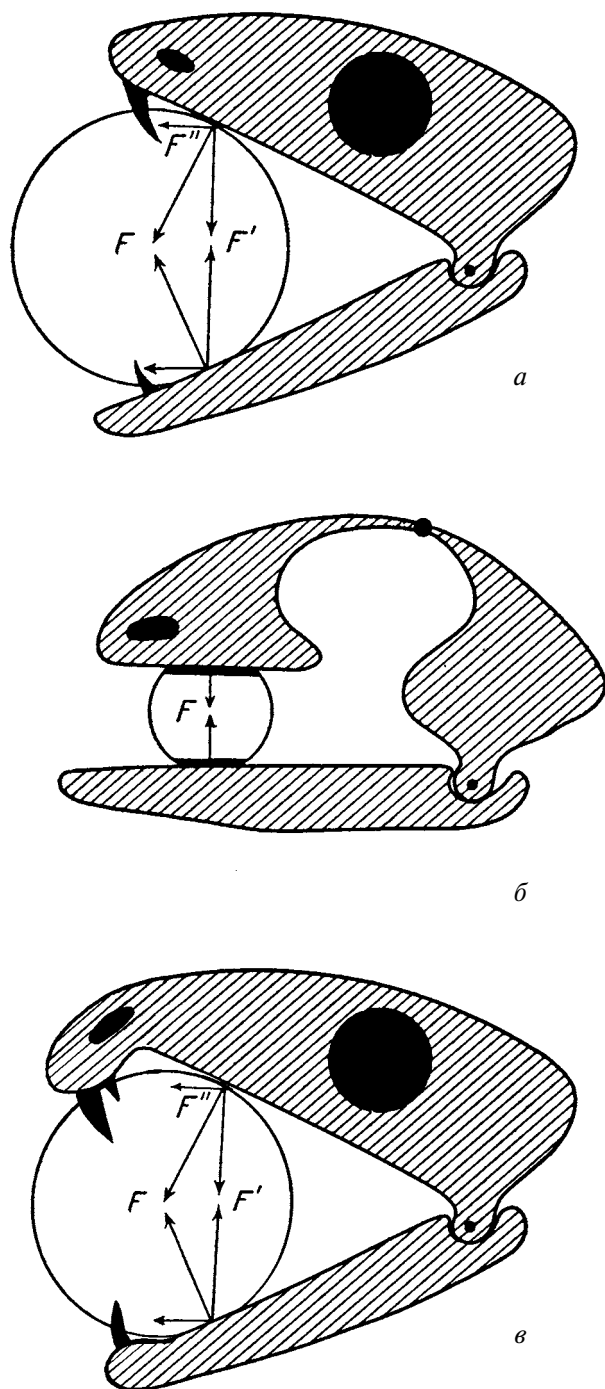


Рис. 2. Схемы распределения сил в момент сжатия добычи: *а* — при акинетической и метакинетической конструкции черепа, *б* — при мезокинетической конструкции черепа, *в* — при акинетической и метакинетической конструкции черепа, но при анизодонтности, клювообразном изгибе предчелюстной кости и фестончатости альвеолярного края челюстей, обеспечивающих удержание добычи в пасти. F — общая сила давления челюстей, F^1 — сила, сжимающая удерживаемый объект, F^2 — сила, выталкивающая объект из пасти (по: Юдин, 1970, с дополнениями).

обеспечивало ту же цель — надежное удержание добычи при аддукции челюстей (рис. 2, *в*). При этом верхняя челюсть ранних архозавров оказывается несколько длиннее нижней, а зубы на предчелюстных костях направлены не только вниз, но и назад так, что при смыкании челюстей противостоят передним зубам на зубных костях, направленным вверху и вперед.

Таким образом, вентрально направленный клювообразный изгиб предчелюстной кости ранних архозавров находит функциональное объяснение как приспособление к удержанию добычи в пасти. Поэтому интерпретация этой ярко выраженной специализации челюстного аппарата у древнейших архозавров — протерозухид как признака полового диморфизма (Ezcurra, 2017) представляется необоснованной. Аппеляция к сходству вентрально направленного клювообразного изгиба предчелюстной кости протерозухид с сезонным гормональным искривлением челюстей у самцов лососей (*Salmo*, *Pisces*) в сезон нереста (Ezcurra, 2017) представляется абсолютно надуманной. Эту невероятную гипотезу опровергает также отсутствие среди протерозухид и других архозавров диморфизма по этому признаку. Среди них не было обнаружено особей без клювообразного вентрального изгиба предчелюстной кости.

Ранние примитивные архозавры — *Proterosuchidae* (рис. 1, *а*) и *Proterochampsidae* обладали еще изодонтным зубным аппаратом и были генерализованными хищниками. Они удерживали добычу в пасти с помощью клювообразного вентрального изгиба предчелюстной кости и многочисленных тонких зубов. У более поздних, специализированных хищных ранних архозавров — *Erythrosuchidae* (рис. 1, *б*), *Euparkeriidae* (рис. 1, *в*), *Rauisuchidae* и других развивалась анизодонтность, появились крупные клыкообразные зубы на предчелюстных, верхнечелюстных и зубных костях, которыми можно было удерживать и умерщвлять более крупную жертву. Зубы становились более массивными (слабее сжатыми с боков) и более прямыми, со слабо загнутыми назад коронками. Вентральный изгиб предчелюстной кости у них уменьшался, но возникала фестончатость челюстей, когда наиболее крупные зубы располагались на вершинах дугообразных выступов альвеолярного края верхней и нижней челюсти. Это усиливало функцию наиболее крупных зубов как клыков, что имеет морфологическое сходство со строением челюстного аппарата у современных короткоголовых крокодилов, охотящихся на

крупную добычу (Иорданский, 1963). Фестончатость челюстей и анизодонтность позволяет таким крокодилам удерживать и умерщвлять даже крупных млекопитающих. Рыбоядные крокодилы (*Gavialis*, *Tomistoma*) имеют прямые челюсти и многочисленные тонкие изодонтные зубы (Иорданский, 1963). Таким образом, уменьшение числа зубов, увеличение их размера и массивности, усиление анизодонтности является признаком специализации к макрофагии.

Среди хищных текодонтов и динозавров в триасе и юре выражена тенденция к уменьшению вентрального изгиба предчелюстной кости (рис. 1). Вероятной причиной этого процесса являлась смена основных объектов питания и способов охоты. Когда добыча была близка или даже превосходила по размеру хищника, необходимо было не захватить пастью всю жертву целиком, но удержать и умертвить, а затем расчленить. Отсутствие клювообразного вентрального изгиба предчелюстной кости, умеренная анизодонтность и фестончатость челюстей были характерны и для большинства хищных динозавров — теропод (рис. 1, *д*, *е*). Основным инструментом расчленения и умерщвления добычи у них становились не отдельные крупные клыкообразные зубы, а зубные ряды с многочисленными пильчатыми зубами. При этом наблюдается различие в строении и, очевидно, функционировании зубов теропод — более многочисленных, небольших и сжатых с боков у аллозавроидов и менее многочисленных, крупных, толстых и массивных у тираннозавроидов (рис. 1, *е*). Последние, как предполагают, имели большую силу укуса и были лучше приспособлены к разгрызанию костей своих жертв. Аллозавроиды, напротив, поедали преимущественно мягкие части тел своих жертв (Meers, 2002 и др.). В то же время, сохранение в той или иной степени развитого клювообразного изгиба предчелюстных костей и фестончатости краев челюстей оставалось функционально важным для тех хищных архозавров, которым надо было удерживать добычу, целиком помещающуюся в их пасти. Наиболее актуально это было для преимущественно рыбоядных спинозаврид.

Среди ранних архозавров челюстной аппарат орнитозухид отличается рядом выраженных морфологических особенностей.

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ЧЕРЕПА И ПОСТКРАНИАЛЬНОГО СКЕЛЕТА ОРНИТОЗУХИД

Ornithosuchidae занимают особое место среди текодонтов, в первую очередь, по уникальному

строению обращенно-крокодилоидного сустава в задней конечности. Это были хищные текодонты относительно небольших размеров, в среднем около двух метров в длину. Их ближайшими родственниками и вероятными предками являются *Euparkeriidae*. Наиболее специализированные и представленные самыми полными остатками орнитозухиды (*Riojasuchus*, *Dynamosuchus* и *Venaticosuchus*) известны из Южной Америки.

Обращает на себя внимание необычная форма черепа орнитозухид с короткими челюстями, с верхней челюстью значительно более длинной, чем нижняя. При этом верхнечелюстные кости клювообразно изгибаются вниз. Для орнитозухид характерны короткая преорбитальная часть черепа и широкая посторбитальная его часть. Ноздри большие и длинные. Наружное мандибулярное окно необычно большое и длинное, до половины длины нижней челюсти. Зубы орнитозухид весьма необычны по сравнению с зубами других архозавров по своей морфологии и расположению. Их число меньше, чем у остальных хищных архозавров, — в предчелюстной кости три зуба, в верхнечелюстной — семь–девять, в зубной — семь–десять. Наиболее крупные, клыкообразные зубы расположены на выступах альвеолярного края челюстей (рис. 3–8). На вентрально изогнутой предчелюстной кости два передних зуба наиболее крупные. Все зубы на верхнечелюстной кости, вплоть до заднего ее края, очень длинные, клыкообразные. На зубной кости позади двух самых больших клыкообразных зубов, расположенных в области симфиза, имеется ряд мелких зубов. Такое строение зубной системы орнитозухид можно назвать гиперанизодонтным. Между зубами на предчелюстной и верхнечелюстной костях — очень длинные диастемы. Их формирование обусловлено отсутствием зубов в задней половине предчелюстной кости. При смыкании челюстей в эти диастемы входят два самых больших зуба, расположенных в передней части зубной кости (рис. 3–5). Зубы орнитозухид сильно анизодонтные, в большинстве своем очень большие, длинные. При большой длине даже самые крупные зубы довольно тонкие. Высота коронок составляет около половины длины зуба, т.е. примерно равна длине его корня. Коронки зубов чрезвычайно высокие, зубчатые, сильно сжаты с боков, короткие в переднезаднем направлении, слабо расширяются к основанию и лишь немного загнуты назад (рис. 8). Край эмали на коронках орнитозухид начинается вблизи края альвеол (Walker, 1964; Bonaparte, 1971; Baczko, Ezcurra, 2013; Baczko et al., 2014; Baczko, Desojo, 2016; Müller et al., 2020).

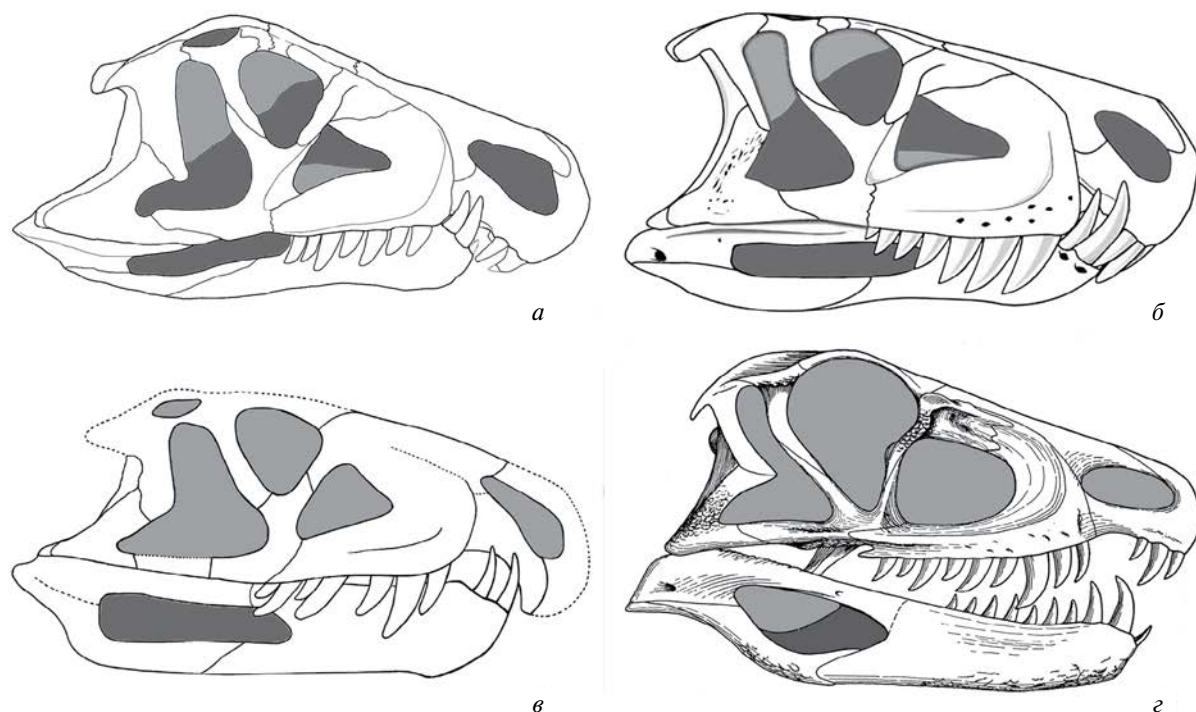


Рис. 3. Черепа орнитозухид, вид с латеральной стороны (справа): *а* — *Riojasuchus tenuisiceps* (по: Baczko, Desojo, 2016); *б* — *Dynamosuchus collisensis* (по: Müller et al., 2020); *в* — *Venaticosuchus rusconii* (по: Baczko, 2018); *г* — *Ornithosuchus longidens* (по: Walker, 1964).

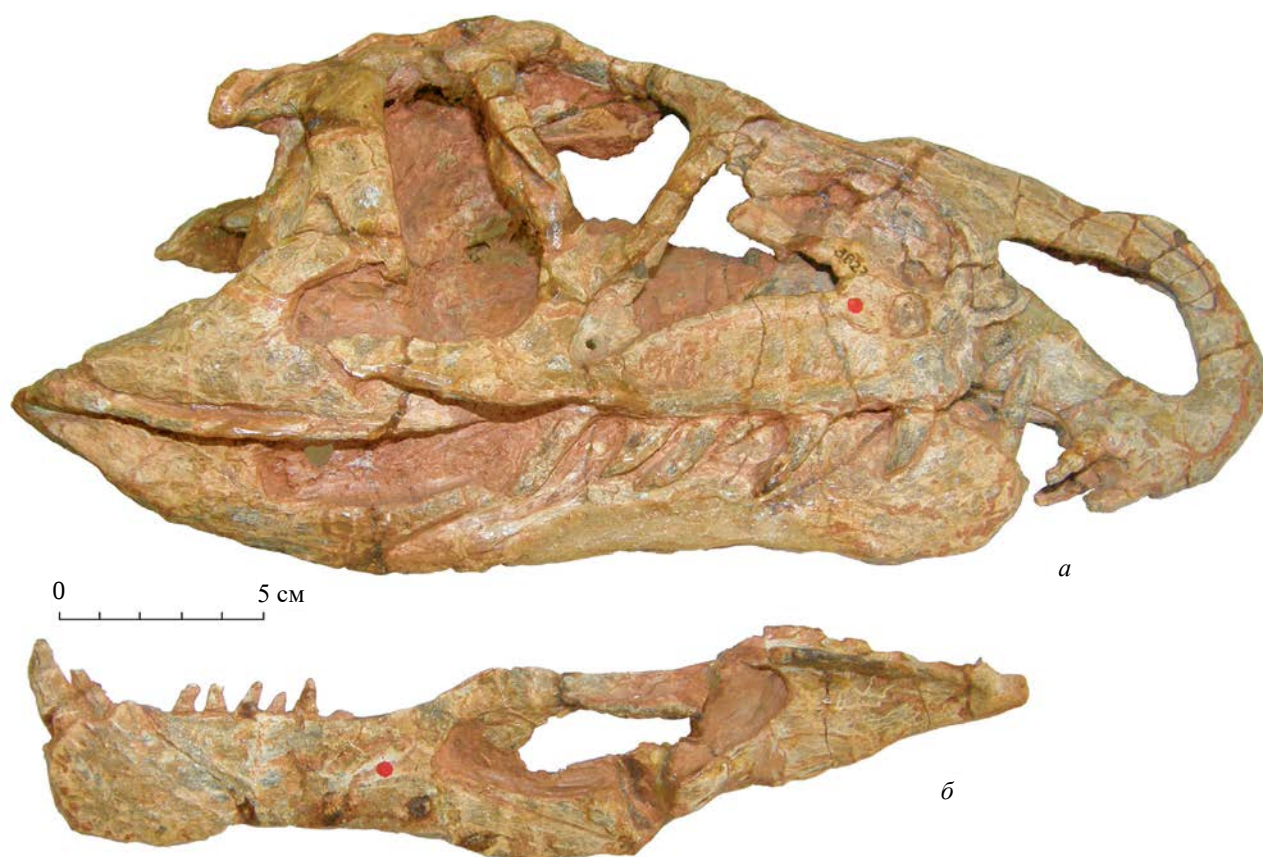


Рис. 4. *Riojasuchus tenuisiceps*, Музей естественной истории Фонда Мигеля Лилло, экз. № PVL 3827: *а* — череп, вид с латеральной стороны (справа), *б* — левая ветвь нижней челюсти, вид с лабиальной стороны (слева). Фото А.Г. Сенникова.



Рис. 5. *Riojasuchus tenuisiceps*, Музей естественной истории Фонда Мигеля Лилло, экз. № PVL 3827, роstralная часть черепа, вид справа. Фото А.Г. Сенникова.

Посткраниальный скелет орнитозухид очень мощный, массивный для этих относительно небольших текодонтов, особенно, кости конечностей. Также бросаются в глаза очень мощные, сильно выраженные, обширные гребни, выступы и площадки с неровной поверхностью для прикрепления мускулатуры конечностей. Столь резкая выраженность мест крепления мышц у орнитозухид, по сравнению с таковой у текодонтов, близких по размеру, указывает на гипертрофированное развитие мускулатуры конечностей — в первую очередь, мышц плечевого пояса. Конечности короткие, робустные. Задние лишь ненамного длиннее передних (рис. 9, 10); у *Ornithosuchus* отношение длины humerus к длине femur около 2/3 (Walker, 1964). Это, очевидно, указывает на четвероногость представителей данного семейства. Пропорции отделов задних конечностей орнитозухид (табл. 1) — относительно длинная бедренная кость по сравнению с относительно короткими дистальными отде-

лами (голенью и метатарсальным отделом) характерны для тетрапод с медленной локомоцией (рис. 9, 10).

В то же время, морфологические признаки костей конечностей и их поясов у орнитозухид указывают на парасагитальную или близкую к парасагитальной постановку конечностей — узкий таз с длинными лобковыми и позвздошными костями, напоминающий таз теропод; мощное развитие супраацетабулярного гребня; глубокая частично прободенная вертлужная впадина; медиальная головка бедренной кости в начальной стадии формирования. Уникально строение обращенно-крокодилоидного сустава в автоподии задней конечности орнитозухид, когда выступ на пяточной кости входит в углубление на таранной. Сустав такого строения встречается только в этом семействе. Каудальная ориентация пяточного бугра также свидетельствует о парасагитальной или близкой к

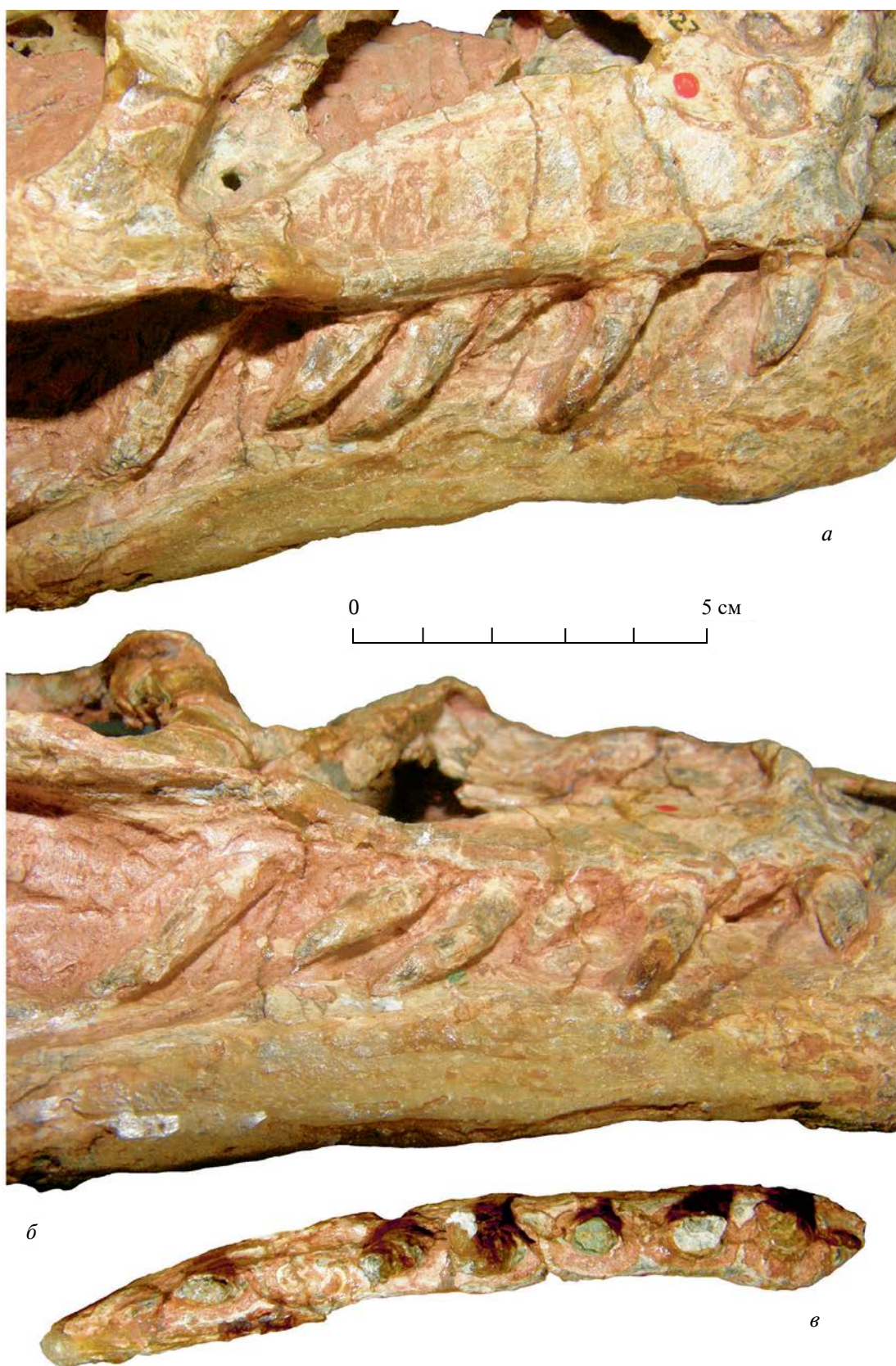


Рис. 6. *Riojasuchus tenuisiceps*, Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, экз. № PVL 3827, озубление верхнечелюстных костей: *а, б* — правая верхнечелюстная кость, *а* — вид справа, *б* — вид с вентро-лабиальной стороны; *в* — левая верхнечелюстная кость, вид с вентральной стороны. Фото А.Г. Сенникова.



Рис. 7. *Riojasuchus tenuisiceps*, Музей естественной истории Фонда Мигеля Лилло, № PVL 3827, роcтральная часть левой зубной кости, вид слева. Фото А.Г. Сенникова.

парасагиттальной постановке их конечностей (Newton, 1894; Walker, 1964; Bonaparte, 1971, 1975; Baczko, Ezcurra, 2013; Baczko, Desojo, 2016; Baczko et al., 2019; Müller et al., 2020).

Кисть, представленная у *Riojasuchus tenuisiceps* в сочлененном состоянии, была симметричной или близкой к симметричной, довольно широкой и короткой. Стопа, также наиболее полно представленная у *R. tenuisiceps*, средней ширины и относительно короткая, вероятно, симметричная или почти симметричная. Дистальные фаланги III и IV пальцев не сохранились (рис. 11), и фаланговая формула стопы, как и кисти, не может быть точно установлена. Самым длинным элементом плюсны является IV метатарсальный элемент. При этом он не намного длиннее III метатарсального элемента. У примитивных текодонтов с латеральной постановкой конечностей, как у протерозухид, стопа асимметричная,

с типичным для ранних диапсид наиболее длинным IV метатарсальным элементом и пальцем. Продвинутые, быстро бегающие текодонты с парасагиттальной постановкой конечностей имеют симметричную стопу с наиболее длинным III метатарсальным элементом и пальцем. У орнито-зухид переход от примитивной асимметричной стопы к продвинутой симметричной, судя по пропорциям элементов плюсны, еще не завершился. Такая форма стопы орнито-зухид указывает (наряду с пропорциями длинных костей конечностей) на то, что они не были приспособлены к длительной быстрой локомоции. Кроме того, V метатарсальный элемент *R. tenuisiceps* крючковидный, крупный, хорошо развит. Это сближает орнито-зухид с примитивными текодонтами и также может указывать на небыстрые темпы их локомоции. Однако пятый палец сильно редуцирован, в его составе сохранилась лишь одна маленькая фаланга (рис. 11). Это является

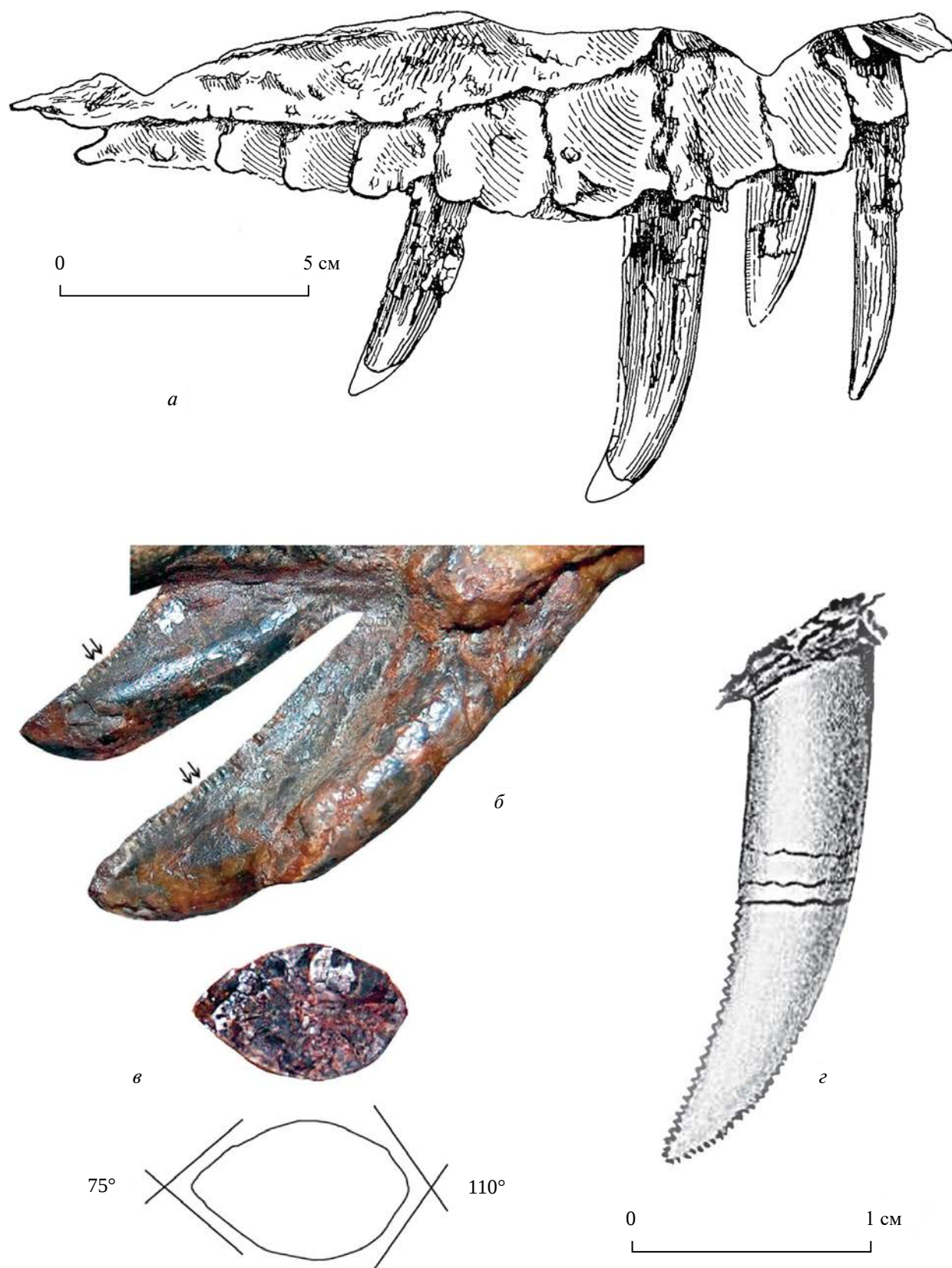
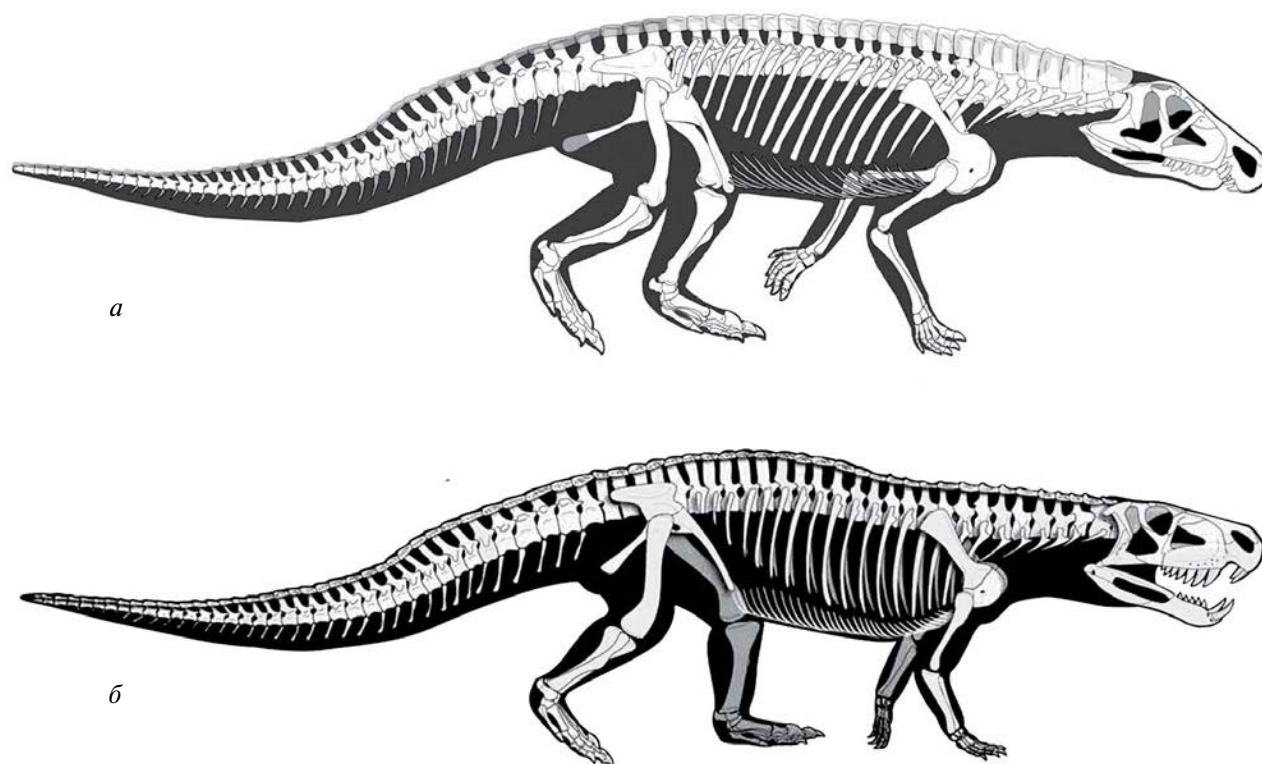


Рис. 8. *a* — прорисовка отпечатка правой верхнечелюстной кости крупной особи *Ornithosuchus longidens* (по: Walker, 1964); *б, в* — зубы правой верхнечелюстной кости *Venaticosuchus rusconi*: *б* — четвертый и пятый, вид с латеральной стороны, стрелками показаны зубчики на заднем режущем канте зуба, *в* — поперечный разрез первого зуба (по: Baczkó et al., 2014); *г* — самый крупный зуб правой верхнечелюстной кости ювенильной особи *Ornithosuchus longidens* (по: Newton, 1894).

Таблица 1. Отношение длины бедра, голени и метатарсального отдела к их суммарной длине у некоторых текодонтов, прозавропод, теропод и птиц

№	Род и вид (1–5 — текодонты, 6–7 — прозавроподы, 8–16 — тероподы, 17–18 — птицы)	Длина бедра, %	Длина голени, %	Длина метатарсального отдела, %
1	<i>Riojasuchus tenuisiceps</i>	49	35	16
2	<i>Garjainia prima</i>	44	41	15
3	<i>Ticinosuchus ferox</i> (по Krebs, 1965)	48	37	15
4	<i>Postosuchus kirkpatricki</i> (по Chatterjee, 1985)	45	38	17
5	<i>Marasuchus lilloensis</i> (по Romer, 1972)	36	42	22
6	<i>Massospondylus carinatus</i> (по Cooper, 1981)	44	38	18
7	<i>Plateosaurus engelhardti</i> (по Huene, 1926)	48	35	17
8	<i>Nothronychus graffami</i> (по Hedrick et al., 2015)	46	40	14
9	<i>Coelophysis bauri</i> (по Colbert, 1989)	37	40	23
10	<i>Allosaurus fragilis</i> (по Gianechini et al., 2020)	44	38	18
11	<i>Tyrannosaurus rex</i> (по Gianechini et al., 2020)	42	37	21
12	<i>Maleevosaurus novoilovi</i> (по Малеев, 1974)	35	38	27
13	<i>Compsognathus longipes</i> (по Ostrom, 1978)	30	42	28
14	<i>Deinonychus antirrhopus</i> (по Gianechini et al., 2020)	38	43	19
15	<i>Struthiomimus altus</i> (по Gianechini et al., 2020)	35	39	26
16	<i>Parvicursor remotus</i> (по Gianechini et al., 2020)	28	41	31
17	<i>Struthio camelus</i> (по Gianechini et al., 2020)	24	41	35
18	<i>Cariama cristata</i> (по Gianechini et al., 2020)	17	44	39

**Рис. 9.** Скелеты орнитозухид, вид справа: *a* — *Riojasuchus tenuisiceps* (по: Baczko et al., 2019), *б* — *Dynamosuchus collisensis* (по: Müller et al., 2020).

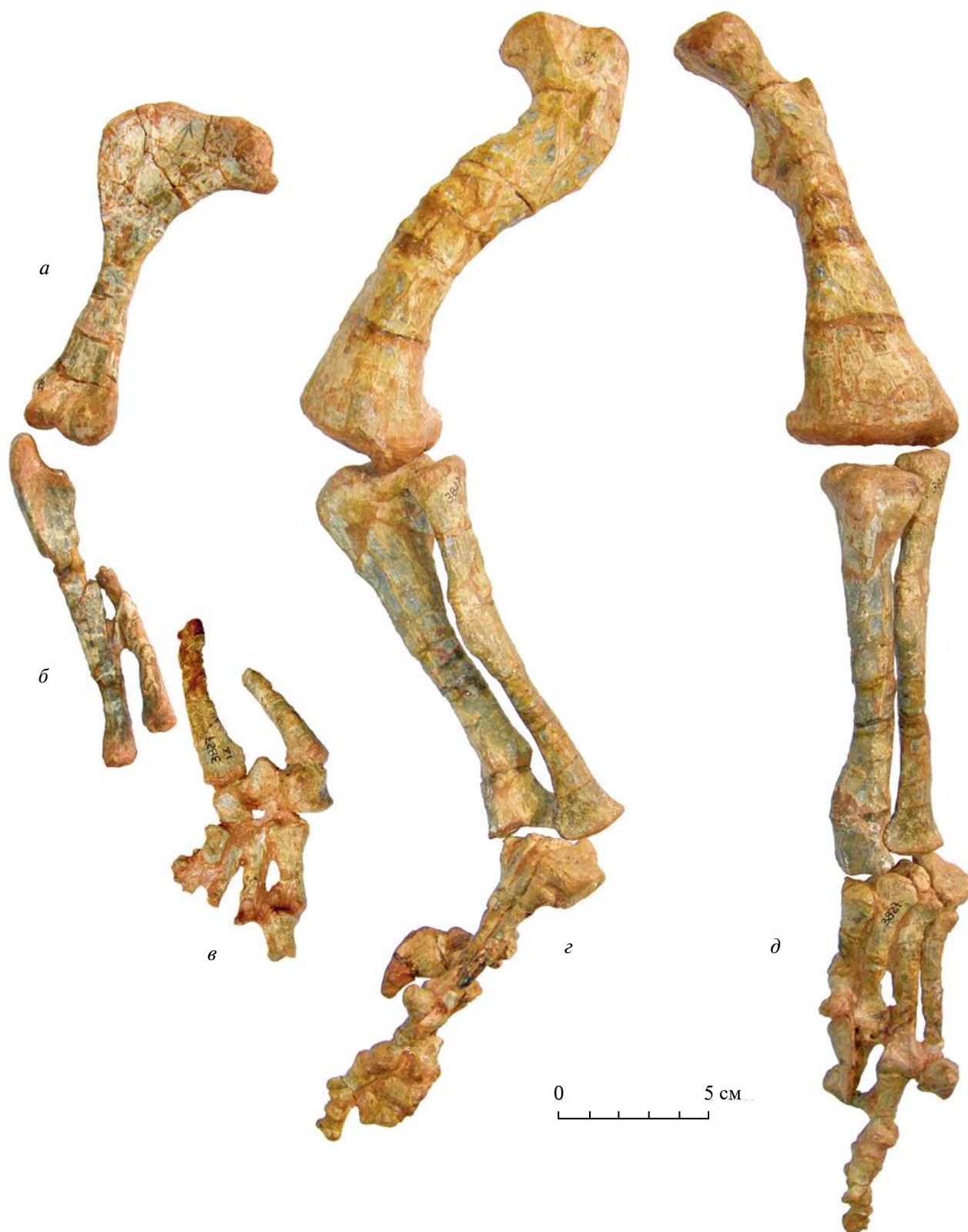


Рис. 10. Соотношение размеров и пропорции отделов передней и задней конечностей орнитозухида *Riojasuchus tenuisiceps*; *a–в* — вид с медиальной (вентральной) стороны: *a* — Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, экз. № PVL 3826, правая плечевая кость; *б* — Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, экз. № PVL 3828, кости левого предплечья; *в* — Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, экз. № PVL 3827, дистальная часть костей предплечья и неполная кисть левой передней конечности; *г, д* — Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, экз. № PVL 3827, скелет левой задней конечности: *г* — вид слева, *д* — вид с проксимальной (дорсальной) стороны. Фото А.Г. Сенникова.

прогрессивным признаком, так как пятый палец в стопе редуцируется у продвинутых, активно передвигающихся архозавров с парасагиттальной постановкой конечностей. Стопа у таких специализированных форм симметричная. Пяточный бугор у *R. tenuisiceps*, как и у других орнитозухид, направлен назад, что указывает на парасагиттальную или близкую к парасагиттальной постановку конечностей. Характерной особенностью стопы *R. tenuisiceps* являются большие мощные когтевые фаланги, особенно на I и II пальцах (рис. 12, д–к). При этом когти сильно изогнуты, очень сильно латеромедиально сжаты и весьма высокие. Они в два раза выше предкогтевых фаланг (Walker, 1964; Bonaparte, 1971; Baczko, Ezcurra, 2013; Baczko, Desojo, 2016; Baczko et al., 2019; Müller et al., 2020).

РЕКОНСТРУКЦИЯ ОБРАЗА ЖИЗНИ ОРНИТОЗУХИД

Морфологические особенности скелета Ornithosuchidae давали основание для различных реконструкций их образа жизни. Ornithosuchus первым среди орнитозухид был описан в конце XIX и в начале XX вв., а затем переописан несколько раз как хищный текодонт среднего размера. В этих публикациях рассматривалась преимущественно его морфология и родственные связи. Только Р. Брум (Broom, 1913) предположил, что Euparkeria и Ornithosuchus были способны к активной бипедальной локомоции как формы, близкие к предкам динозавров. Г. Хайльман в своей книге о происхождении птиц (Heilmann, 1926) подробно обосновал эту гипотезу, ставшую господствующей на долгое время. Так и А. Уокер (Walker, 1964) рассматривал Ornithosuchus как предка крупных теропод (карнозавров). Он считал его активным доминирующим хищником (консументом высшего порядка) в позднетриасовом сообществе формации Лоссимут, Шотландия, и реконструировал в позе двуногой локомоции. Х. Бонапарте (Bonaparte, 1971) описал по почти полным скелетам орнитозухида Riojasuchus из Аргентины и обоснованно реконструировал его в четвероногой позе. М. Бентон и А. Уокер (Benton, Walker, 1985) рассматривали орнитозуху как активного хищника, но способного и к потреблению падаль, и считали факультативно квадрупедальным. Дальнейшие исследования уточнили детали морфологии Ornithosuchus и более специализированных южноамериканских представителей этого семейства (Bonaparte, 1971; Baczko,

Ezcurra, 2013; Baczko et al., 2014; Baczko, Desojo, 2016; Baczko, 2018; Müller et al., 2020).

Впервые возможные трофические адаптации орнитозухид были подробно проанализированы М. фон Бакско (Baczko, 2018) на примере южноамериканского Venaticosuchus. Она выдвинула гипотезу о преимущественной падальядности этого и других орнитозухид. Такое заключение было сделано на основании выполненной ею детальной реконструкции челюстной мускулатуры и морфо-функционального анализа челюстного аппарата. Главными аргументами в пользу этой гипотезы М. фон Бакско считает повышенную силу сжатия челюстей в сочетании с низкой скоростью укуса. Сильный, но медленный укус орнитозухид, по ее мнению, кажется более подходящим для падальщика, которому не требуется скорость, чтобы поймать движущуюся добычу, а сила нужна только для того, чтобы разорвать мягкие ткани или разгрызть кости туши мертвого животного. Фон Бакско не относит орнитозухид к активным хищникам, консументам высших порядков, т.к. недостаточная, по ее мнению, прочность узкой передней части рыла и длинных, сжатых с боков зубов могла привести к их повреждению при рывках крупной живой жертвы. Главным аргументом в пользу отнесения орнитозухид к падальщикам она считает слишком длинные, тонкие, и поэтому недостаточно прочные зубы. Кроме того, фон Бакско предполагает для орнитозухид возможность охоты, но только на мелких и среднеразмерных тетрапод.

Орнитозухиды по своей морфологии отличаются от всех других консументов высших порядков в триасовых наземных сообществах — ранних хищных архозавров. Ни у кого из последних не было такой гиперанизодонтности и такого малого числа зубов, в т.ч. столь длинных, тонких, клыкообразных, как у представителей этого семейства. Очень высокие коронки зубов орнитозухид покрыты эмалью от уровня альвеол. Этим их зубы отличаются от зубов других хищных архозавров, например, эритрозухид или тираннозаврид. У последних на зубах между зубным краем челюсти и коронкой имеется лишенный эмали участок, который при жизни был покрыт мягкими тканями (Cullen et al., 2023), подобно тому, как у современных крокодилов. Таким образом, эмалевая коронка, которую можно было вонзить в тело жертвы, была у них существенно меньше надальвелярной высоты зуба. Сильное укорочение передней части черепа орнитозухид позволяло выносить крепление аддукторов

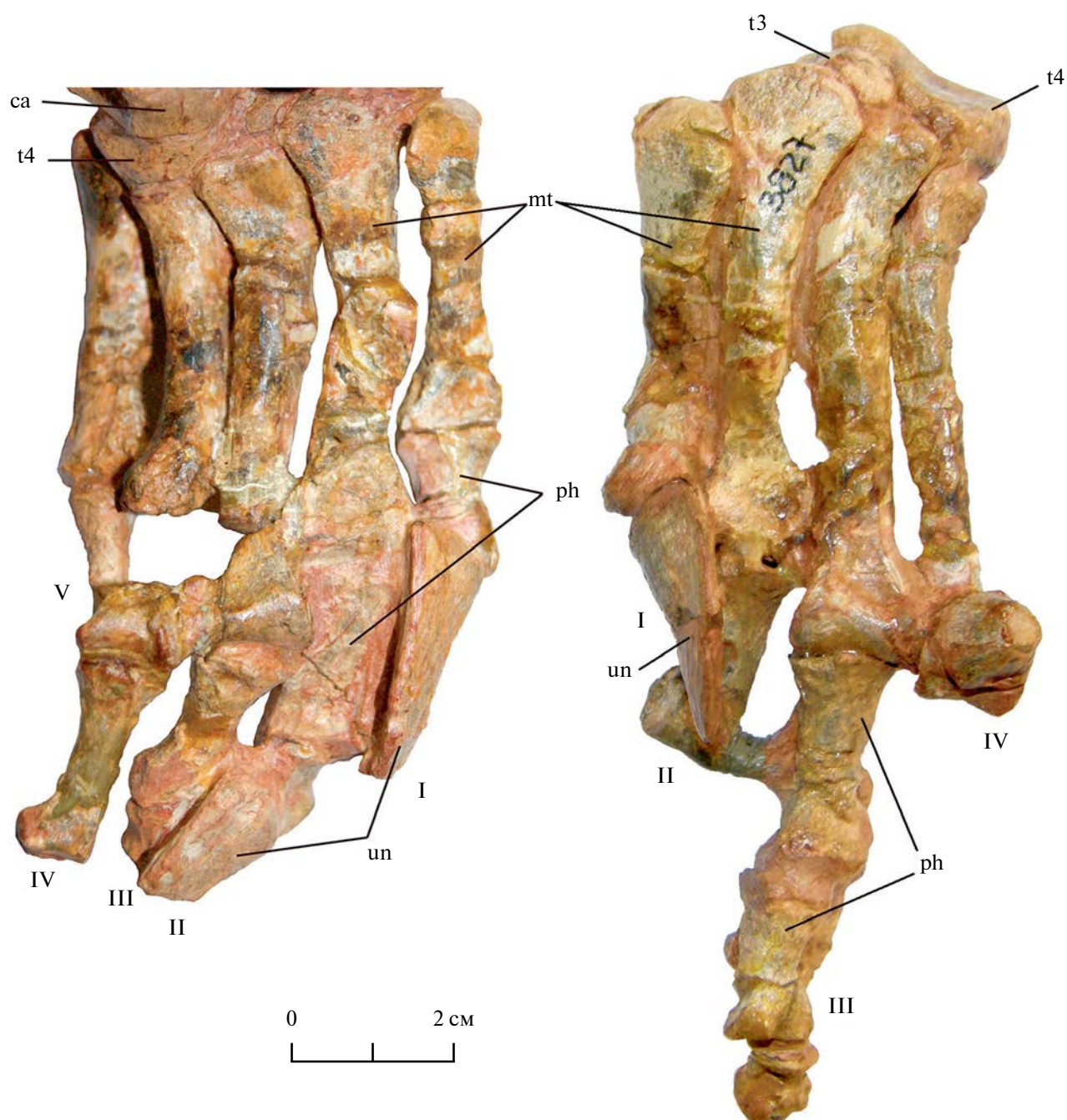


Рис. 11. Скелет правой (а) и левой (б) стопы орнитозухида *Riojasuchus tenuisiceps*, Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, экз. № PVL 3827, вид с дорсальной стороны: а — по Baczko et al., 2019, б — фото А.Г. Сенникова. Обозначения: са — пяточная кость, t4 — четвертый дистальный тарсальный элемент, t3 — третий дистальный тарсальный элемент, mt — метатарсальные элементы, I–V — номера пальцев, ph — фаланги, un — когтевые фаланги.

относительно далеко вперед, что давало значительный выигрыш в силе сжатия челюстей при относительно медленном укусе (Baczko, 2018). Отсюда следует, что пищевой стратегией этих текодонтов при охоте было не быстрое схватывание добычи, а ее удержание и прокусывание немногочисленными длинными и острыми зубами. Малое количество сильно анизодонтных

зубов в сочетании с очень высокими их коронами позволяет сделать заключение, что это адаптация челюстного аппарата к глубокому поражению мышечных массивов и других мягких тканей жертвы, к глубокому захвату тела жертвы.

Для специализации к падалеядению характерны массивные, прочные зубы, необходимые для



Рис. 12. Когтевые и предкогтевые фаланги: *а, б* — крокодил *Tomistoma schlegelii*, I палец правой стопы, Зоологический музей МГУ, экз. № R-9296: *а* — вид с медиальной стороны, *б* — вид с дорсальной стороны; *в, г* — эритрозухид *Garjainia prima*, I палец (?) правой стопы (изолированные фаланги), экз. ПИН, №№ 951/21 и 951/98: *в* — вид с медиальной стороны, *г* — вид с дорсальной стороны; *д–к* — орнитозухид *Riojasuchus tenuisiceps*: *д, е* — I палец левой стопы, Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, экз. № PVL 3827: *д* — вид с медиальной стороны, *е* — вид с дорсальной стороны; *ж, з* — I палец правой стопы, Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, экз. № PVL 3827: *ж* — вид с медиальной стороны, *з* — вид с дорсальной стороны; *и, к* — II палец (?) правой стопы, Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, экз. № PVL 3828: *и* — вид медиальной стороны, *к* — вид с дорсальной стороны; *л, м* — дромеозаврид *Deinonychus antirrhopus*, II палец правой стопы, экз. ПИН, № 4769/16: *л* — вид медиальной стороны, *м* — вид с дорсальной стороны. *а–з, л, м* — фото А.Г. Сенникова; *и, к* — по: Baczko et al., 2019.

разгрызания костей, что отмечено, например, для тираннозаврид, а также для таких крупных хищных текодонтов, как эритрозухиды и рауизухиды. Относительно тонкие, сжатые с боков и очень длинные зубы орнитозухид, недостаточно прочные на боковой излом, явно не соответствуют таким требованиям. Сравнительные трасcологические исследования зубов гигантского американского льва *Panthera atrox*, современных львов и гиен с относительно массивными коническими клыками и ископаемых саблезубых *Smilodon fatalis* с длинными кинжалообразными клыками показали, что последние избегали контакта клыков с костями при умерщвлении и поедании жертвы, тогда как современные хищники с кониническими низкоронковыми клыками разгрызают и потребляют в пищу кости (De Santis et al., 2021; Palmqvist et al., 2023). По аналогии можно предположить, что зубы орнитозухид были приспособлены к разрыванию мяса, но не к разгрызанию костей. Кроме того, исследование зазубренных зубов у других групп тетрапод (*Felidae*, *Nimravidae*) показало, что наличие режущей зазубренной кромки зубов исключает склерофагию и оссифагию, но является приспособлением для разрезания, разрывания мягких тканей (Figueirido et al., 2018; Dominguez-Rodrigo et al., 2022). Погрызы костей динозавров относительно редки, из чего можно заключить, что постоянное потребление костей в пищу в целом не было характерно для теропод (Fiorillo, 1991). То же следует отметить и для хищных текодонтов в триасе. Т.е. способ поедания добычи для хищных архозавров-макрофагов был ближе к комодскому варану, потребляющему в пищу преимущественно мягкие ткани жертвы, чем к крупным хищным млекопитающим (Fiorillo, 1991). Большая сила укуса, присущая орнитозухидам (Baczko, 2018), должна указывать на большой размер их жертв, по аналогии с современными плотоядными (Christiansen, Wroe, 2007). Благодаря гипертрофированной анизодонтности и сильной фестончатости челюстей с расположением наиболее длинных клыкообразных зубов на выступах их альвеолярного края орнитозухиды обнаруживают определенное сходство в строении челюстного аппарата с короткоголовыми крокодилами, охотящихся на крупную добычу (Иорданский, 1963). Крайняя выраженность этих признаков у орнитозухид указывает на высокую степень специализации к макрофагии. Все вышеперечисленные морфологические особенности противоречат предположению фон Бакско (Baczko, 2018) о том, что орнитозухиды были падалеядами и охотились на мелких позвоночных. Следует от-

метить, что уже у эупаркериид, возможных предков орнитозухид, зубы были весьма крупные относительно размера животных, и эти небольшие текодонты, скорее всего, также могли охотиться на крупную добычу, а не насекомых, как иногда предполагали.

Орнитозухиды, очевидно, были облигатно квадрупедальными, как их и реконструируют по наиболее полному сочлененным скелетам южноамериканских представителей семейства. Большинство признаков в строении посткраниального скелета орнитозухид говорит о парасагитальной или близкой к парасагитальной постановке их конечностей. Относительно малая длина робустных, мощных конечностей, соотношение длин их отделов, строение кисти и стопы указывают на возможность передвижения медленными аллюрами (вероятно, шаг и рысь). Орнитозухиды не были способны на длительное, с большой скоростью, преследование добычи. Вероятно, они являлись засадными хищниками, подстерегавшими жертву и коротким броском настигающими ее. Робустность конечностей и всего тела отличает их от близких по размеру, около двух метров в длину, или даже более крупных четвероногих хищных текодонтов с парасагитальной или частично парасагитальной постановкой конечностей, например, рауизухид (*Ticinosuchus*, *Decuriasuchus*, *Prestosuchus* и др.). Для орнитозухид характерны необычные массивность и мощность относительно коротких конечностей, особенно передних, что, очевидно, обеспечивало эффективное схватывание и удержание именно крупной добычи, а не мелких тетрапод. Это предположение подтверждает и форма когтей — крупных, очень высоких и сжатых с боков, сильно изогнутых. Такие когти характерны для активных хищников, хватающих и удерживающих ими жертву (Fowler et al., 2009, 2011) (рис. 12, *д–м*). У современных крокодилов, хватающих и умерщвляющих свою добычу челюстями, почти без участия лап, и у триасовых эритрозухид когти почти прямые, низкие и широкие (рис. 12, *а–г*).

В поздне триасовом сообществе позвоночных Шотландии (Benton, Walker, 1985) орнитозухиды — самые крупные хищники, занимавшие вершину пищевой пирамиды; других хищных рептилий, способных охотиться на крупную добычу, не найдено. Наряду с морфологическими признаками, это может служить дополнительным аргументом против падалеядной специализации орнитозухид. В поздне триасовых сообществах Южной Америки известно множество

различных хищных текодонтов. Среди них крупные и гигантские рауизухии занимали вершину пищевой пирамиды. Из этого следует, что орнитозухиды с признаками гипертрофированной специализации занимали в этом сообществе особую экологическую нишу.

Суммируя все вышесказанное, можно выдвигать гипотезу, что орнитозухиды — это своеобразные гиперанизодонтные хищники-макрофаги. Эти относительно небольшие, около двух метров в длину, но при этом очень робустные, мощные текодонты. Для них характерны короткий, массивный череп и челюсти, кинжалообразная форма сжатых с боков длинных зубов и мощные конечности с сильно изогнутыми когтями. Эти морфологические особенности необходимы при охоте на крупную жертву: массивный челюстной аппарат нужен для мощного укуса, кинжалоподобные зубы обеспечивают нанесение глубоких ран жертве, мощные конечности служат для надежного удержания жертвы во время ее рывков во избежание поломки зубов (подобные адаптации отмечены для *Machairodontinae* и *Felidae*; Anton, 2013; Palmqvist et al., 2023). Все представители саблезубых хищников (*Machairodontinae*, *Mammalia*; *Gorgonopidae*, *Therapsida* и др.) принадлежат ископаемым таксонам. Охотничье поведение их представителей реконструируется гипотетично (Anton, 2013). Тем не менее, при этом имеются определенные аналогии между *Machairodontinae* и *Gorgonopidae*, с одной стороны, и *Ornithosuchidae* с другой. В частности, проблема поломки тонких и длинных зубов, как справедливо отмечает фон Бакско (2018), была актуальна и для саблезубых кошек, и для саблезубых горгонопсов, и для орнитозухид. Эта проблема решалась особым способом охоты — прокусыванием мягких тканей шеи (Anton, 2013). Орнитозухиды разрывали и поедали преимущественно мягкие части тела жертвы, не разгрызая, как правило, кости. У *Venaticosuchus gusconii* (Baczko et al., 2014) прочность зубов увеличивалась за счет утолщения их спереди и сужения к режущему зазубренному канту сзади (рис. 8, б). Своеобразие морфологии и функционирования челюстного аппарата орнитозухид обуславливалась разной длиной верхней и нижней челюсти, вентральным изгибом предчелюстной кости и гиперанизодонтностью. Клювообразно изогнутая предчелюстная кость с двумя передними клыкообразными зубами и два клыкообразных зуба на выступе в передней части зубной кости, входившие в диастему позади последних предчелюстных зубов, были основным орудием за-

хвата добычи и вырывания из нее кусков мягкой ткани. Разрезание захваченного куска обеспечивалось окклюзией переднего клыкообразного зуба зубной кости и последнего — на предчелюстной (*Müller et al.*, 2020). Вероятно, зубы на предчелюстной кости орнитозухид действовали подобно увеличенным резцам саблезубых кошачьих (*Valkenburgh*, 1989; *Dominguez-Rodrigo et al.*, 2022). Ряд клыкообразных зубов на верхнечелюстной кости глубоко вонзался в жертву и обеспечивал ее удержание и дальнейшее расчленение. То же наблюдается при охоте на крупных млекопитающих современных крокодилов с анизодонтным озублением. Разница в размере и форме зубов на верхнечелюстной кости и мелких нижнечелюстных зубов орнитозухид указывает на разные способы их функционирования и большее значение первых. Возможно, орнитозухиды при раскрытии рта не только опускали вниз нижнюю челюсть, но и, подобно современным крокодилам, поднимали вверх голову (верхнюю челюсть), а затем при укусе жертвы с силой опускали, закрывали пасть и сжимали челюсти. Следует отметить, что зубы по всей длине верхнечелюстной кости у орнитозухид не уменьшались спереди назад, как это имело место у других хищных архозавров, но были одинаково длинными. Это означает, что длинные зубы в самой глубине рта должны были так же глубоко вонзиться в жертву, как и передние, и играли столь же важную роль при умерщвлении, расчленении и поедании добычи. Но для того, чтобы использовать глубоко расположенные в пасти зубы для укуса, необходимо иметь адаптацию к широкому открытию челюстей: повышенную аддукцию в челюстном соединении (рис. 13). Здесь также можно усмотреть весьма отдаленные аналогии со строением и функционированием челюстного аппарата саблезубых млекопитающих и терапсид. В то же время, сходство орнитозухид с саблезубыми млекопитающими и терапсидами лишь частичное, т.к. крайне специализированный, но все же рептилийный челюстной аппарат первых с гиперанизодонтностью, усиленной клювообразным изгибом предчелюстной кости и фестончатостью альвеолярных краев челюстей, по своей морфологии и функционированию принципиально отличается от гетеродонтного челюстного аппарата последних.

Таким образом, в рамках гипотезы о специализации орнитозухид к охоте на крупную добычу, в т.ч. превосходящую их по размеру, находят объяснение особенности их морфологии. В результате успешной адаптивной радиации тетрапод



Рис. 13. *Riojasuchus tenuisiceps*, Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, экз. № PVL 3827, реконструкция черепа с максимально открытой пастью при захвате добычи (по аналогии с современными крокодилами), вид справа. По фото А.Г. Сенникова.

к позднему триасу их разнообразие столь возросло, а нишевое пространство так плотно заполнилось, что в одном сообществе уживалось до десятка различных хищников, имеющих свою адаптивную стратегию и специализацию. Орнитозухиды реализовали необычную для архозавров экологическую нишу гиперанизодонтного плотоядного макрофага в среднем размерном классе.

Весьма вероятно, что ранний небольшой теропод *Daemonosaurus* (Sues et al., 2011; Nesbitt, Sues, 2021) с очень короткими черепом и челюстями, с небольшим числом сильно анизодонтных очень крупных зубов (рис. 14), подобно ор-

нитозухидам, был адаптирован к макрофагии. Обращает на себя внимание резкое отличие строения его челюстного аппарата от такового другого триасового теропода — *Coelophysis*, что свидетельствует о разных стратегиях поимки и умерщвления их жертв.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Среди ранних архозавров орнитозухиды обладают особой морфологией, отличающей их как от других хищных текодонтов того же размерного класса, так и более мелких или крупных представителей этого отряда. Для них характерны короткий череп с верхней челюстью, превы-

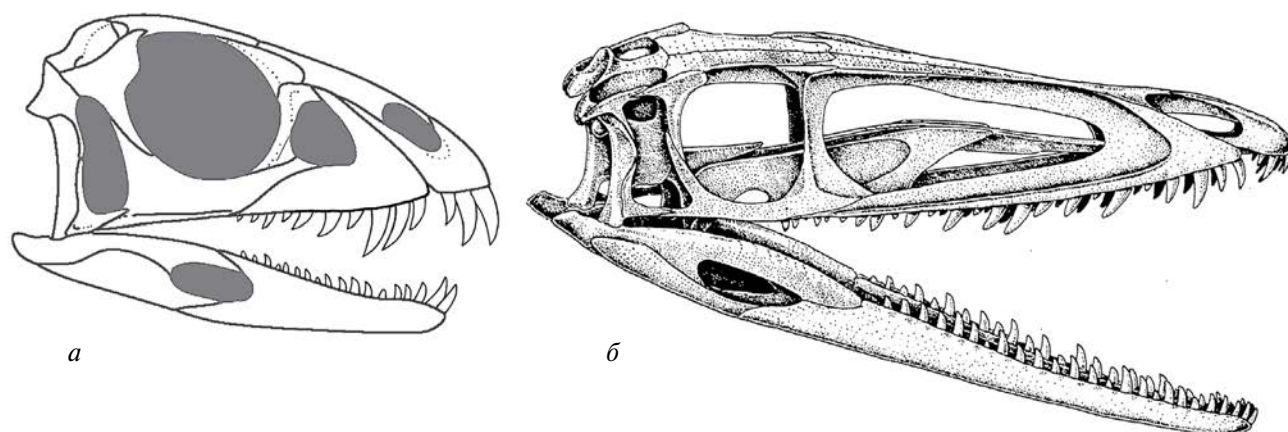


Рис. 14. Черепа ранних теропод, вид слева: *a* — *Daemonosaurus chauliodus* (по: Sues et al., 2011), *б* — *Coelophysis bauri* (по: Colbert, 1989).

шающей по длине нижнюю, сильный вентральный изгиб предчелюстной кости, малое число зубов при гипертрофированной анизодонтности, наличие очень длинных клыкообразных зубов, весьма робустный, для их небольших размеров, посткраниальный скелет. Орнитозухиды реализовали особый экологический тип специализированного гиперанизодонтного хищника-макрофага в среднем размерном классе. Как и все хищники, они были факультативными падальщиками. Однако падальничество не могло быть их основной трофической специализацией, о чем свидетельствует строение их челюстного аппарата. Мофрология посткраниального скелета орнитозухид указывает на адаптацию к относительно медленным аллюрам. Это дает основание реконструировать засадный тип их охотничьего поведения без преследования добычи на значительные расстояния.

* * *

Автор выражает искреннюю благодарность Х.Б. Десохо (J.B. Desojo, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas), Р.Н. Мартинесу (R.N. Martínez, Instituto y Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de San Juan) и всем аргентинским коллегам, благодаря содействию и помощи которых он смог осуществить в 2011 г. визит в Аргентину для участия в “Четвертом Латиноамериканском конгрессе по палеонтологии позвоночных” и для изучения материалов по ископаемым тетраподам; А.В. Тихомировой и Э.А. Галояну (Зоологический музей МГУ) за предоставление возможности изучения и фотографирования образцов тетрапод, а также А.В. Лаврову (ПИН РАН) за ценные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иорданский Н.Н. Некоторые функциональные особенности черепа крокодила // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1963. № 3. С. 42–46.
- Малеев Е.А. Гигантские карнозавры семейства *Tyrannosauridae* // Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии / Ред. Н.Н. Крамаренко. М.: Наука. 1974. С. 132–191 (Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 1).
- Сенников А.Г. Ранние текодонты Восточной Европы. М.: Наука, 1995. 142 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 263).
- Юдин К.А. Биологическое значение и эволюция кинетичности черепа птиц // Орнитологический сборник. К 100-летию со дня рождения акад. П.П. Сушкина. Л.: Наука, 1970. С. 32–66 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 47).
- Anderson H.T. The jaw musculature of the phytosaur, *Machaeroprotopus* // J. Morphol. 1936. V. 59. Iss. 3. P. 549–589.
- Anton M. Sabertooth. Bloomington; Indianapolis: Indiana Univ. Press, 2013. 244 p.
- Baczko M.B. von. Rediscovered cranial material of *Venaticosuchus rusconii* enables the first jaw biomechanics in Ornithosuchidae (Archosauria: Pseudosuchia) // *Ameghiniana*. 2018. V. 55. № 4. P. 365–380.
- Baczko M.B. von, Desojo J.B. Cranial anatomy and palaeoneurology of the archosaur *Riojasuchus tenuisiceps* from the Los Colorados Formation, La Rioja, Argentina // *PloS One*. 2016. V. 11. № 2. e0148575.
- Baczko M.B. von, Desojo J.B., Pol D. Anatomy and phylogenetic position of *Venaticosuchus rusconii* Bonaparte, 1970 (Archosauria, Pseudosuchia) from the Ischigualasto Formation (Late Triassic), La Rioja, Argentina // *J. Vertebr. Paleontol.* 2014. V. 34. № 6. P. 1342–1356.
- Baczko M.B. von, Desojo J.B., Ponce D. Postcranial anatomy and osteoderm histology of *Riojasuchus tenuisiceps* and

- a phylogenetic update on Ornithosuchidae (Archosauria, Pseudosuchia) // *J. Vertebr. Paleontol.* 2019. V. 39. № 5. e1693396.
- Baczko M.B. von, Ezcurra M.D.* Ornithosuchidae: a group of Triassic archosaurs with a unique ankle joint // *Geol. Soc. London, Spec. Publ.* 2013. V. 379. P. 187–202.
- Benton M.J., Walker A.D.* Palaeoecology, taphonomy, and dating of Permo–Triassic reptiles from Elgin, north-east Scotland // *Palaeontology.* 1985. V. 28. Pt 2. P. 207–234.
- Bonaparte J.F.* El Mesozoico de America del Sur y Sus Tetrapodos // *Opera Lilloana.* 1971. V. 26. 596 p.
- Bonaparte J.F.* The family Ornithosuchidae (Archosauria, Thecodontia) // *Problemas actuales de paleontología (evolución des vertebres).* Coll. Intern. C.N.R.S. 1975. № 218. P. 485–502.
- Broom R.* On the South African pseudosuchian *Euparkeria* and allied genera // *Proc. Zool. Soc. London.* 1913. V. 83. № 3. P. 619–633.
- Carroll R.L.* The early differentiation of diapsid reptiles // *Problemas actuales de paleontología (evolución des vertebres).* Coll. Intern. C.N.R.S. 1975. № 218. P. 432–449.
- Carroll R.L.* Eosuchians and the origin of archosaurs // *Athlon, essays in palaeontology in honour of L.S. Russel* / Ed. Churcher C.S. Toronto: Roy. Ontario Mus., 1976. P. 58–79.
- Charig A.J., Krebs B., Sues H.-D., Westphal T.* Thecodontia // *Handbuch der Paläoherpetologie.* Stuttgart, N.Y.: Gustav Fischer Verlag. 1976. Bd 13. 138 S.
- Chatterjee S.* Postosuchus, a new thecodontian reptile from the Triassic of Texas and the origin of tyrannosaurs // *Phil. Trans. Roy. Soc. London.* 1985. V. B309. № 1139. P. 395–460.
- Christiansen P., Wroe S.* Bite forces and evolutionary adaptations to feeding ecology in carnivores // *Ecology.* 2007. V. 88. № 2. P. 347–358.
- Colbert E.H.* The Triassic dinosaur *Coelophysis* // *Bull. Mus. Northern Arizona.* 1989. V. 57. P. 1–160.
- Cooper M.R.* The prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen from Zimbabwe: its biology, mode of life and phylogenetic significance // *Occas. Pap. Nat. Museums and Monuments, Rhodesia. Ser. B.* 1981. V. 6. № 10. P. 689–840.
- Cruikshank A.R.I.* The proterosuchian thecodonts // *Studies in Vertebrate Evolution* / Eds. Joysey K.A., Kemp T.S. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1972. P. 89–119.
- Cullen T.M., Larson D.W., Witton M.P. et al.* Theropod dinosaur facial reconstruction and the importance of soft tissues in paleobiology // *Science.* 2023. V. 379. Iss. 6639. P. 1348–1351.
- Domínguez-Rodrigo M., Egeland C.P., Cobo-Sánchez L. et al.* Sabertooth carcass consumption behavior and the dynamics of Pleistocene large carnivore guilds // *Sci. Reports.* 2022. V. 22. № 6045. P. 1–15.
- De Santis L.R.G., Feranec R.S., Anton M., Lundelius E.L.* Dietary ecology of the scimitar-toothed cat *Homotherium serum* // *Curr. Biol.* 2021. V. 31. Iss. 12. P. 2674–2681.
- Ewer R.F.* The anatomy of thecodont reptile *Euparkeria capensis* Broom // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. B.* 1965. V. 248. № 751. P. 379–435.
- Ezcurra M.D.* Can social and sexual selection explain the bizarre snout of proterosuchid archosauriforms? // *Hist. Biol.* 2017. V. 29. Iss. 3. P. 348–358.
- Figueirido B., Lautenschlager S., Perez-Ramos A., Van Valkenburgh B.* Distinct predatory behaviors in scimitar- and dirk-toothed sabertooth cats // *Curr. Biol.* 2018. V. 28. № 20. P. 3260–3266.
- Fiorillo A.R.* Prey bone utilization by predatory dinosaurs // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1991. V. 88. Iss. 3–4. P. 157–166.
- Fowler D.W., Freedman E.A., Scannella J.B.* Predatory functional morphology in raptors: interdigi-tal variation in talon size is related to prey restraint and immobilisation technique // *PLoS ONE.* 2009. V. 4. № 11. e7999.
- Fowler D.W., Freedman E.A., Scannella J.B., Kambic R.E.* The predatory ecology of *Deinonychus* and the origin of flapping in birds // *PLoS ONE.* 2011. V. 6. № 12. e28964.
- Gianechini F.A., Ercoli M.D., Diaz-Martinez I.* Differential locomotor and predatory strategies of Gondwanan and derived Laurasian dromaeosaurids (Dinosauria, Theropoda, Paraves): Inferences from morphometric and comparative anatomical studies // *J. Anat.* 2020. V. 236. Iss. 5. P. 772–797.
- Gow C.L.* The morphology and relationships of *Youngina capensis* Broom and *Prolacerta broomi* Parrington // *Paleontol. Afr.* 1975. V. 18. P. 89–131.
- Gregory W.K.* *Evolution Emerging.* N.Y.: Macmillan Co., 1951. V. 2. 1014 p.
- Hedrick B.P., Zanno L.E., Wolfe D.G., Dodson P.* The slothful claw: osteology and taphonomy of *Nothronychus mckinleyi* and *N. graffami* (Dinosauria: Theropoda) and anatomical considerations for derived therizinosaurs // *PLoS ONE.* 2015. V.10. № 6. e129449.
- Heilmann G.* *The Origin of Birds.* L.: H.F. & G. Witherby, 1926. 208 p.
- Huene F. von.* Vollständige Osteologie eines Plateosauriden aus der Schwabischen Keuper // *Geol. Paläontol. Abh.* 1926. N.F. Bd 15. Hf. 2. S. 129–179.
- Iordansky N.N.* Jaw muscles of the crocodiles: structure, synonymy, and some implications on homology and functions // *Russ. J. Herpetol.* 2000. V. 7. № 1. P. 41–50.
- Krebs B.* Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XIX. *Ticinosuchus ferox* nov. gen., nov. sp., ein neuer Pseudosuchi-er aus der Trias des Monte San Giorgio // *Schweiz. Palaeontol. Abh.* 1965. Bd. 81. S. 1–140.
- Krebs B.* Die Archosaurier // *Naturwiss.* 1974. Bd 61. № 1. S. 17–24.
- Meers M.B.* Maximum bite force and prey size of *Tyrannosaurus rex* and their relationships to the inference of feeding behavior // *Hist. Biol.* 2002. V. 16. № 1. P. 1–12.
- Modesto S.P., Sues H.-D.* The skull of the Early Triassic archosauromorph reptile *Prolacerta broomi* and its

- phylogenetic significance // *Zool. J. Linn. Soc.* 2004. V. 140. № 3. P. 335–351.
- Müller R.T., Baczko M.B. von, Desojo J.B., Nesbitt S.J. The first ornithosuchid from Brazil and its macroevolutionary and phylogenetic implications for Late Triassic faunas in Gondwana // *Acta Palaeontol. Pol.* 2020. V. 65. № 1. P. 1–10.
- Nesbitt S.J., Sues H.-D. The osteology of the early-diverging dinosaur *Daemonosaurus chauliodus* (Archosauria: Dinosauria) from the Coelophysis Quarry (Triassic: Rhaetian) of New Mexico and its relationships to other early dinosaurs // *Zool. J. Linn. Soc.* 2021. V. 191. № 1. P. 150–179.
- Newton E.T. Reptiles from the Elgin Sandstone — description of two new genera // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. B. Biol. Sci.* 1894. V. 185. P. 573–607.
- Ostrom J.H. The osteology of *Compsognathus longipes* Wagner // *Zitteliana*. 1978. Bd 4. P. 73–118.
- Palmqvist P., Rodríguez-Gómez G., Martínez-Navarro B. *et al.* Déjà vu: on the use of meat resources by sabretooth cats, hominins, and hyaenas in the Early Pleistocene site of Fuente Nueva 3 (Guadix-Baza Depression, SE Spain) // *Archaeol. and Anthropol. Sci.* 2023. V. 15. Iss. 2. Art.: 17. P. 1–17.
- Romer A.S. The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna. XV. Further remains of the thecodonts *Lagerpeton* and *Lagosuchus* // *Breviora Mus. Comp. Zool.* 1972. № 394. P. 1–7.
- Sues H.-D., Nesbitt S.J., Berman D.S., Henrici A.C. A late-surviving basal theropod dinosaur from the latest Triassic of North America // *Proc. Roy. Soc. B.* 2011. V. 278. P. 3459–3464.
- Therrien F., Henderson D.M., Huff C.B. Bite me: biomechanical models of theropod mandibles and implications for feeding behavior // *The Carnivorous Dinosaurs*. Ed. Carpenter K. Bloomington, Indianapolis: Indiana Univ. Press, 2005. P. 179–237.
- Valkenburgh B. van. Carnivore dental adaptations and diet: a study of trophic diversity within guilds // *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. Ed. Gittleman J.L. Dordrecht: Springer, 1989. P. 410–436.
- Walker A.D. Triassic reptiles from the Elgin area: *Ornithosuchus* and the origin of carnosaurs // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. B.* 1964. V. 247. № 744. P. 53–134.

Ornithosuchidae — Early Archosaurs with a Hyper-Specialized Jaw Apparatus

A. G. Sennikov

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

Among the early archosaurs, various ecological types are represented — from predators to herbivores, from terrestrial to semi-aquatic forms. A special place among them is occupied by the family Ornithosuchidae, which are traditionally considered as active predators. The unique structure of the jaw apparatus and the morphology of the postcranial skeleton of Ornithosuchidae indicate the formation in them the only special ecological type among archosaurs — a hyperanisodont macrophagous predator. At the same time, some analogies can be noted between ornithosuchids and saber-toothed therapsids and mammals.

Keywords: Archosauria, Ornithosuchidae, trophic adaptations, locomotion, Late Triassic

УДК 563.143:551.763.33(564.3)

НОВЫЙ ВИД РАДИОЛЯРИЙ *PSEUDODICTYOMITRA VENUSTA* SP. NOV. ИЗ КОНЬЯКА И САНТОНА ФОРМАЦИИ ПЕРАПЕДИ (КИПР)

© 2024 г. Л. Г. Брагина*

Геологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

*e-mail: l.g.bragina@mail.ru

Поступила в редакцию 02.06.2023 г.

После доработки 25.07.2023 г.

Принята к публикации 25.07.2023 г.

В результате изучения верхнемеловых отложений формации Перापеди (Кипр) выявлены многочисленные представители рода *Pseudodictyomitra* Pessagno, 1977. Уточнено описание и стратиграфическое распространение вида *P. crassa* Bragina, 2013 и описан новый вид *P. venusta* sp. nov.

Ключевые слова: Radiolaria, Pseudodictyomitridae, новый вид, верхний мел, коньяк, сантон, Кипр

DOI: 10.31857/S0031031X24010024, EDN: FQUFIL

ВВЕДЕНИЕ

В результате исследований комплексов радиоларий Кипра из карьера Мангалени (формация Перапеди, верхи среднего турона–верхний сантон), была создана сверхдетальная схема расчленения верхнего мела для тетических районов Евразии (Брагина, 2016). Для этой схемы вид *Pseudodictyomitra crassa* Bragina, 2013 избран одним из характерных видов зоны *Alievium praegallowayi* (нижний коньяк). Позднее, в рамках российско-кипрского проекта (грант РФФИ 19-55-25001-Сургус_а), проведено исследование радиоларий из разрезов формации Перапеди (рис. 1, 2). В результате были получены первые данные из разрезов Асгата, Акамас, Трулли, а также нескольких разрезов, расположенных в окрестностях карьера Мангалени (рис. 1, 2). В перечисленных местонахождениях были найдены многочисленные экземпляры *P. crassa*, что позволило уточнить описание этого важно-го для верхнемеловой стратиграфии вида и его стратиграфическое распространение (табл. I, фиг. 1–11; рис. 1, 2). В отложениях верхнего мела Кипра также постоянно встречается неизвестный по литературным данным таксон, относящийся к роду *Pseudodictyomitra* (*P. venusta* sp. nov.), описание которого приводится в этой публикации (табл. II фиг. 1–9). Таким образом, настоящая работа продолжает серию статей, посвященных описанию новых видов радиоларий

из верхнего мела Кипра (Брагина, Брагин, 1995, 1996; Брагина, Вишневская, 2007; Брагина, 2008, 2010, 2013, 2014, 2023; Bragina, Bragin, 2016, 2018).

Палеонтологическое описание проводится с использованием общепринятых терминов. В работе использована классификация П. Думитрика (Dumitrica, 1995) и Л. О’Догерти с соавт. (O’Dogherty et al., 2009) с некоторыми изменениями. В работе применяется зональная схема по радиолариям для тетических районов Евразии (Брагина, 2016).

Коллекция меловых радиоларий Кипра № 4878 хранится в Геологическом ин-те РАН (ГИН РАН).

Работа выполнена в рамках Госзадания ГИН РАН.

Автор выражает благодарность М.С. Афанасьевой и В.С. Вишневской за критические замечания и советы; Н.В. Горьковой за помощь в электронно-микроскопических работах.

ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ

ТИП SARCODINA

КЛАСС RADIOLARIA

ОТРЯД NASSELLARIA

СЕМЕЙСТВО PSEUDODICTYOMITRIDAE PESSAGNO, 1977

Род *Pseudodictyomitra* Pessagno, 1977, emend. nov.

Типовой вид — *Pseudodictyomitra pentacolaensis* Pessagno, 1977; США, Береговые хребты Калифорнии, верхний альб.

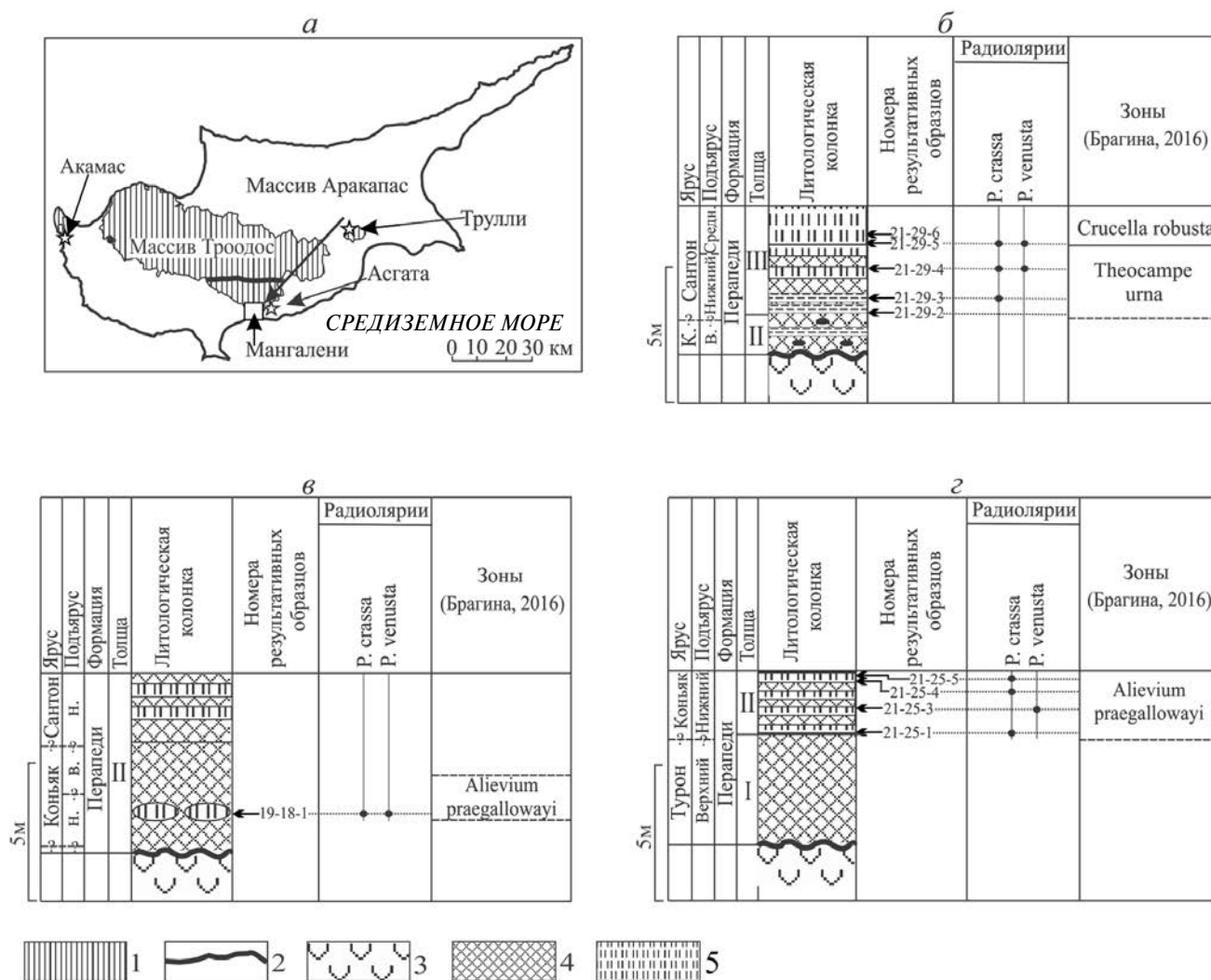


Рис. 1. Местонахождение изученных радиоларий на Кипре: *a* – схема расположения разрезов; *б–г* – литологические колонки: *б* – разрез Асгата, *в* – разрез Акамас, *г* – разрез Трулли. Обозначения: 1 – офиолитовый массив Троодос, 2 – разлом Аракапас, 3 – верхние пиллоу-лавы, 4 – умбриты с прослоями радиолариевых кремней и массивных абиогенных кремней, 5 – кремни с прослоями кремнистых аргиллитов.

Диагноз. Длинная коническая многокамерная раковина. Цефалис и торакс лишены пор, со сглаженной стенкой или с намечающимися ребрами. Цефалис обычно конический и лишенный апикального рога, остальные камеры субцилиндрические по форме. Обычно камеры быстрее увеличиваются в ширину, чем в высоту. Абдомен и все постабдоминальные камеры обычно отделены друг от друга двойным рядом главных пор, расположенных на межкамерных пережимах. Абдомен и постабдоминальные камеры ребристые; ребра прерываются, не пересекая межкамерные пережимы. Реликтовые поры находятся между ребрами. Одна или несколько наиболее близких к устью постабдоминальных камер могут иметь слаборазвитые или полно-

стью редуцированные ребра. Финальная постабдоминальная камера обычно имеет широкую септу с узкой апертурой.

Видовой состав. 29 видов: типовой вид из верхнего альба Береговых хребтов Калифорнии, США; *P. altiturreis* Dumitrica, 1997 из берриаса офиолитового пояса Масирах султаната Оман; *P. blabla* Schaaf, 1981 из верхнеаптской части скважины 463 Срединно-Тихоокеанских гор; *P. samajuanica* Vishnevskaya, 1991 из верхнего альба–турона зоны Камахуани Кубы; *P. carpatica* (Lozyniak, 1969) из неокома Пеннинской зоны Карпат Украины; *P. conicostriata* Dumitrica, 1997 из баррема офиолитового пояса Масирах султаната Оман; *P. crassa* Bragina, 2013 из нижнего коньяка Кипра; *P. depressa*

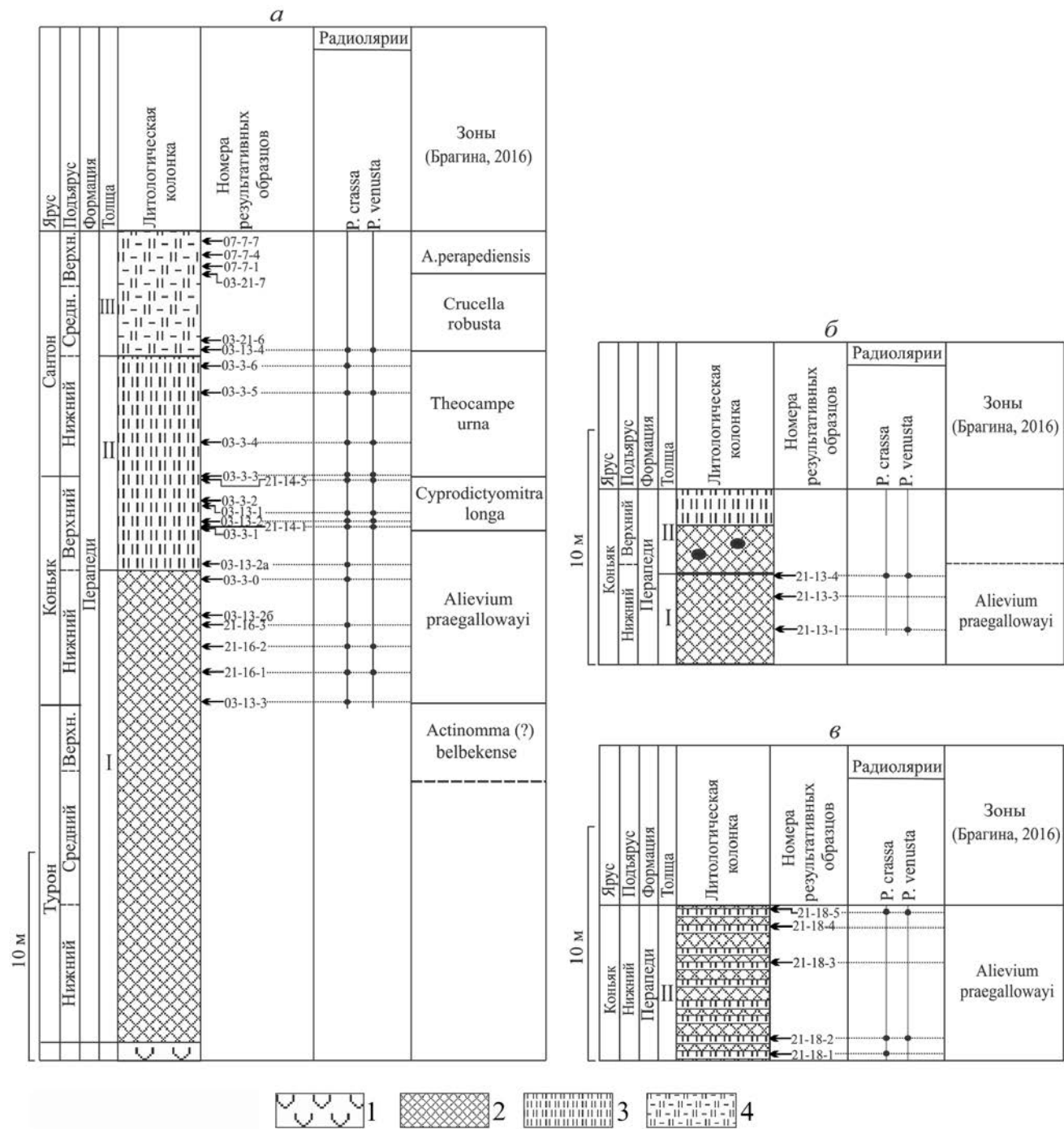


Рис. 2. Литологические колонки: *a* – композитный разрез Мангалени, *б* – разрез Мангалени-4, *в* – разрез Мангалени-8. Обозначения: 1 – верхние пиллоу-лавы, 2 – умбриты с прослоями радиоляриевых кремней и массивных абиогенных кремней, 3 – кремни с прослоями кремнистых аргиллитов, 4 – кремни опокovidные, марганцовистые.

Baumgartner, 1984 из нижнего мела Румынии; *P. hornatissima* (Squinabol, 1904) из альба–сеномана Венецианских Альп Северной Италии; *P. lanceoloti* Schaaf, 1981 из верхнеаптской части скважины 463 Срединно-Тихоокеанских гор; *P. languida* O'Dogherty, 1994 из верхнего альба

Умбра-Маркских Апеннин Центральной Италии; *P. lodogaensis* Pessagno, 1977 из верхнего альба разреза Грейт Велли Калифорнии, США; *P. matsuokai* Dumitrica, 1997 из готерива офиолитового пояса Масирах султаната Оман; *P. minoensis* Mizutani, 1981 из титона формации

Мазегава Центральной Японии; *P. nakasekoi* Taketani, 1982 из сеномана группы Йезо о. Хоккайдо, Япония; *P. nodocostata* Dumitrica, 1997 из баррема офиолитового пояса Масирах султаната Оман; *P. okamurai* Mizutani, 1981 из титона формации Мазегава Центральной Японии; *P. pachicostata* Wu et Li, 1982 из турона Южного Хизанда Тибета; *P. paronai* (Aliev, 1965) из альбских отложений северо-востока Азербайджана; *P. primitiva* Matsuoka et Yao, 1985 из верхнеюрских отложений Японии; *P. pseudomacrocephala* (Squinabol, 1903) из альба—сеномана Венецианских Альп Северной Италии; *P. quasilodogaensis* Bragina, 2004 из верхнего сеномана формации Томалар Северной Турции; *P. recta* Vishnevskaya, 1991 из верхнего альба—турона зоны Камахуани Кубы; *P. rigida* Wu, 1986 из сеномана Южного Хизанга Тибета; *P. suyarii* Dumitrica, 1997 из верхнего валанжина—готерива офиолитового пояса Масирах султаната Оман; *P. thurawi* Dumitrica, 1997 из баррема офиолитового пояса Масирах султаната Оман; *P. tiara* (Holmes, 1900) из верхнего мела Колсдона, Сюррей, Англия; *P. vestalensis* Pessagno, 1977 из нижнего сеномана разреза Грейт Велли Калифорнии, США; *P. venusta* sp. nov. из нижнего коньяка Кипра.

Сравнение. Отличается от рода *Dictyomitra* Zittel, 1876 двойным рядом пор на межкамерных пережимах, а также не сплошными, а прерывающимися ребрами на межкамерных пережимах.

Замечание. В состав рода, помимо *P. crassa* Bragina, 2013, помещены виды, у которых несколько наиболее близких к устью камер могут иметь полностью редуцированные ребра (напр., *P. carpatica* (Lozyniak, 1969), *P. nodocostata* Dumitrica, 1997 и *P. thurawi* Dumitrica, 1997). Последнее привело к дополнению диагноза рода следующей характеристикой: не только финальная камера, но и несколько наиболее близких к устью постабдоминальных камер могут иметь полностью редуцированные ребра.

Pseudodictyomitra crassa Bragina, 2013, emend. nov.

Табл. I, фиг. 1–11

Pseudodictyomitra sp. A: Bragina, 2012, табл. I, фиг. 11.

Pseudodictyomitra crassa: Брагина, 2013, с. 4, табл. I, фиг. 1, 2.

Голотип — ГИН РАН, № 4878/78; Кипр, композитный разрез Мангалени; нижний сантон, формация Перापеди, толща II (верхняя часть), обр. 03-3-5, зона Theosampre urna.

Описание. Раковина конической формы. Цефалис конический и лишенный апикального рога. Цефалис и торакс образуют высокий конус.

Цефалис, торакс, abdomen и одна—две наиболее близкие к устью постабдоминальные камеры отделены друг от друга единственным рядом пор (табл. I, фиг. 5г, 6). Между остальными камерами развит двойной ряд главных пор. Abdomen, первая и вторая постабдоминальные камеры увеличиваются в ширину быстро, а последующие постабдоминальные камеры, вплоть до последней, незначительно (табл. I). Четвертая постабдоминальная камера может быть незначительно уже, чем третья (табл. I, фиг. 4, 8, 11), в отдельных случаях третья постабдоминальная камера уже, чем вторая (табл. I, фиг. 10). Abdomen и первые три—пять постабдоминальных камер ребристые. Ребра имеют форму тонкого полумесяца. На первой и второй постабдоминальных камерах число ребер варьирует от 10 до 13. Один или два ряда реликтовых пор развиты между соседними ребрами. Каждый из рядов состоит из двух пор; в отдельных случаях один из двух рядов реликтовых пор, расположенных между соседними ребрами, может быть представлен двумя порами, а второй — только одной порой (табл. I, фиг. 5б). Две (иногда три и более) самые близкие к устью постабдоминальные камеры лишены ребер. Финальная постабдоминальная камера завершается широкой септой с узкой апертурой (табл. I, фиг. 5а).

Размеры в мкм:

Экземпляр	Hc	Wc	Ht	Wt	Ha	Wa	W	d
№ 4878/78 (голотип)	35	41	21	56	29	87	212	6-8
№ 4878/253	29	35	20	50	24	70	230	6-9
№ 4878/259	32	35	21	59	29	94	285	6-9

Обозначения (здесь и далее): Hc — высота цефалиса, Wc — ширина цефалиса, Ht — высота торакса, Wt — ширина торакса, Ha — высота abdomen, Wa — ширина abdomen, W — максимальная ширина раковины, d — диаметр пор.

Сравнение. Вид *P. crassa* Bragina, 2013 отличается: (1) от видов *P. altiturrens* Dumitrica, 1997, *P. depressa* Baumgartner, 1984, *P. languida* O'Dogherty, 1994, *P. pentacolaensis* Pessagno, 1977, *P. pseudomacrocephala* (Squinabol, 1903) и *P. suyarii* Dumitrica, 1997 редукцией ребер на последних постабдоминальных камерах; (2) от видов *P. carpatica* (Lozyniak, 1969), *P. conicostriata* Dumitrica, 1997, *P. nakasekoi* Taketani, 1982, *P. pseudomacrocephala* (Squinabol, 1903) и *P. suyarii* Dumitrica, 1997 формой ребер в виде тонкого полумесяца; (3) от видов *P. pseudomacrocephala* (Squinabol, 1903) и *P. nakasekoi* Taketani, 1982 развитием двойного ряда пор между соседними ребрами.

Замечания. Описание вида *P. crassa* Bragina, 2013 дополнено следующими характери-

стиками: (1) не только цефалис, торакс, абдомен, но и одна—две наиболее близкие к устью постабдоминальные камеры отделены друг от друга единственным рядом пор; (2) не только абдомен и первая постабдоминальная камера, но также и вторая постабдоминальная камера быстро увеличиваются в ширину; (3) четвертая постабдоминальная камера может быть незначительно уже, чем третья; в отдельных случаях третья постабдоминальная камера может быть уже, чем вторая; (4) не только абдомен и первые три постабдоминальные камеры ребристые, но также четвертая и пятая постабдоминальные камеры могут быть ребристыми; (5) две (иногда три и более) самые близкие к устью постабдоминальные камеры лишены ребер; (6) один или два ряда реликтовых пор развиты между соседними ребрами, при этом каждый из рядов состоит из двух пор; в отдельных случаях в соседних рядах наблюдается чередование единственной поры и двух пор.

Распространение. Нижний коньяк—средний сантон Кипра.

Материал. 27 экз.: 15 экз. из типового местонахождения, четыре экз. из разреза Асгата (нижний сантон—средний сантон), три экз. из разреза Трулли (нижний коньяк), три экз. из разреза Мангалени-8 (нижний коньяк), один экз. из разреза Мангалени-4 (нижний коньяк) и один экз. из разреза Акамас (нижний коньяк).

Pseudodictyomitra venusta Bragina, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1—9

Pseudodictyomitra cf. *crassa*: Bragina et al., 2021, рис. 5, G.

Название вида от *venustus* *лат.* — прекрасный.

Голотип — ГИН РАН, № 4878/263; о-в Кипр, разрез Акамас; нижний коньяк, формация Перापеди, толща I (верхняя часть), обр. 19-18-1, зона *Alievium praegallowayi*.

Описание. Раковина конической формы. Цефалис конический и лишенный апикального рога. Цефалис и торакс образуют высокий конус. Цефалис, торакс и абдомен (и иногда первая постабдоминальная камера) отделены друг от друга единственным рядом пор. Абдомен, первая и вторая постабдоминальные камеры увеличиваются в ширину быстро, а последующие — незначительно (табл. II). Абдомен и последующие постабдоминальные камеры ребристые. Ребра имеют форму тонкого полумесяца. На первой постабдоминальной камере количество ребер варьирует от семи до девяти (иногда до 10). Чис-

ло ребер незначительно возрастает к финальной постабдоминальной камере, достигая 11—14. Единственный ряд из двух реликтовых пор или два ряда (каждый из двух пор) развиты между соседними ребрами (табл. II, фиг. 5б, 6б). Диаметр реликтовых пор, развитых между ребрами, больше или равен диаметру главных пор на межкамерных пережимах. Финальная постабдоминальная камера завершается широкой септой с узкой апертурой (табл. II, фиг. 5а).

Размеры в мкм:

Экземпляр	Hc	Wc	Ht	Wt	Ha	Wa	W	d
№ 4878/263 (голотип)	20	23	11	34	18	47	125	5-7
№ 4878/261	21	31	14	43	21	53	128	5-7
№ 4878/265	29	35	21	50	23	60	141	5-7

Сравнение. Новый вид отличается от *P. crassa* Bragina, 2013 наличием ребер, развитых до финальной камеры включительно, а также наличием двойного ряда главных пор на межкамерных пережимах от первой постабдоминальной камеры до финальной.

Замечания. У отдельных экземпляров *P. venusta* sp. nov. один из двух рядов реликтовых пор, расположенных между соседними ребрами, может быть представлен двумя порами, а другой — только одной порой (табл. II, фиг. 2б, 4в, 8б). Вертикальный ряд из двух реликтовых пор может быть развит на отдельных постабдоминальных камерах вида *P. tiara* (Holmes, 1900) (Bragina, Bragin, 2016, табл. 7, фиг. 7, 8), распространенного в разрезах Италии и Англии в верхнем сеномане—туроне (Holmes, 1900; Marcucci et al., 1991; O'Dogherty, 1994). Возможно, *P. tiara* является предком видов *P. venusta* sp. nov. и *P. crassa* Bragina, 2013.

Распространение. Нижний коньяк—средний сантон Кипра.

Материал. 18 экз.: 10 экз. из типового местонахождения, два экз. из разреза Асгата (нижний сантон—средний сантон), два из разреза Мангалени-4 (нижний коньяк), два экз. из разреза Мангалени-8 (нижний коньяк), один экз. из разреза Акамас (нижний коньяк) и один экз. из разреза Трулли (нижний коньяк).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брагина Л.Г. Радиолярии семейства Neosciadiocapsidae турона—сантона формации Перापеди (Южный Кипр) // Палеонтол. журн. 2008. № 2. С. 27—37.
Брагина Л.Г. Новые виды меловых радиолярий рода *Afens* Riedel et Sanfilippo // Палеонтол. журн. 2010. № 1. С. 13—16.

Брагина Л.Г. Новые радиолярии семейства Pseudodictyomitridae из коньяка–сантона формации Перапеди (Южный Кипр) // Палеонтол. журн. 2013. № 5. С. 3–6.

Брагина Л.Г. Новые виды радиолярий отряда Nassellaria из коньяка–сантона формации Перапеди (Южный Кипр) // Палеонтол. журн. 2014. № 2. С. 3–10.

Брагина Л.Г. Зональная схема меловых (альб–сантонских) отложений тетических районов Евразии по радиоляриям // Стратигр. Геол. корреляция. 2016. Т. 24. № 2. С. 41–66.

Брагина Л.Г. Новые виды радиолярий рода Patellula Kozlova из отложений турона–маастрихта Кипра и Крыма // Палеонтол. журн. 2023. № 4. С. 14–20.

Брагина Л.Г., Брагин Н.Ю. Радиолярии и стратиграфия кампан–маастрихтских отложений Юго-Западного Кипра // Стратигр. Геол. корреляция. 1995. Т. 3. № 2. С. 53–61.

Брагина Л.Г., Брагин Н.Ю. Стратиграфия и радиолярии стратотипического разреза формации Перапеди верхнего мела Кипра // Стратигр. Геол. корреляция. 1996. Т. 4. № 3. С. 38–45.

Брагина Л.Г., Вишневская В.С. Новые виды меловых радиолярий рода Multastrum Vishnevskaya и их палеобиогеографическое распространение // Палеонтол. журн. 2007. № 6. С. 3–8.

Bragina L.G. Radiolarian biostratigraphy of the Perapedhi Formation (Cyprus): implications for the geological evolution of the Troodos Ophiolite // Bull. Soc. Géol. France. 2012. V. 183. № 4. P. 347–353.

Bragina L., Bragin N. Cretaceous (Albian to Turonian) radiolarians from chert blocks of the Moni Mélange (South-

ern Cyprus) // Rev. micropaléontol. 2016. V. 59. № 4. P. 311–338.

Bragina L., Bragin N. Family Pseudoaulophacidae (Radiolaria) from the Upper Cretaceous (Coniacian–Maastriichtian) of Cyprus // Rev. micropaléontol. 2018. V. 61. P. 55–79.

Bragina L., Bragin N., Tsiolakis E. et al. Late Cretaceous (Coniacian) age of the Perapedhi Formation in the Akamas Peninsula, Cyprus // Cret. Res. 2021. V. 127. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.104912>.

Dumitrica P. Systematic framework of Jurassic and Cretaceous Radiolaria // Middle Jurassic to Lower Cretaceous Radiolaria of Tethys: Occurrences, Systematics, Biochronology / Eds. Baumgartner P., Dogherty L., Gorican S. Lausanne, 1995. P. 19–35 (Mém. Géol. Lausanne. V. 23).

Holmes W.M. On Radiolaria from the Upper Chalk at Coulsdon (Surrey) // Quart. J. Geol. Soc. London. 1900. V. 56. P. 694–704.

Marcucci M., Bettini P., Dainelli J., Sirugo A. The “Bonarelli Horizon” in the central Apennines (Italy): radiolarian biostratigraphy // Cret. Res. 1991. V. 12. P. 321–331.

O’Dogherty L. Biochronology and paleontology of mid-Cretaceous radiolarians from northern Apennines (Italy) and Betic Cordillera (Spain) // Mém. Géol. Lausanne. 1994. V. 21. P. 1–413.

O’Dogherty L., Carter E.S., Dumitrica P. et al. Catalogue of Mesozoic radiolarian genera. Pt. 2. Jurassic–Cretaceous // Geodiversitas. 2009. V. 31. P. 271–356.

Pessagno E.A., Jr. Lower Cretaceous radiolarian biostratigraphy of the Great Valley Sequence and Franciscan Coast Ranges // Publ. Cushman Found. Foraminiferal Res. 1977. V. 15. P. 1–87.

Объяснение к таблице I

Фиг. 1–11. Pseudodictyomitra crassa Bragina, 2013: 1 – экз. ГИН, № 4878/251; 2 – экз. ГИН, № 4878/252; 3 – экз. ГИН, № 4878/253; 4 – экз. ГИН, № 4878/254; 5 – голотип ГИН, № 4878/78 (Брагина, 2013, табл. I, фиг. 2а, 2б): 5а – хорошо видна широкая септа с узкой апертурой; 5б – фрагмент, демонстрирующий развитие двух рядов пор между соседними ребрами: один из них имеет единственную пору, а другой – две поры; 5в – фрагмент, показывающий развитие единственного вертикального ряда из двух пор между соседними ребрами; 5г – фрагмент, демонстрирующий постепенную редукцию двойного ряда главных пор на межкамерных пережимах по направлению к финальной камере; 6 – экз. ГИН, № 4878/105 (Брагина, 2013, табл. I, фиг. 1а, 1б); 7 – экз. ГИН, № 4878/255; 8 – экз. ГИН, № 4878/256; 9 – экз. ГИН, № 4878/257; 10 – экз. ГИН, № 4878/258; 11 – экз. ГИН, № 4878/259; Кипр, формация Перапеди; разрез Мангалени-6, обр. 21-16-1, зона Alievium praegallowayi, нижний коньяк (фиг. 1); композитный разрез Мангалени (фиг. 2, 3, 5–7): 2 – обр. 21-14-1, зона Cyprodityomitra longa, верхний коньяк; 3, 6, 7 – зона Alievium praegallowayi, нижний коньяк: 3 – обр. 21-16-1, 6 – обр. 03-3-0, 7 – обр. 21-16-3; 5 – обр. 03-3-5, зона Theosampre igna, нижний сантон; разрез Акамас, обр. 19-18-1, зона Alievium praegallowayi, нижний коньяк (фиг. 4); разрез Мангалени-8, зона Alievium praegallowayi, нижний коньяк (фиг. 8–10): 8 – обр. 21-18-5, 9 – обр. 21-18-2, 10 – обр. 21-18-5; разрез Мангалени-4, обр. 21-13-1, зона Alievium praegallowayi, нижний коньяк (фиг. 11). Длина масштабной линейки 100 мкм: а – для фиг. 1, 2, 3, 4, 5а, 6–9; б – для фиг. 5г; в – для фиг. 5б, 5в.

Объяснение к таблице II

Фиг. 1–9. Pseudodictyomitra venusta sp. nov.: 1 – экз. ГИН, № 4878/260; 2 – экз. ГИН, № 4878/261: 2а – общий вид раковины, 2б – фрагмент, демонстрирующий развитие двух рядов пор между соседними ребрами, один из этих рядов имеет единственную пору, а другой – две поры; 3 – экз. ГИН, № 4878/262: 3а – общий вид раковины, 3б – увеличенный фрагмент раковины демонстрирует горизонтальный ряд из двух пор между соседними ребрами; 4 – голотип ГИН, № 4878/263 (Брагина et al., 2021, рис. 5.G): 4а – общий вид раковины, 4б – фрагмент, демонстрирующий развитие двух рядов пор между соседними ребрами, причем верхние поры обоих рядов не прободенные, 4в – фрагмент, демонстрирующий развитие двух рядов пор между соседними

ребрами; 5 — паратип ГИН, № 4878/264: 5а — общий вид раковины, 5б — увеличенный фрагмент раковины, демонстрирующий развитие единственного ряда пор между соседними ребрами; 6 — экз. ГИН, № 4878/265; 7 — экз. ГИН, № 4878/266; 8 — экз. ГИН, № 4878/267: 8а — общий вид раковины, 8б — увеличенный фрагмент раковины, демонстрирующий развитие двух рядов пор между соседними ребрами, один из этих рядов имеет единственную пору, а другой — две поры; 9 — экз. ГИН, № 4878/268; Кипр, формация Перapedhi; разрез Мангалени-8, обр. 21-18-5, зона *Alievium praegallowayi*, нижний коньяк (фиг. 1); разрез Асгата, обр. 21-29-2, зона *Theosampe igna*, нижний сантон (фиг. 2); композитный разрез Мангалени (фиг. 3, 5, 6, 8); 3, 6 — зона *Theosampe igna*, нижний сантон: 3 — обр. 03-3-3а, 6 — обр. 03-3-4; 5, 8 — зона *Cyprodityomitra longa*, верхний коньяк: 5 — обр. 21-14-1; 8 — обр. 21-14-5; 9 — обр. 03-13-4, нижняя часть зоны *Crucella robusta*, средний сантон; разрез Акамас, обр. 19-18-1, зона *Alievium praegallowayi*, нижний коньяк (фиг. 4); разрез Трулли, обр. 21-25-3, зона *Alievium praegallowayi*, нижний коньяк (фиг. 7). Длина масштабной линейки 100 мкм: а — для фиг. 1, 2а, 3а, 4а, 5а, 6а, 7, 8а, 9; б — для фиг. 2б, 4б, 4в, 5б, 6б, 8б; в — для фиг. 3б.

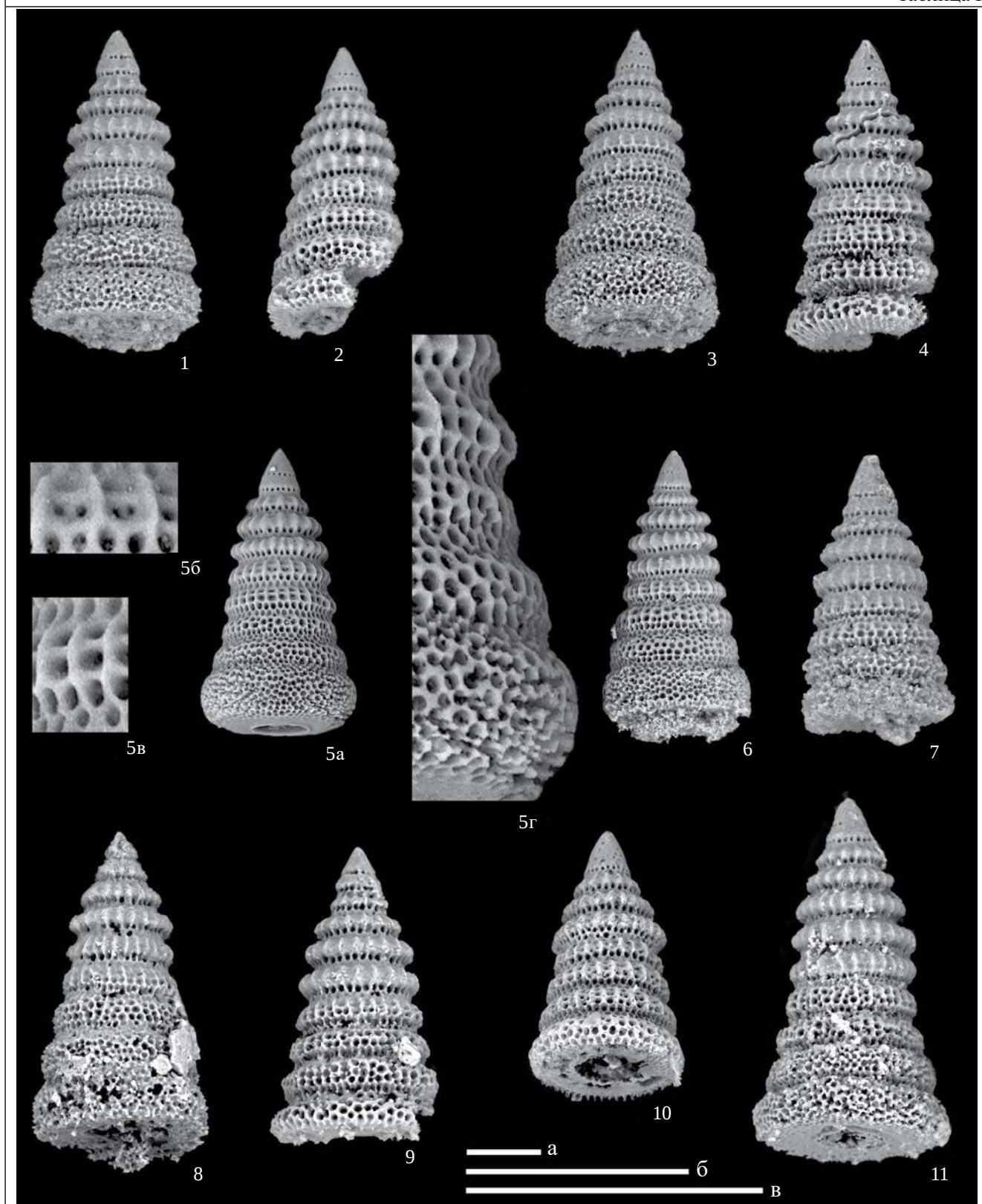
New Radiolarian Species *Pseudodityomitra venusta* sp. nov. from the Coniacian—Santonian Deposits of Perapedhi Formation, Cyprus

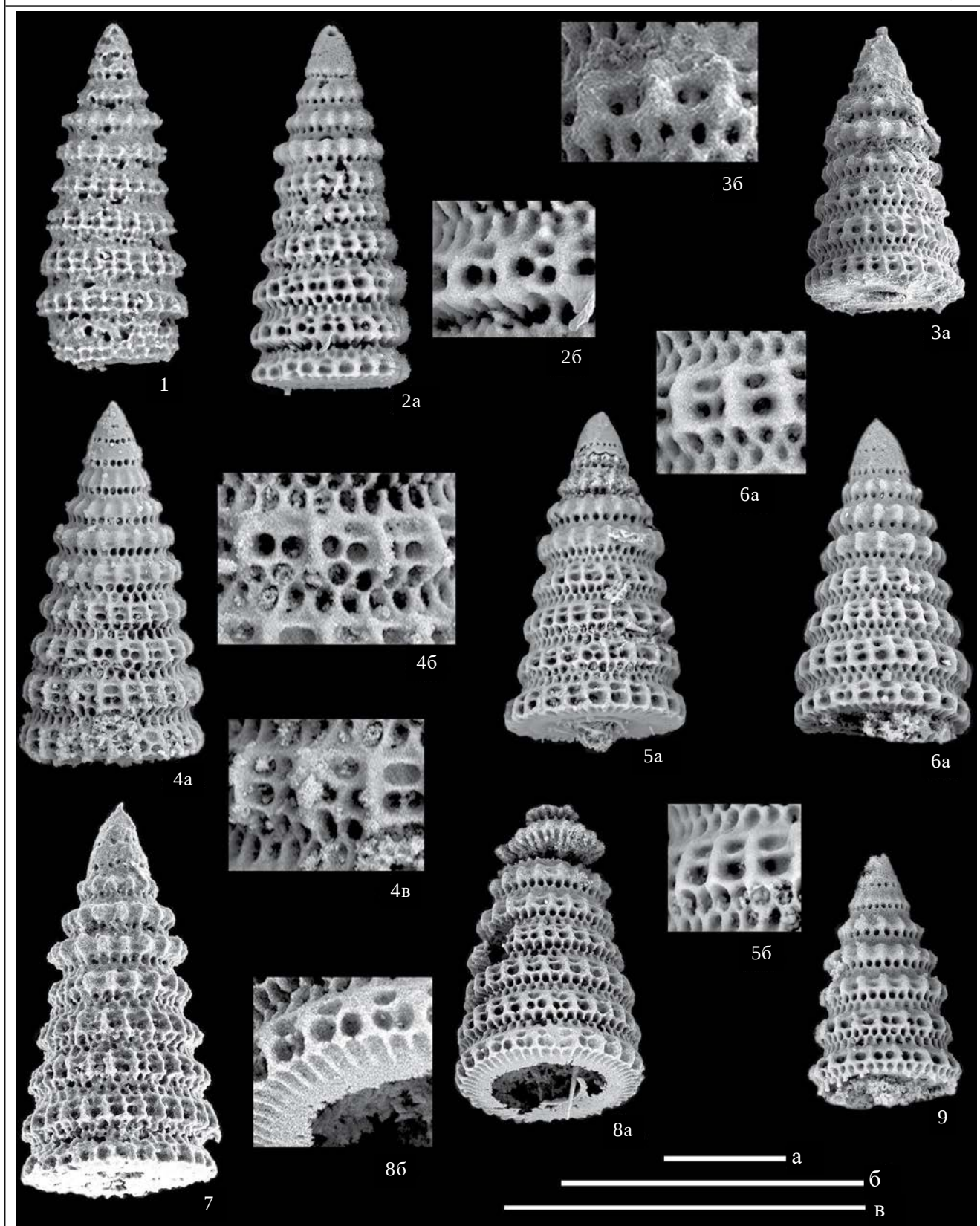
L. G. Bragina

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

Numerous representatives of the *Pseudodityomitra* Pessagno, 1977 were studied from the Upper Cretaceous deposits of Perapedhi Formation (Cyprus). New species *P. venusta* sp. nov. is described. The stratigraphic ranges of *P. crassa* Bragina are expanded. Description and stratigraphic range of *P. crassa* Bragina are refined.

Keywords: Radiolaria, Pseudodityomitridae, new species, Upper Cretaceous, Coniacian, Santonian, Cyprus





УДК 564.533.3:551.761.1(571.63)

РАННЕТРИАСОВЫЕ АММОНОИДЕИ РОДА CHURKITES OKUNEVA (НОВЫЕ НАХОДКИ В ЮЖНОМ ПРИМОРЬЕ, ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ)

© 2024 г. Ю. Д. Захаров^{a, *}, И. В. Борисов^{b, **}, О. П. Смышляева^{a, ***},
Л. Г. Бондаренко^{a, ****}, А. М. Попов^{a, *****}

^aДальневосточный геологический институт ДВО РАН, Владивосток, 690022 Россия

^bДальневосточный государственный институт искусств, Владивосток, 690091 Россия

*e-mail: yurizakh@mail.ru

**e-mail: arhiment@yandex.ru

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

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

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

Поступила в редакцию 23.03.2023 г.

После доработки 06.07.2023 г.

Принята к публикации 06.07.2023 г.

Получены данные по стратиграфическому распространению раннеоленинских аммоноидей рода *Churkites* (семейство *Arctoceratidae* Arthaber, 1911) в новом местонахождении Южного Приморья (бассейн р. Артемовка, Штыковские Пруды), описаны новые виды *Churkites* (*Ch. ungunensis* sp. nov. и *Ch. subungunensis* sp. nov.) на материале из нижнеоленинских зон Хабаровского края (коллекция Т.М. Окуновой) и Южного Приморья. Описан типовой вид рода *Churkites* (*Ch. egregius* Zharnikova et Okuneva, 1990) в ином объеме, чем это предлагалось ранее. Различаются три филогенетические линии в составе родов *Arctoceras* (*A. tuberculatum* (Smith, 1932)) и *Churkites* (шесть видов): (I) *Arctoceras tuberculatum* – *Churkites noblei* – *Ch. egregius*, (II) *Ch. egregius* – *Ch. syaskoi* и (III) *Ch. syaskoi* – *Ch. subungunensis* – *Ch. ungunensis*.

Ключевые слова: биостратиграфия, аммоноидеи семейства *Arctoceratidae*, филогения, нижний подъярус оленекского яруса, российский Дальний Восток

DOI: 10.31857/S0031031X24010031, EDN: FQSBOV

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что некоторые аммоноидеи юрского и мелового периодов имеют большие размеры раковины, достигающие 0.5–1.5 м и более в диаметре. Гигантизм у аммоноидей триаса проявился, видимо, в значительно меньшей степени. К числу редких аммоноидей раннетриасовой эпохи, достигавших относительно крупных размеров, относятся некоторые представители семейства *Arctoceratidae* (Окунева, 1990; Jenks, Brayard, 2018), в частности, *Churkites* Okuneva, 1990.

На раннем этапе исследований *Churkites* Т.М. Окуновой (1990) был использован весьма представительный материал (около 30 хорошо сохранившихся раковин), полученный ею из оленекских отложений Хабаровского края

(рис. 1, а), а также фрагмент единственной раковины *Churkites* из коллекции Н.К. Жарниковой, хранящейся в Центральном научно-исследовательском геологоразведочном (ЦНИГР) музее им. Ф.Н. Чернышева в С.-Петербурге. Этот экземпляр был найден Жарниковой в Шотовском р-не Южного Приморья (бассейн р. Артемовка, оленекский ярус; Окунева, 1990). Остается загадкой, почему, имея представительную коллекцию из Хабаровского края, Окунева (1990) избрала в качестве голотипа типового вида рода *Churkites* (*Ch. egregius* Zharnikova et Okuneva, 1990) фрагментарный материал (ЦНИГР музей, экз. № 1/10379), полученный из другого региона.

Позднее на основе представительного материала из разрезов Смоляниново и СМД Южного Приморья был описан раннеоленинский вид

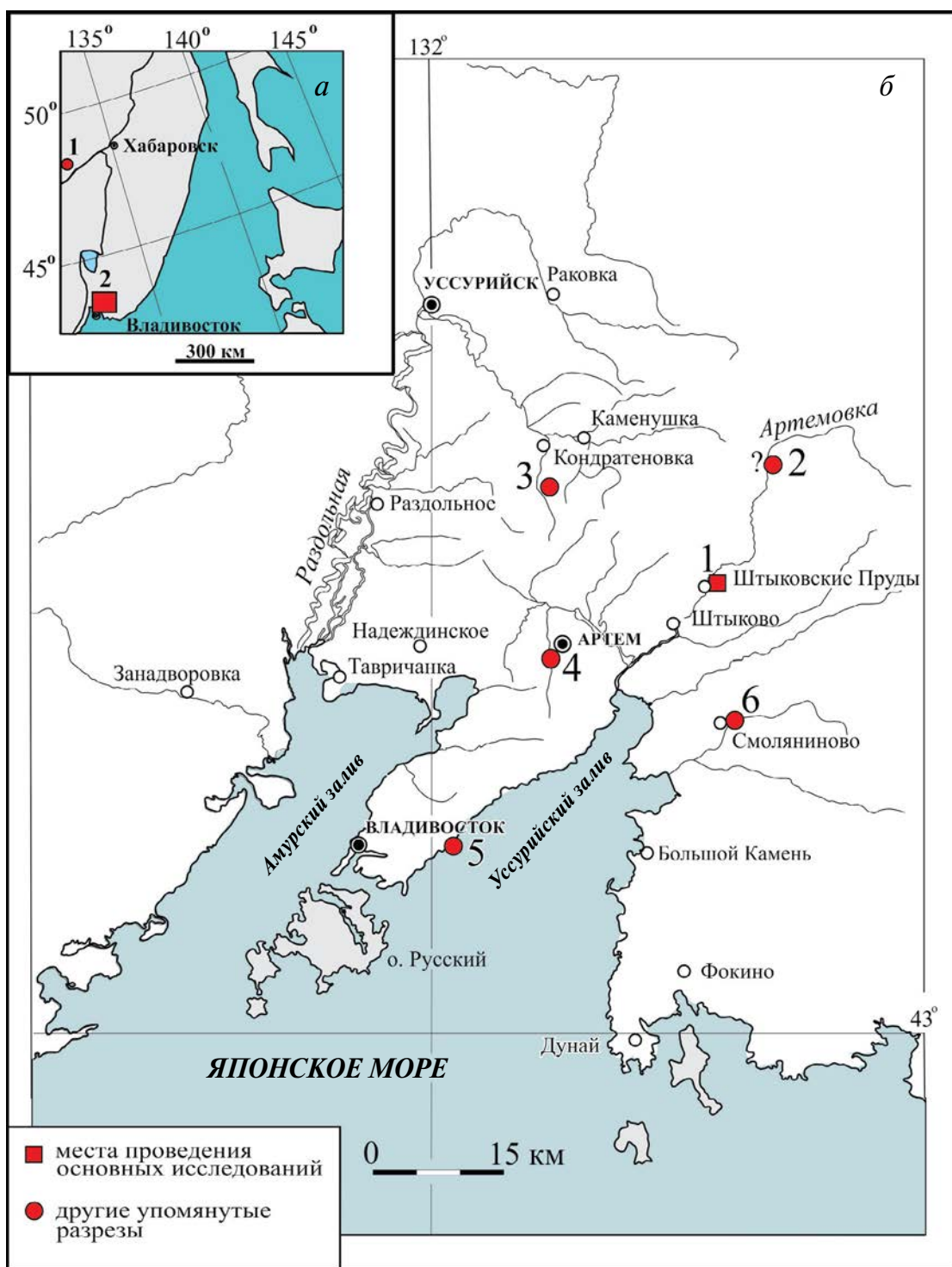


Рис. 1. Расположение мест находок *Churkites* в отложениях нижнего триаса российского Дальнего Востока: *a* – районы находок в Хабаровском крае (1) и Южном Приморье (2); *б* – местонахождения *Churkites* в Южном Приморье (1 – Штыковские Пруды, 2 – бассейн р. Артёмовка (? Артёмовское водохранилище), 3 – Каменушка-2, 4 – Западный СМД, 5 – Три Камня, 6 – Смоляниново).

Ch. syaskoi Zakharov et Shigeta, 2004 (Триас и юра..., 2004). Присутствие аммоноидей рода *Churkites* было установлено также в нижнеоленинских от-

ложениях ряда других разрезов Южного Приморья (Zakharov et al., 2014, 2021; Shigeta, Kumagae, 2015; Захаров и др., 2016; Смышляева и др., 2018).

Уместно отметить, что упомянутый выше Я. Шигета (Shigeta) (Цукуба, Япония) имел возможность ознакомиться с тремя разрезами нижнего триаса Южного Приморья (Смоляниново, СМИД, Три Камня), содержащими *Churkites*, а также с полной документацией по триасу этого региона в соответствии с договором о научном сотрудничестве между Дальневосточным геологическим ин-том (ДВГИ) ДВО РАН (Владивосток) и Национальным музеем природы и науки (Цукуба, Япония), а также посетить с нашим сопровождением ЦНИГР музеев в С.-Петербурге для осмотра коллекций Окунева и Жарниковой. К сожалению, впоследствии японские коллеги не посчитали нужным согласовать с российской стороной ни содержание планируемой ими статьи, основанной на материале совместных сборов, ни возможность ее самостоятельного опубликования (Shigeta, Kumagae, 2015). По мнению японских исследователей (Shigeta, Kumagae, 2015), все представители рода *Churkites* Дальнего Востока (Хабаровский край, Южное Приморье), за исключением недостаточно полно исследованного представителя *Churkites* из разреза Три Камня (Zakharov et al., 2014), относятся к виду *Ch. egregius*.

Вскоре после опубликования монографии (Триас и юра..., 2004), содержащей описание *Ch. syaskoi*, один из авторов данной статьи (ЮДЗ), находясь в командировке в США, был приятно удивлен, увидев *Churkites* в выставленной в Альбукерке коллекции раннетриасовых аммоноидей из Невады (Jenks, 2007). В течение относительно короткого времени за пределами российского Дальнего Востока раннеоленекские (смитские) представители рода *Churkites* стали известны не только в Восточной Палеопацифике (Невада, Айдахо: Jenks, 2007; Jenks et al., 2010; Brayard et al., 2013, 2020, 2021; Jattiot et al., 2017; Jenks, Brayard, 2018), но и в Южной Палеопацифике (Тимор: Jattiot et al., 2020).

Целью настоящей статьи является описание нового местонахождения *Churkites* в Южном Приморье (бассейн р. Артемовка, карьер Штыковские Пруды), описание новых видов *Churkites* на материале из верхнесмитских зон Хабаровского края (Унгун; Окунева, 1990) и Южного Приморья (Западный СМИД), а также реконструкция филогенетических связей видов рода *Churkites*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Представители рода *Churkites* достоверно известны из пяти разрезов нижнего триаса

Южного Приморья: Каменушка-2, Западный СМИД, Три Камня, Смоляниново, Штыковские Пруды (рис. 2). Основным материалом для настоящих исследований послужила коллекция позднесмитских аммоноидей, недавно обнаруженных в разрезах Штыковские Пруды и Западный СМИД. Основной исследованный материал хранится в ДВГИ ДВО РАН (Владивосток) под № 853. Материалы Окунева и Жарниковой, использованные для описания типового вида рода *Churkites* и одного из его новых видов, хранятся в ЦНИГР музее С.-Петербурга соответственно под номерами 12605 и 10379.

Проведенные нами филогенетические реконструкции основаны на данных по онтогенетическому развитию лопастной линии и наружной и внутренней морфологии всех известных видов рода *Churkites*.

РАЗРЕЗ ШТЫКОВСКИЕ ПРУДЫ

Карьер Штыковские Пруды расположен в бассейне р. Артемовка (Шкотовский р-н, Южное Приморье), в 4 км северо-восточнее одноименного парка отдыха (координаты карьера: 43°25'37.9" с.ш., 132°26'30.1" в.д.). Разрез представлен следующими подразделениями нижнетриасовой житковской свиты (рис. 3):

Пачка 1. Алевриты темно-серые с известково-мергельными конкрециями и линзами мергелей (6.0 м).

Двустворки — *Peribostria* sp. и др.; аммоноидеи — *Pseudosageceras* sp., *Prosphingitoides* sp., *Prionites markevichi* Zakharov et Smyshlyaeva, *Shimanskyites shimanskyi* Zakharov et Smyshlyaeva, *Churkites* cf. *syaskoi* Zakharov et Shigeta, *Xenoceltites?* *subvariocostatus* Zakharov et Smyshlyaeva, *Glyptophraceras* cf. *sinuatum* (Waagen) (рис. 4); конodontы — *Neohindeodella triassica* Müller, *N. nevadensis* Müller, *Lonchodina* sp., *Parachirognathus inclinatus* (Staesche), *Prioniodella prioniodellides* (Tatge).

Пачка 2. Аргиллиты темно-серые с известково-мергельными конкрециями (12.0 м).

Двустворки — *Peribostria* sp.; аммоноидеи — *Shimanskyites shimanskyi*, *Churkites* cf. *syaskoi*, *Monneticerias* sp.

Приведенные палеонтологические данные свидетельствуют о том, что представители *Churkites* cf. *syaskoi* в новом разрезе нижнего триаса Южного Приморья (Штыковские Пруды) встречаются в пределах верхнесмитской зоны *Shimanskyites shimanskyi*.

Рис. 2. Распространение Churkites в разрезах нижнего триаса Южного Приморья. Сокращения: Аниз. — анизийский; Верхн. — верхний; динер. — динерский; Gyr. sub. — Gyronites subdarmus; Mesoheden. bosph. — Mesohedenstroemia bosphorensis; Anasib. nev. — Anasibirites nevolini; Shiman. sh. — Shimanskyites shimanskyi; Tirol. sub. — Tirolites subcassianus; Neo. i. — Neocolumbites insignis; Sub. m. — Subfengshanites multiformis; Us. a. — Ussuriphyllites amurensis; L. p. — Leiophyllites pradyumna; U. ab. — Ussuriflemingites abrekensis; Euflem. pryn. — Euflemingites prynadai; B. d. — Bajarunia dagysi; T. u. — Tirolites ussuriense; Pr. p. — Prohungarites sp. — Paranorellina parisi; Лазурн. — лазурнинская; наст. иссл. — настоящие исследования; Штык. Пруды — Штыковские Пруды; * — по: Zakharov, Moussavi Abnavi, 2013; Захаров и др., 2016; Popov et al., 2019; Zakharov et al., 2021.

РЕВИЗИЯ ДАННЫХ ПО ТИПОВОМУ ВИДУ РОДА CHURKITES

В статье Окуновой (1990), содержащей оригинальное описание рода Churkites, отмечается, что его типовым видом является Ch. egregius Zharnikova et Okuneva, описанный в этой же статье. Однако судя по результатам, приведенным в систематической части нашей статьи, есть основания считать, что многочисленные Churkites из Хабаровского края (Окунева, 1990) и единственный фрагмент раковины Churkites (ЦНИГР музей, экз. № 1/10379) из Южного Приморья, предложенный в качестве голотипа Ch. egregius, не принадлежат фактически к единому виду рода Churkites, как это считалось ранее. В связи с этим материал Окуновой из Хабаровского края, включавшийся ранее в состав типового вида рода Churkites (Окунева, 1990), предлагается рассматривать в качестве самостоятельного таксона (Ch. ungunensis sp. nov.). Предлагаемый голотип нового вида (ЦНИГР музей, № 1/12605; Окунева, 1990, рис. 6, а, б, и; табл. XIV, фиг. 1), как и другие экземпляры Churkites коллекции Окуновой, происходит из верхнесмитских отложений карьера Унгун (координаты: 48°07' с.ш., 132°28' в.д.). Приводимое в статье описание типового вида рода Churkites в новом варианте основано на данных по единственному экземпляру (голотипу).

КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ О РАСПРОСТРАНЕНИИ ВИДОВ РОДА CHURKITES

Churkites noblei Jenks, 2007. Древнейшим видом рода Churkites является, по-видимому, Ch. noblei, первые представители которого были установлены в среднесмитской зоне Meekoseras gracilitatis разреза Криттендэн Спрингз Невады (Jenks, 2007; Brayard et al., 2021). В штатах Невада и Айдахо Ch. noblei распространен на этом же стратиграфическом уровне (Jenks, Brayard, 2018).

Churkites warei Jattiot, Bucher et Brayard, 2020. Этот вид недавно был обнаружен в верхней части

среднесмитского интервала (слои с Owenites) Тимора (Jattiot et al., 2020). По мнению авторов этого таксона, он отличается от Ch. noblei, в основном, наличием ребристости на молодых оборотах раковины. Более полное его сравнение с другими видами рода Churkites невозможно в связи с отсутствием данных по его лопастной линии.

Churkites egregius Zharnikova et Okuneva, 1990. Стратиграфическое положение голотипа типового вида рода Churkites в Южном Приморье точно не определено (Окунева, 1990). Можно лишь предполагать, что он происходит из зоны Anasibirites nevolini, установленной на левобережье р. Артемовка (между бывшими пос. Харитоновка и Новохатуничи, ныне затопленном водами Артемовского водохранилища; Захаров, 1978). Новые исследования, проведенные в бассейне р. Артемовка (карьер Штыковские Пруды) оказались, к сожалению, безрезультатными в отношении повторных сборов Ch. egregius. Результаты сравнения Ch. egregius с другими видами рода Churkites приведены в систематической части статьи.

Churkites ungunensis sp. nov. описан на материале из верхнесмитской конодонтовой зоны Scythogondolella milleri Хабаровского края. Результаты его сравнения с другими видами рода Churkites Дальнего Востока приведены в его описании.

Churkites syaskoi Zakharov et Shigeta, 2004 Южного Приморья, как, по-видимому, и все представители рода Churkites Дальнего Востока, в отличие от видов Churkites США и Тимора, имеет распространение в верхней части смитского подъяруса оленекского яруса (известен в интервале зон Anasibirites nevolini и Shimanskyites shimanskyi). От сходного по лопастной линии Ch. ungunensis sp. nov. из Хабаровского края он отличается, в основном, развитием менее грубой радиальной скульптуры и большей эволюционностью раковины.

Churkites subungunensis sp. nov. установлен на материале из верхнесмитской зоны Anasibirites nevolini Южного Приморья. Полная информация, касающаяся его сравнения с другими видами, приведена в систематической части статьи.

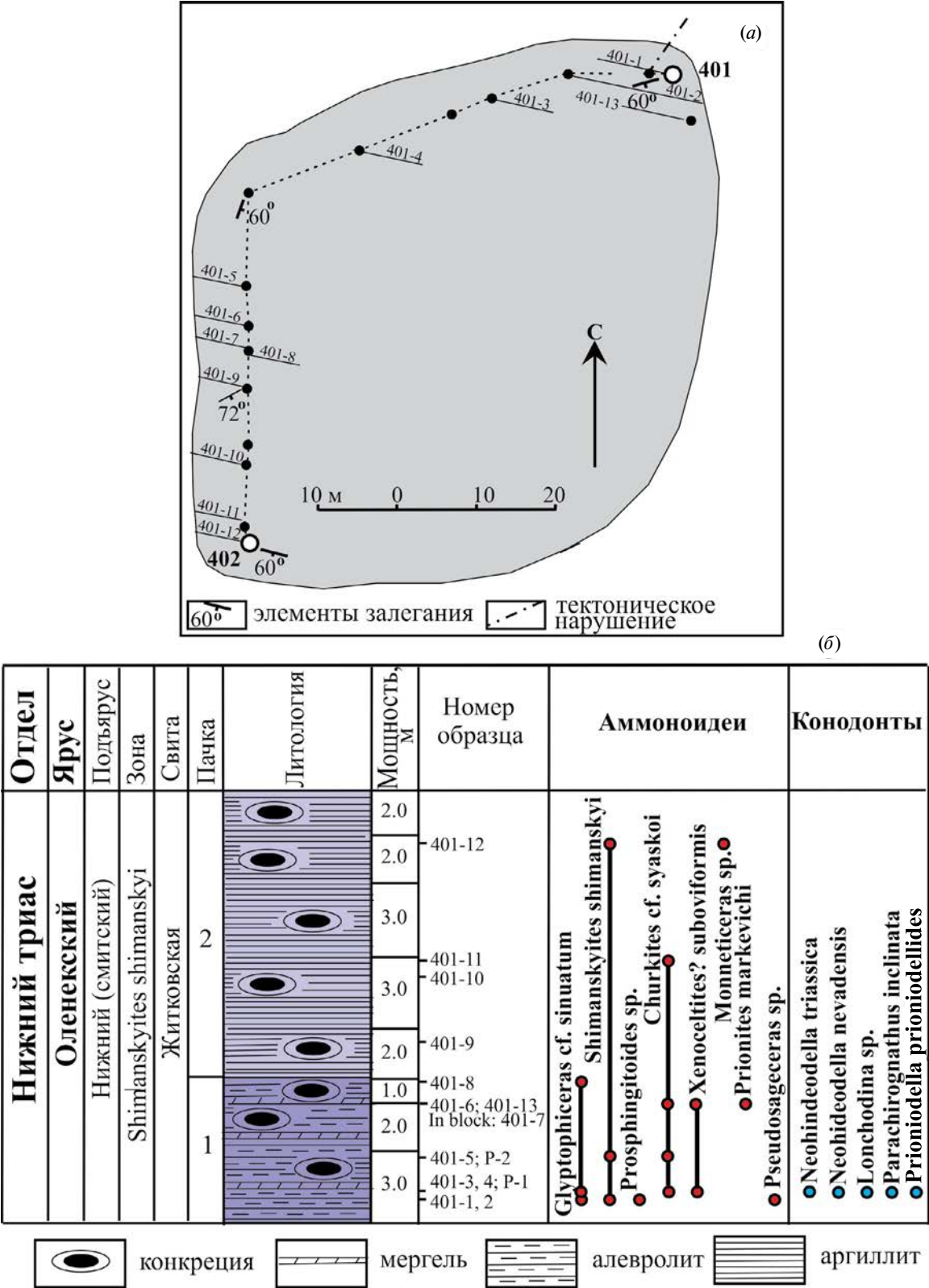


Рис. 3. Разрез Штыковские Пруды: а – план карьера Штыковские Пруды; б – стратиграфическое распространение аммоноидей, в т.ч. *Churkites*, и конодонтов в разрезе.

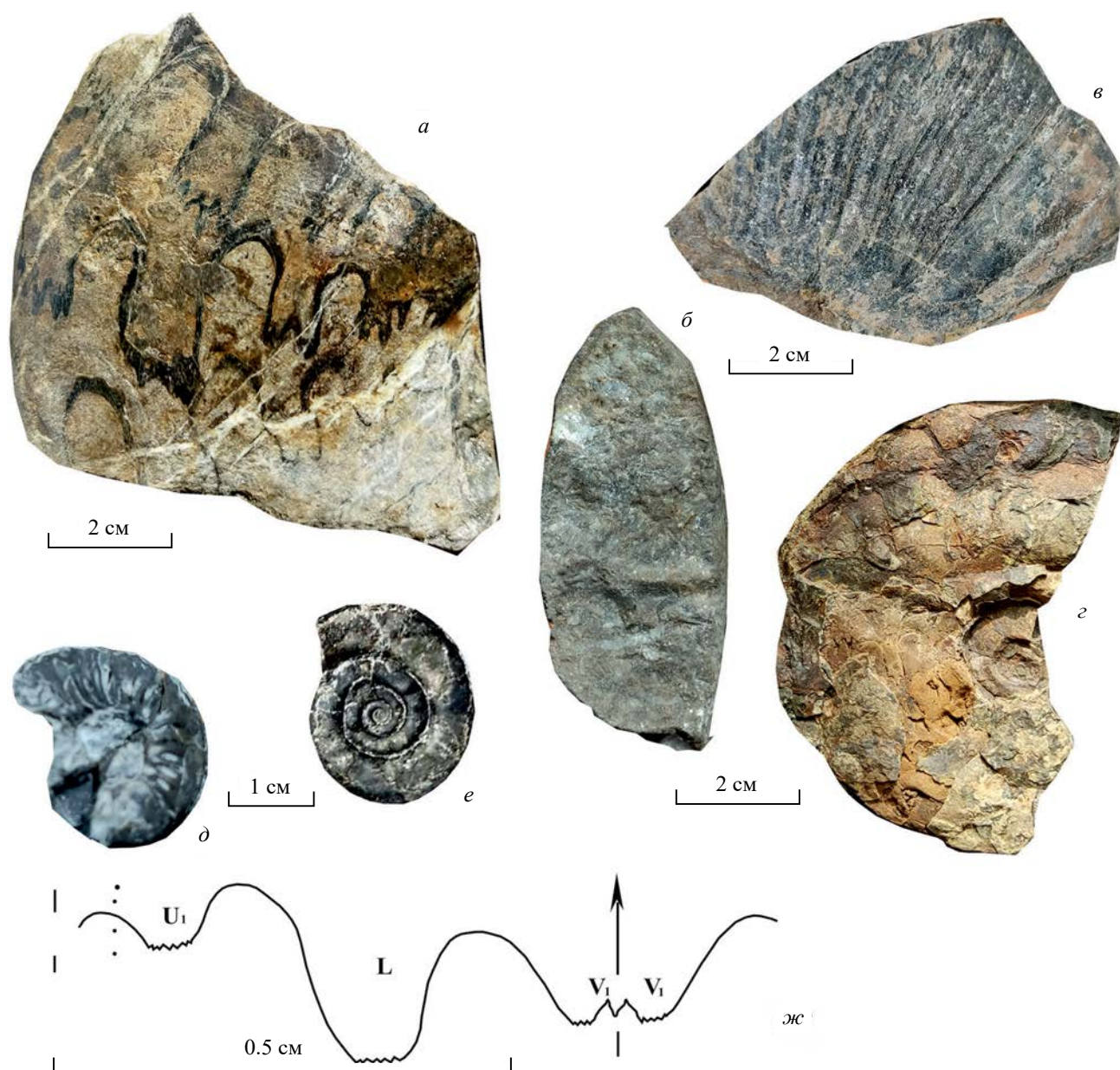


Рис. 4. Некоторые аммоноидеи из верхнесмитской зоны *Shimanskyites shimanskyi* разреза Штыковские Пруды Южного Приморья: а–в – фрагменты раковин *Churkites cf. syaskoi*: а – экз. ДВГИ, № 101/853, сбоку; б – экз. ДВГИ, № 102/853, форма поперечного сечения раковины; в – экз. ДВГИ, № 103/853, скульптура боковой стороны раковины; г – *Prionites markevichi*, экз. ДВГИ, № 104/853, сбоку; д – *Shimanskyites shimanskyi*, экз. ДВГИ, № 105/853, сбоку; е, жс – *Glyptophiceras cf. sinuatum*, экз. ДВГИ, № 108/853: е – сбоку; жс – лопастная линия при В = 4 мм.

***Churkites cf. syaskoi* Zakharov et Shigeta, 2004.**

Другие известные представители рода *Churkites* Южного Приморья (две формы) из-за фрагментарности материала определены в открытой номенклатуре. Стратиграфические данные по одной из них (*Ch. cf. syaskoi*) приведены в разделе, касающемся разреза Штыковские Пруды.

Другая форма *Churkites* из Южного Приморья, также предварительно определенная как *Ch. cf. syaskoi*, происходит из верхней (юго-запад-

ной) части разреза Три Камня, расположенного на западном побережье Уссурийского залива. Здесь в слоях с *Churkites cf. syaskoi* тобизинской свиты, перекрывающих нижнесмитские слои с *Euflemingites prynadai* той же свиты (Триас и юра..., 2004; Zakharov et al., 2014), фрагменты раковин *Churkites* были встречены в ассоциации с представительным комплексом двустворок, аммоноидей и конодонтов. Систематический состав комплекса аммоноидей этой части раз-

пеза [Inyoites sp., Clypeoceras timorense (Wanner), Clypeoceras sp., Owenites koeneni Hyatt et Smith, Juvenites sp., Prionites sp., Glyptophraceras cf. sinuatum (Waagen), Brayardites sp., Parahedenstroemia sp., Pseudoflemingites sp., Aspenites sp. nov., Rohillites sp., Pseudoaspedites sp., Anasibirites sp., Monneticerases? sp., Shamaraites sp., Palaeokazakhstanites ussuriensis (Zakharov), Xenoceltites sp. и др.; Zakharov et al., 2014] свидетельствует о его соответствии верхнесмитской зоне Anasibirites nevolini оленекского яруса.

Слои с *Churkites* cf. *syaskoi* (более 15 м) рассматриваемого разреза представлены песчаниками с линзовидными прослоями известковистых песчаников-ракушечников, обнажающихся на пляже и в районе литорали. Основной палеонтологический материал, приведенный выше, был собран из крупных блоков пород, доставленных из литорали [а не из галек меловых конгломератов из осыпи, как это предполагают Я. Шигета и Т. Кумагаэ (Shigeta, Kumagae, 2015)]. Однако заслуживают внимания их наблюдения (Shigeta, Kumagae, 2015), касающиеся состава галек нижнемеловых конгломератов, обнажающихся на западном побережье Уссурийского залива вблизи устья руч. Меловой (Триас и юра..., 2004), расположенного в 1.0 км северо-восточнее места находок *Ch. cf. syaskoi*. В фрагменте одной из галек этих конгломератов, встреченных на пляже, им удалось обнаружить раковину *Anasibirites*, перетолженную, по-видимому, из слоев с *Churkites* cf. *syaskoi* (содержащих *Anasibirites*). Полученные Шигетой и Кумагаэ результаты по разрезу Три Камня в сочетании с нашими данными по разрезу Смоляниново (Zakharov et al., 2014) приобретают определенное стратиграфическое и тектоническое значение. Дело в том, что в разрезе Смоляниново (Сергеевский террейн; Кемкин, 2006; Триас и юра..., 2004), как и в разрезе Три Камня (Бурья-Цзямусы-Ханкайский супертеррейн; Кемкин, 2006), слои с *Churkites syaskoi* с несогласием и частичным размывом перекрыты нижним мелом (уссурийская свита барремского возраста; Zakharov et al., 2014).

ПРЕДПОЛАГАЕМЫЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ВИДОВ РОДА CHURKITES

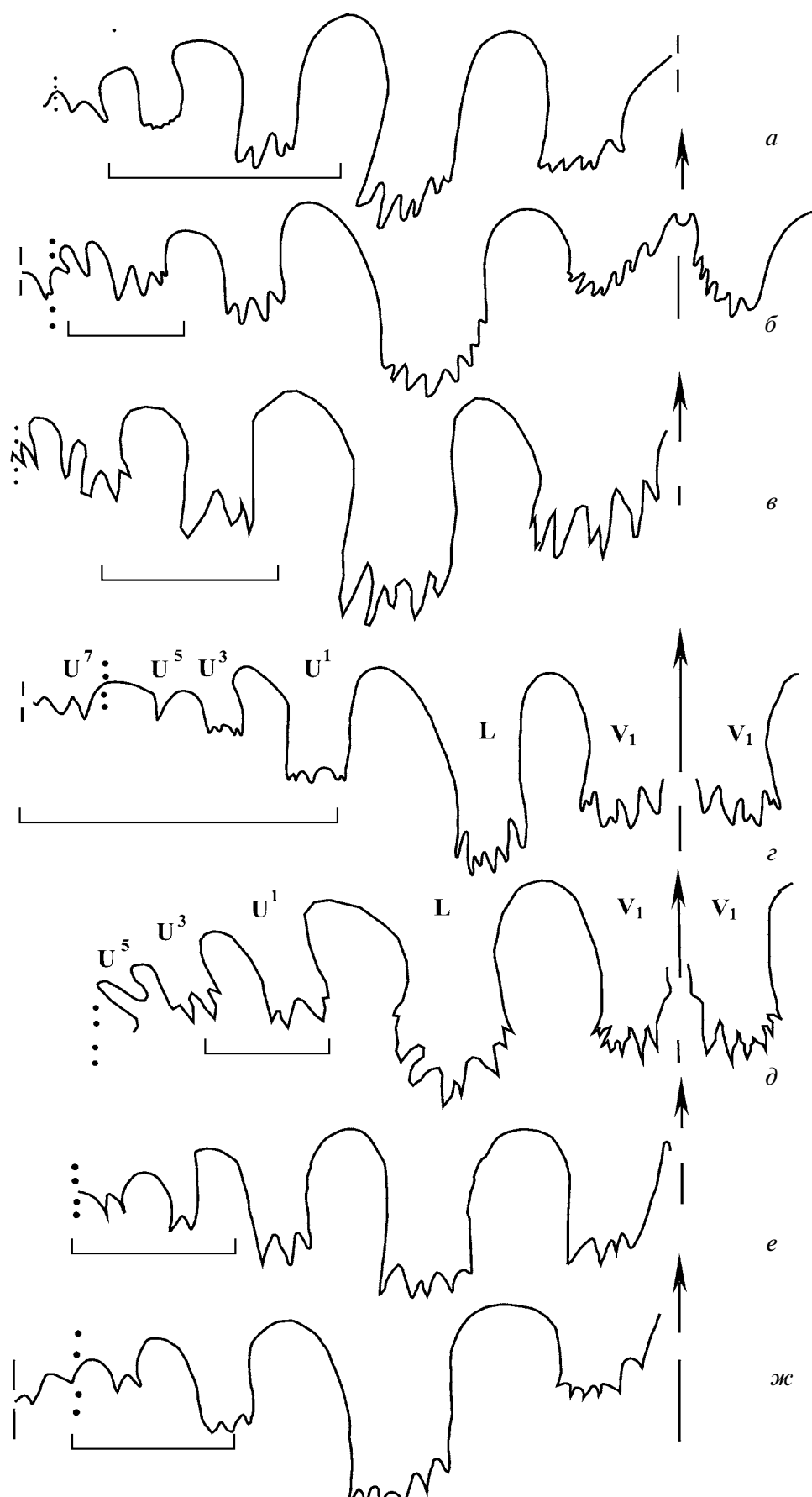
Представители всех известных видов рода *Churkites*, за исключением *Ch. warei*, как и ряда видов рода *Arctoceras*, имеют относительно крупные размеры раковин, достигающих 292 мм в диаметре у *Ch. ungunensis* (Окунева, 1990), 314 мм — у *Ch. syaskoi* (Триас и юра..., 2004), 340 мм — у *Ch. noblei* (Jenks et al., 2013; Jenks, Brayard, 2018).

В данной статье мы придерживаемся представлений Шигеты и Кумагаэ (Shigeta, Kumagae, 2015) о происхождении *Ch. noblei*, предполагаемого раннего представителя рода *Churkites*, от *Arctoceras tuberculatum* (Smith, 1932), новейшие данные по которому приведены в монографии Дж. Дженкса и А. Браярда (Jenks, Brayard, 2018). На основе данных по лопастной линии (рис. 5) и наружной морфологии видов родов *Arctoceras* (*A. tuberculatum*) и *Churkites* (шесть известных видов) мы различаем три филогенетические линии: (I) *Arctoceras tuberculatum* — *Churkites noblei* — *Ch. egregius*; (II) *Churkites egregius* — *Ch. syaskoi*; (III) *Churkites syaskoi* — *Ch. subungunensis* — *Ch. ungunensis* (рис. 6).

В наиболее продвинутой, как мы считаем, филогенетической линии I ее поздние представители (*Ch. noblei* и *Ch. egregius*) унаследовали от своего предполагаемого предка (*Arctoceras tuberculatum*) следующие признаки его наружной морфологии: крупные размеры раковины и относительно крупные размеры первого бокового седла лопастной линии. К числу существенных изменений в ней, осуществлявшихся, по-видимому, путем анаболии (Северцов, 1939), можно отнести формирование срединного киля раковины на взрослой стадии онтогенеза *Ch. noblei* и *Ch. egregius* (на ранних стадиях онтогенеза они имеют округленную форму вентральной стороны раковины, как это имеет место у взрослых представителей рода *Arctoceras*).

В консервативной филогенетической линии II вид *Ch. syaskoi* унаследовал от своего предпо-

Рис. 5. Лопастные линии некоторых раннеоленекских арктоцератид Палеопацифики: *a* — *Churkites ungunensis* sp. nov., голотип ЦНИГР музей, № 1/12605 при *B* = 37 мм, Унгун, верхнесмитская конодонтовая зона *Scythogondolella milleri*; *b* — *Ch. syaskoi* Zakharov et Shigeta, голотип ДВГИ, № 1/830 при *B* = 71 мм, Смоляниново, верхнесмитские слои с *Churkites syaskoi*; *c* — *Ch. cf. syaskoi*, экз. ДВГИ, № 101/853 при *B* = 72 мм, Штыковские Пруды, верхнесмитская зона *Shimanskyites shimanskyi*; *d* — *Ch. subungunensis* sp. nov., голотип ДВГИ, № 110/853 при *B* = 31.5 мм, Западный СМВД, верхнесмитская зона *Anasibirites nevolini*; *e* — *Ch. egregius* Zharnikova et Okuneva, экз. ЦНИГР музей, № 1/10379 при *B* = 76 мм, бассейн р. Артемовка, оленекский ярус; *e* — *Ch. noblei* Jenks, паратип США, № P-55142 при *B* = 64 мм, Криттенден Спрингз, Невада, среднесмитская зона *Meekoceras gracilitatis*; *ж* — *Arctoceras tuberculatum* (Smith), экз. США, № 2261C-1 при *B* = 53 мм, Криттенден Спрингз, Невада, нижняя часть смитского подъяруса оленекского яруса. Длина масштабной линейки 20 мм.



лагаемого предка (*Ch. egregius*) срединный киль раковины и ее большие размеры. В строении лопастной линии наиболее заметные изменения в рассматриваемой филогенетической линии произошли, вероятно, также путем анаболии. На ранних стадиях онтогенеза *Ch. syaskoi* имеет лопастную линию с крупным (относительно высоким) первым боковым седлом, как это имеет место на взрослых стадиях его предковых форм. В ходе онтогенеза *Ch. syaskoi* отмечается уменьшение высоты первого бокового седла (по сравнению с высотой второго).

В наиболее консервативной филогенетической линии III виды *Ch. subungunensis* и *Ch. ungunensis* унаследовали от *Ch. syaskoi* срединный киль раковины, ее крупные размеры, а также уменьшенные размеры первого бокового седла лопастной линии на взрослой стадии онтогенеза (по сравнению с размерами второго). К числу новообразований в этой филогенетической линии можно отнести, прежде всего, постепенное расширение раковины и развитие грубой радиальной скульптуры на средних и поздних стадиях онтогенеза.

ВЫВОДЫ

1. Результаты ревизии систематической принадлежности коллекционного материала, собранного в Хабаровском крае (карьер Унгун) и на левобережье р. Артемовка Южного Приморья (Окунева, 1990), свидетельствуют, по-видимому, о его разнородности [принадлежности многочисленных *Churkites* из Хабаровского края и фрагмента раковины *Churkites* (экз. № 1/10379; ЦНИГР музей) из Южного Приморья, предложенного в качестве голотипа *Ch. egregius*, к разным видам рода *Churkites*]. В связи с этим предлагается рассматривать коллекционный материал Окуневой и Жарниковой (Окунева, 1990) в качестве самостоятельных видов (*Ch. ungunensis* sp. nov. и *Ch. egregius* Zharnikova et Okuneva, 1990).

2. Род *Churkites* на Дальнем Востоке России представлен, по крайней мере, четырьмя видами: (1) *Ch. ungunensis* sp. nov. (Хабаровский край, верхнесмитская конодонтовая зона *Scythogondolella milleri*); (2) *Ch. egregius* (Южное Приморье, оленекский ярус — зона не установлена); (3) *Ch. syaskoi* (Южное Приморье, верхнесмитские зоны *Anasibirites nevolini* и *Shimanskyites shimanskyi*); (4) *Ch. subungunensis* sp. nov. (Южное Приморье, верхнесмитская зона *Anasibirites nevolini*).

3. В составе родов *Arctoceras* и *Churkites* предлагается различать одну относительно продвинутую филогенетическую линию (*Arctoceras tuberculatum* — *Churkites noblei* — *Ch. egregius*) и две консервативные (*Churkites egregius* — *Ch. syaskoi* и *Churkites syaskoi* — *Ch. subungunensis* — *Ch. ungunensis*). Основные изменения в них осуществлялись, вероятно, путем анаболии.

Авторы статьи благодарны рецензентам Т.Б. Леоновой и С.В. Николаевой (ПИН РАН, Москва) за ценные замечания и подробные комментарии, позволившие существенно улучшить рукопись, и предложенные пути решения проблемы, связанной с необходимостью учета требований кодекса Зоологической номенклатуры при ревизии типового вида родовой группы, а также Е.А. Лужной (ПИН РАН, Москва) за замечания редакционного плана. Авторы благодарны также Дж. Ф. Дженксу (Уэст Джордан, штат Юта, США) и А. Брайеру (Лионский ун-т, Франция) за помощь в поисках литературы по *Churkites*, и Л.Г. Кондрашевой (Национальный научный центр морского биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток) за информацию о первой находке позднесмитского моллюска (*Shimanskyites* sp. indet.) в карьере Штыковские Пруды.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД CERATITIDA

ПОДОТРЯД PROPTYCHITINA

НАДСЕМЕЙСТВО PROPTYCHITOIDEA WAAGEN, 1895

СЕМЕЙСТВО ARCTOCERATIDAE ARTHABER, 1911

Род *Churkites* Okuneva, 1990

Типовой вид — *Churkites egregius* Zharnikova et Okuneva, 1990.

Диагноз. Раковина дискоидальная, преимущественно полуэволютная. Вентральная сто-

Рис. 6. Предполагаемые филогенетические связи аммоноидей рода *Churkites*. Сокращения: Геохрон. шкала — геохронологическая шкала; н. ч. — нижняя часть; *M. millar.* — *Meekoceras millardense*; *M. aff. ol.* — *Meekoceras aff. oliveri*; *A. rubyae* — *Arctoceras rubyae*; *M. gracil.* — *Meekoceras gracilitatis*; *O. k.* — *Owenites koeneni*; *A. w.* — *Aspenites weitschati*; *G. l.* — *Galfettites lucasi*; *Pr. t.* — *Preflorianites toulai*; *Cr. j.* — *Crittendenites jattioti*. Обозначения: 1 — *Arctoceras tuberculatum*; 2 — *Churkites noblei*; 3 — *Ch. warei*; 4 — *Ch. egregius*; 5 — *Ch. syaskoi*; 6 — *Ch. cf. syaskoi*; 7 — *Ch. subungunensis* sp. nov.; 8 — *Ch. ungunensis*; * — по Захаров и др., 2016. Длина масштабной линейки 20 см.

рона на ранних стадиях онтогенеза округленная, на взрослой стадии приостренная или крышевидная, часто с низким срединным килем. Умбиликус умеренно широкий, с крутой умбиликальной стенкой. Поверхность раковины гладкая или радиально ребристая, иногда с бугорками на умбиликальном крае. Лопастная линия состоит из 10 лопастей (Триас и юра..., 2004). Вентральная лопасть (V) широкая, разделенная медиальным седлом на две ветви с многочисленными зубцами в основании. Боковая лопасть (L) глубокая с зазубренным основанием. Лопасть U¹, имеющая зазубренное основание, почти вдвое короче лопасти L. Лопасть U³ короткая, с двумя—тремя зубцами в основании. Две—три лопасти, располагающиеся вблизи умбиликального края, на умбиликальной стенке и на дорсальной стороне (вблизи умбиликального шва) остроконечные, слабо индивидуализированные. Внутренняя боковая лопасть (I) глубокая; дорсальная лопасть (D) двураздельная, глубокая [в оригинальном варианте диагноза (Окунева, 1990) полные сведения по лопастной линии дорсальной стенки раковины отсутствуют].

Видовой состав. Кроме типового вида, к роду *Churkites* относятся следующие таксоны: *Ch. noblei* и *Ch. warei* из средней части смитского подъяруса оленекского яруса США и Тимора и *Ch. syaskoi*, *Ch. ungunensis* sp. nov. и *Ch. subungunensis* sp. nov. из верхней части смитского подъяруса Дальнего Востока России.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Arctoceras* Hyatt, 1900 отличается наличием срединного кия на взрослой стадии онтогенетического развития.

Churkites egregius Zharnikova et Okuneva, 1990

Subinyoites egregius: Жарникова (nom. nud., in coll.): ЦНИГР музей, № 1/10379; Окунева, 1990, с. 134.

Churkites egregius: Окунева, 1990, с. 134 (part.); Shigeta, Kumagae, 2015, с. 235 (part.), рис. 7 (non рис. 8—12).

Голотип — ЦНИГР музей, № 1/10379; Южное Приморье, левобережье р. Артемовка; нижний триас, оленекский ярус (сочлененные фрагменты фрагмокона и жилой камеры).

Форма (рис. 7). Раковина крупная, толстодискоидальная, предположительно полуэволютная, с крышевидной вентральной стороной, несущей низкий срединный киль на наружном обороте. Боковые стороны слабовыпуклые. Умбилик предположительно умеренно широкий, с высокой и крутой умбиликальной стенкой.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Ш	В/Д	Ш/Д
Голотип 1/10379	>300	137	110	0.46?	0.37?
Тот же экз.	>130	68	42	0.52?	0.33?

Скульптура. Боковые стороны средних оборотов раковины покрыты радиальными складками. Скульптура уцелевшей части жилой камеры представлена тонкими радиальными ребрами, затухающими на вентральной стороне.

Лопастная линия (рис. 5, д). Вентральная лопасть глубокая, разделенная узким медиальным седлом на две ветви (V₁) с зазубренными основаниями. Первое боковое седло лопастной линии высокое и широкое. Второе боковое седло изогнутое, немного уже и ниже первого. Боковая лопасть (L) широкая и глубокая, зазубренная в основании и в нижней части боковых стенок. Первая умбиликальная лопасть (U¹) вдвое короче лопасти L, зазубренная в основании. Лопасть U³ немного короче лопасти U¹, имеет зазубренное основание. Лопасть U⁵, зафиксированная вблизи умбиликального края, имеет узкое основание.

Сравнение. Типовой вид обнаруживает некоторые общие черты как с тиморским *Ch. noblei* (Jenks, 2007, с. 83, рис. 7—9), имея крупное первое боковое седло лопастной линии, так и с дальневосточным *Ch. syaskoi* (Триас и юра..., 2004, с. 223, табл. I, фиг. 1; Захаров и др., 2016, табл. I, фиг. 5), обладая сходной радиальной скульптурой раковины. Однако от *Ch. noblei* описываемый вид отличается отчетливо выраженной, но тонкой радиальной скульптурой жилой камеры и наличием зазубренности в нижней части боковых стенок лопасти L, а от *Ch. syaskoi* — крупным боковым седлом лопастной линии на взрослой стадии онтогенетического развития, отсутствием зазубренности в нижней части стенок медиального седла и большей шириной раковины.

Материал. Голотип.

Churkites ungunensis Zakharov et Smyshlyayeva, sp. nov.

Otoceras (Metotoceras)? sp. indet.: Окунева, 1976, с. 33, табл. 33, фиг. 16а, б.

Churkites egregius: Окунева, 1990, с. 134 (part.), рис. 8, табл. XIV, фиг. 1—3.

Название вида по пос. Унгун (Еврейская автономная область).

Голотип — ЦНИГР музей, № 1/12605; Хабаровский край, Еврейская АО, карьер в 5.5 км к юго-западу от пос. Унгун; нижний триас, оле-

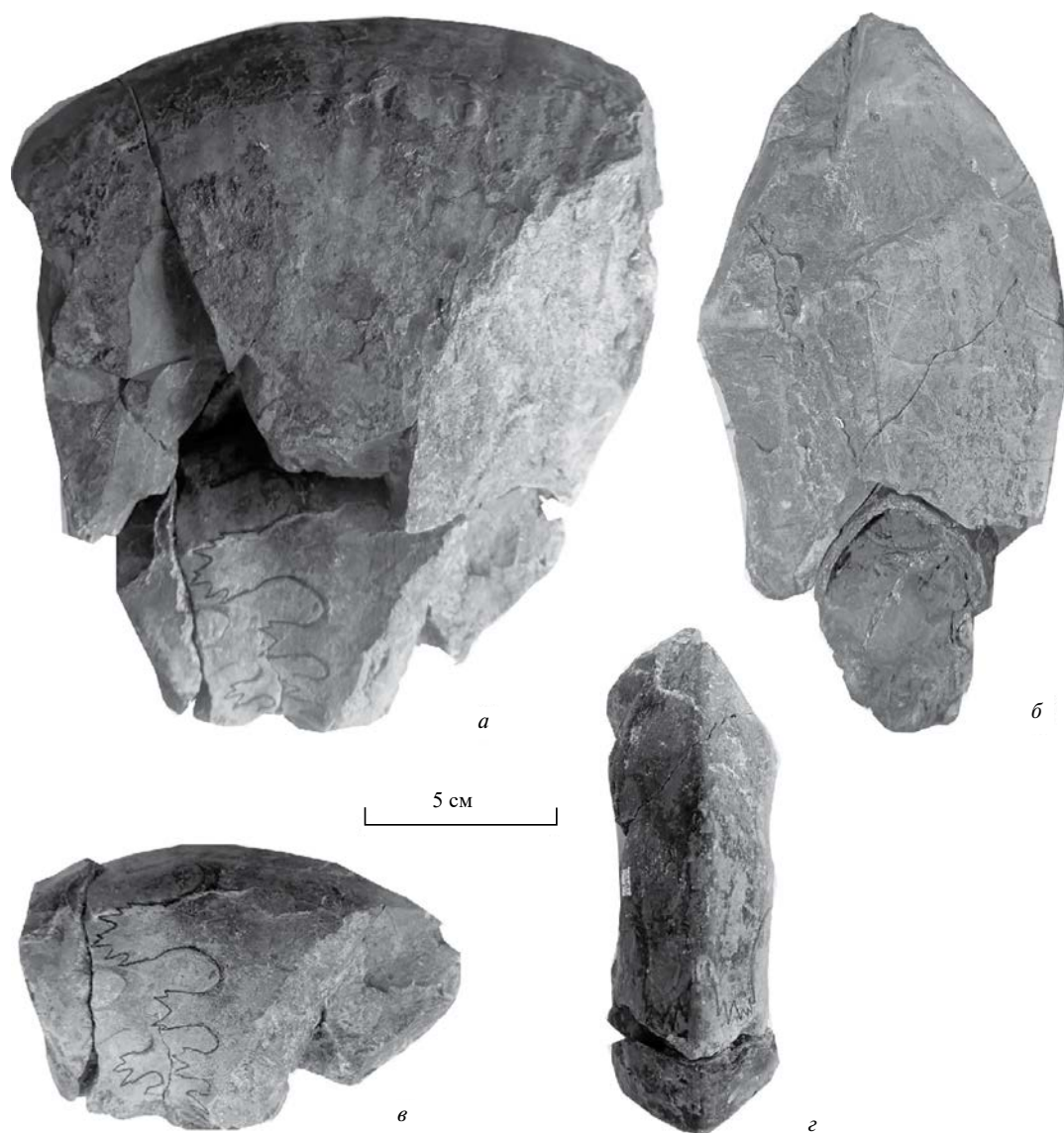


Рис. 7. *Churkites egregius* Zharnikova et Okuneva, голотип ЦНИГР музей, № 1/10379: *a* – сбоку (сочлененные фрагменты жилой камеры и фрагмокона), *б* – поперечное сечение оборотов раковины, *в* – сбоку (фрагмент фрагмокона); *г* – с вентральной стороны (фрагмент фрагмокона); бассейн р. Артемовка; оленекский ярус.

некский ярус, верхнесмитская конодонтовая зона *Scythogondolella milleri*.

Форма (рис. 8). Раковина крупная, толстодискоидальная, полуинволютная на ранних стадиях онтогенеза и полуэволютная на поздних. Вентральная сторона на ранних стадиях онтогенеза (при $B < 37$ мм) округленная, на взрослой стадии приостренная, с появлением срединного киля при $B = 48$ мм. Боковые стороны слабывпуклые. Умбилик умеренно широкий, с круто округленным умбиликальным краем и почти отвесной умбиликальной стенкой. Жилая камера занимает почти целый оборот.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
Голотип 1/12605	292	103	71	106	0.39	0.24	0.36
Тот же экз.	226	94	65	67	0.42	0.29	0.30
3/12605	85	37	21	18	0.44	0.25	0.21

Скульптура. Поверхность наружного оборота раковины покрыта грубыми радиальными ребрами, изгибающимися у вентрального перегиба в сторону устья, ослабевающими у умбиликального края и затухающими на вентральной стороне у вентрального киля. На умбиликальном крае иногда заметны мелкие округлые бугорки.

Лопастная линия (рис. 5, а). Широкая и глубокая вентральная лопасть разделена медиальным седлом на две ветви (V_1), имеющие зазубренность в основании. Первое боковое седло лопастной линии на взрослой стадии онтогенеза (при $B = 37-61$ мм) ниже второго. Боковая лопасть (L) относительно узкая и глубокая, с крупной зазубренностью в основании. Первая умбиликальная лопасть (U^1) короче лопасти L, с крупной зазубренностью в основании. Лопасть U^3 короче лопасти U^1 , с мелкой зазубренностью в основании. Мелкие лопасти, расположенные на боковой стороне у умбиликального края, умбиликальной стенке и дорсальной стороне раковины вблизи умбиликального шва, имеют остроконечные основания.

Сравнение. Новый вид отличается от сходного по лопастной линии *Ch. syaskoi* (Триас и юра..., 2004, с. 223, табл. I) из верхнесмитских зон *Anasibirites nevolini* и *Shimanskyites shimanskyi* Южного Приморья несколько меньшей эволютностью и большей шириной раковины, большей рассеченностью приумбиликальной части лопастной линии и грубой радиальной скульптурой раковины. От типового вида он отличается более выраженной радиальной скульптурой, менее крупным первым боковым седлом (по сравнению со вторым), а также отсутствием зазубренности в нижней части стенок лопасти L.

Материал. Более 30 экз. из типового местонахождения (колл. Окуневой, ЦНИГР музей, 12605).

Churkites subungunensis Zakharov et Smyshlyaeva, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1, 2

Название вида — от названия близкого вида *Ch. ungunensis* и от *sub lat.* — близ, около, немного.

Голотип — ДВГИ, № 110/853; Южное Приморье, Западный СМВД (координаты: $43^{\circ}19'07.29''$ с.ш.; $132^{\circ}10'04.69''$ в.д.); нижний триас, оленекский ярус, верхнесмитская зона *Anasibirites nevolini*.

Форма. Раковина крупная, толстодискоидальная, полуэволютная. На ранних стадиях онтогенеза вентральная сторона округленная, на взрослой стадии крышевидная, с низким срединным килем. Боковые стороны слабывпуклые. Умбилик умеренно широкий, с крутой умбиликальной стенкой.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
111/853	163	53	41	58	0.33	0.25	0.36
Голотип 110/853	105	50	35	24	0.47	0.33	0.23
	92	43	28	23	0.43	0.30	0.25

Скульптура. Поверхность раковины покрыта грубыми радиальными ребрами, изогнутыми в сторону устья у вентрального перегиба и затухающими на вентральной стороне.

Лопастная линия (рис. 5, з). Широкая и глубокая вентральная лопасть разделена весьма низким и узким срединным седлом на две ветви (V_1), имеющие крупные зубцы в основании. Первое боковое седло лопастной линии ниже и уже второго. Боковая лопасть (L) относительно узкая и глубокая, с крупной зазубренностью в основании. Первая умбиликальная лопасть (U^1) вдвое короче лопасти L, с мелкой зазубренностью в основании. Лопасть U^3 вдвое короче лопасти U^1 , с мелкой зазубренностью в основании. Лопасть U^5 , расположенная у умбиликального края, мелкая, остроконечная. На умбиликальной стенке присутствуют две мелкие остроконечные лопасти.

Сравнение. От наиболее сходного по скульптуре *Ch. ungunensis* sp. nov. описываемый вид отличается несколько большей эволютностью и шириной раковины, а также низким медиальным седлом лопастной линии и остроконечностью лопасти U^5 . От *Ch. syaskoi* (Триас и юра..., 2004, с. 223, табл. I, фиг. 1; Захаров и др., 2016, табл. I, фиг. 5) из верхнесмитских зон *Anasibirites nevolini* и *Shimanskyites shimanskyi* и словес с *Churkites syaskoi* Южного Приморья новый вид отличается большей шириной раковины, грубой радиальной орнаментацией и низким медиальным седлом лопастной линии (с отсутствием зазубренности стенок у последнего), а также менее сложной рассеченностью приумбиликальной части лопастной линии.

Результаты онтогенетических исследований, проведенных Окуневой (1990) и другими исследователями (Shigeta, Kumagaе, 2015) на материале из Хабаровского края и Южного Приморья, позволяют использовать дополнительные признаки для сравнения нового таксона с дальневосточными видами. Установлено, что остроконечность вентральной стороны раковины у нового вида появляется на более поздней стадии онтогенеза, чем у *Ch. ungunensis* (при $B = 53$ мм, а не при 48 мм, как это имеет место у *Ch. ungunensis*; Окунева, 1990).

Детальные наблюдения по онтогенетическому изменению скульптуры могут быть использованы и для сравнения нового вида с *Ch. syaskoi*. Радиальная орнаментация у нового вида заметна, по-видимому, на всех стадиях онтогенеза, но появление грубой радиальной ребристости

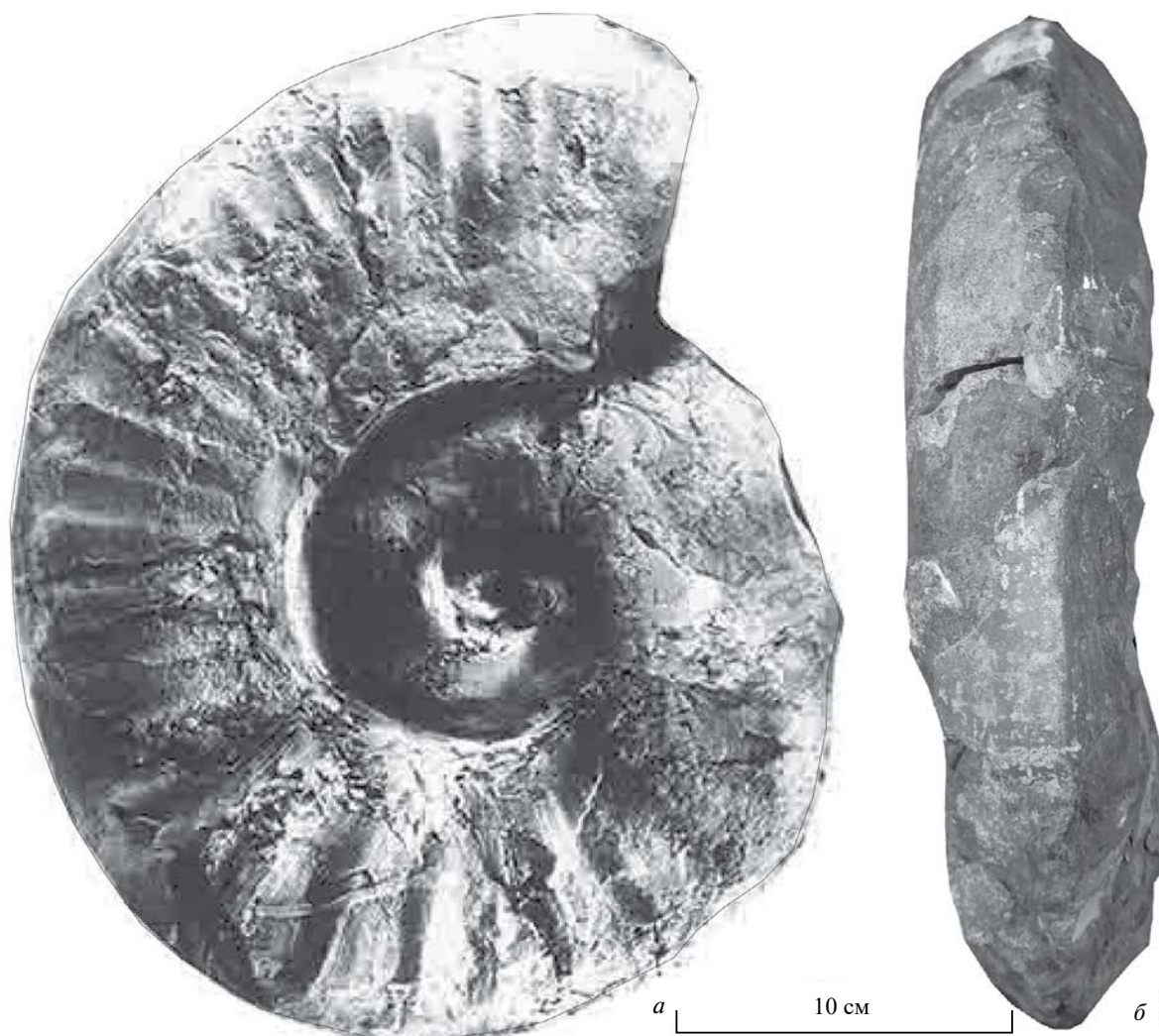


Рис. 8. *Churkites ungunensis* sp. nov., голотип ЦНИГР музей, № 1/12605: *а* – сбоку, *б* – с вентральной стороны; Хабаровский край, хр. Большие Чурки, юго-западные отроги, карьер, расположенный в 5.5 км к юго-западу от пос. Унгун; нижний триас, оленекский ярус, смитский подъярус, верхнесмитская конодонтовая зона *Scythogondolella milleri*, пачка тонкого переслаивания светло-серых песчаников и зеленоватых алевролитов.

отмечается при $D = 70\text{--}100$ мм и $B = 27\text{--}50$ мм; дальнейшее ее развитие фиксируется при $D = 100\text{--}163$ мм (орнаментация жилой камеры наиболее крупного экземпляра неизвестна). Ранние и средние обороты раковины *Ch. syaskoi*, напротив, не имеют признаков грубой радиальной ребристости (при $D < 100$ мм она представлена только тонкими радиальными линиями роста; орнаментация средних оборотов при $D = 100\text{--}200$ мм усложняется только развитием радиальных складок); на наружном обороте раковины *Ch. syaskoi* при $D > 200$ мм фиксируются, однако, редко расположенные радиальные ребра (Триас и юра..., 2004; Shigeta, Kumagae, 2015). По нашим наблюдениям, грубая радиальная ребристость у *Ch. syaskoi* проявляется при $D > 230$ мм.

От *Ch. noblei* (Jenks, 2007, с. 83, рис. 7–9; Jenks, Brayard, 2018, с. 56, рис. 51, 52) из среднесмитских слоев с *Meekoceras gracilitatis* и *Owenites* Невады и Айдахо новый вид отличается большей шириной раковины, грубой радиальной орнаментацией и меньшим размером первого бокового седла лопастной линии на взрослой стадии онтогенеза по сравнению со вторым.

От *Ch. warei* (Jattiot et al., 2020, с. 51, табл. 26, фиг. J–O) из среднесмитских слоев с *Owenites* Тимора, где он встречается в ассоциации с *Nyalamites angustecostatus*, новый вид отличается крупными размерами раковины, ее меньшей эволютностью и грубой радиальной орнаментацией. Полное сравнение с видом из Тимора невозможно из-за отсутствия данных по его лопастной линии.

Материал. Два экз. (голотип и экз. ДВГИ, № 111/853) из типового местонахождения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Захаров Ю.Д. Раннетриасовые аммоноидеи востока СССР. М.: Наука, 1978. 224 с.
- Захаров Ю.Д., Хорачек М., Смышляева О.П. и др. Раннеоленинские аммоноидеи бассейна реки Каменушка в Южном Приморье и условия среды их обитания // Золотой век российской малакологии. Сб. трудов Всеросс. науч. конф., посвященной 100-летию проф. В.Н. Шиманского (26–27 мая 2016 г., Москва; 31 мая – 03 июня 2016 г., Саратов). Саратов: Саратовский гос. тех. ун-т им. Ю.А. Гагарина, 2016. С. 167–177.
- Кемкин И.В. Геодинамическая эволюция Сихотэ-Алиня и Японского моря. М.: Наука, 2006. 258 с.
- Окунева Т.М. Раннетриасовые моллюски из района хр. Большие Чурки (Хабаровский край) // Тр. ВСЕ-ГЕИ. Нов. сер. 1976. Т. 263. С. 28–45.
- Окунева Т.М. Биостратиграфия триасовых отложений южных районов востока СССР (без Приморского края) // Новые данные по биостратиграфии палеозоя и мезозоя юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 125–136.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 536 с.
- Смышляева О.П., Захаров Ю.Д., Попов А.М. и др. Стратиграфические подразделения нижнего триаса Южного Приморья. Статья 3. Первая находка *Euflemingites prynadai* и *Shimanskyites shimanskyi* (Ammonoidea) в разрезе СМВД // Тихоокеан. геол. 2018. Т. 37. № 6. С. 21–38. DOI: 10.30911/0207-4028-37-6-21-38
- Триас и юра Сихотэ-Алиня. Кн. I. Терригенный комплекс / Ред. П.В. Маркевич, Ю.Д. Захаров. Владивосток: Дальнаука, 2004. 421 с.
- Brayard A., Bylund K.G., Jenks J.F. et al. Smithian ammonoid faunas from Utah: Implications for Early Triassic biostratigraphy, correlation and basinal paleogeography // Swiss J. Paleontol. 2013. V. 132. P. 141–219.
- Brayard A., Jenks J.F., Bylund K.G. et al. Latest Smithian (Early Triassic) ammonoid assemblages in Utah (western USA basin) and their implications for regional biostratigraphy, biogeography and placement of the Smithian/Spathian boundary // Geobios. 2021. V. 69. № 2. P. 1–23. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2021.05.003>
- Brayard A., Olivier N., Vennin E. et al. New middle and late Smithian ammonoid faunas from the Utah/Arizona border: New evidence for calibrating Early Triassic transgressive-regressive trends and paleobiogeographical signals in the western USA basin // Global Planet. Change. 2020. V. 192. P. 103–251.
- Jattiot R., Bucher H., Brayard A. et al. Smithian ammonoid faunas from northeastern Nevada: implications for Early Triassic biostratigraphy and correlation within the western USA basin // Palaeontogr. Abt. A. 2017. V. 309. P. 1–89.
- Jattiot R., Bucher H., Brayard A. Smithian (Early Triassic) ammonoid faunas from Timor: taxonomy and biochronology // Palaeontogr. Abt. A. 2020. V. 317. P. 1–137.
- Jenks J.F. Smithian (Early Triassic) ammonoid biostratigraphy at Crittenden Springs, Elko County, Nevada and a new ammonoid from the *Meekoceras gracilitatis* Zone // Bull. New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. 2007. V. 40. P. 81–90.
- Jenks J.F., Brayard A. Smithian (Early Triassic) ammonoids from Crittenden Springs, Elko County, Nevada: taxonomy, biostratigraphy and biogeography // Bull. New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. 2018. V. 78. P. 1–175.
- Jenks J.F., Brayard A., Brühwiler T., Bucher H. Smithian (Early Triassic) ammonoids from Crittenden Springs, Elko County, Nevada: Implications for taxonomy, biostratigraphy and biogeography // Bull. New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. 2010. V. 48. P. 1–41.
- Popov A.M., Zakharov Y.D., Volynets E.B., Ushkova M.A. First data on brachiopod and plant fossils from the uppermost Olenekian (Lower Triassic) of South Primorye, Russian Far East, and their stratigraphical and palaeoclimatological significance // 3rd Intern. Congr. on Stratigraphy (2–5 July 2019, Milano, Italy). Abstract book. Milano: Soc. Geol. Ital. 2019. P. 445.
- Shigeta Y., Kumagai T. Churkites, a trans-Pantalassic Early Triassic ammonoid genus from South Primorye, Russian Far East // Paleontol. Res. 2015. V. 19. P. 219–236.
- Zakharov Y.D., Bondarenko L.G., Popov A.M. Lower Triassic stratigraphic units of southern Primorye. Paper 1: First record of ammonoids of the genus *Churkites* on the coast of the Ussuri Gulf // Russ. J. Pacific Geol. 2014. V. 8. P. 391–403.
- Zakharov Y.D., Bondarenko L.G., Popov A.M., Smyshlyaeva O.P. New findings of latest early Olenekian (Early Triassic) fossils in South Primorye, Russian Far East, and their stratigraphical significance // J. Earth Sci. 2021. V. 32. № 1. P. 1–19.
- <https://doi.org/10.1007/s12523-020-1390-y>
- Zakharov Y.D., Moussari Abnavi N. The ammonoid recovery after the end-Permian mass extinction: Evidence from the Iran-Transcaucasia area, Siberia, Primorye, and Kazakhstan // Acta Palaeontol. Pol. 2013. V. 58. № 1. P. 127–147. <http://dx.doi.org/10.4202/app.2011.0054>

Объяснение к таблице III

Фиг. 1, 2. *Churkites subungunensis* sp. nov.: 1 – голотип ДВГИ, № 110/853: 1a – сбоку, 1б – с вентральной стороны, 1в – поперечное сечение оборота при D = 96 мм, 1г – поперечное сечение оборота при D = 116 мм; 2 – экз. ДВГИ, № 111/853: 2a – сбоку, 2б – участок вентральной стороны при D = 160 мм; Южное Приморье, Западный СМВД; нижний триас, оленекский ярус, смитский подъярус (верхнесмитская зона *Anasibirites nevolini*). Длина масштабной линейки 20 мм.

The Early Triassic Ammonoids of the Genus *Churkites* Okuneva, 1990: New findings in South Primorye and Phylogenetic Reconstructions

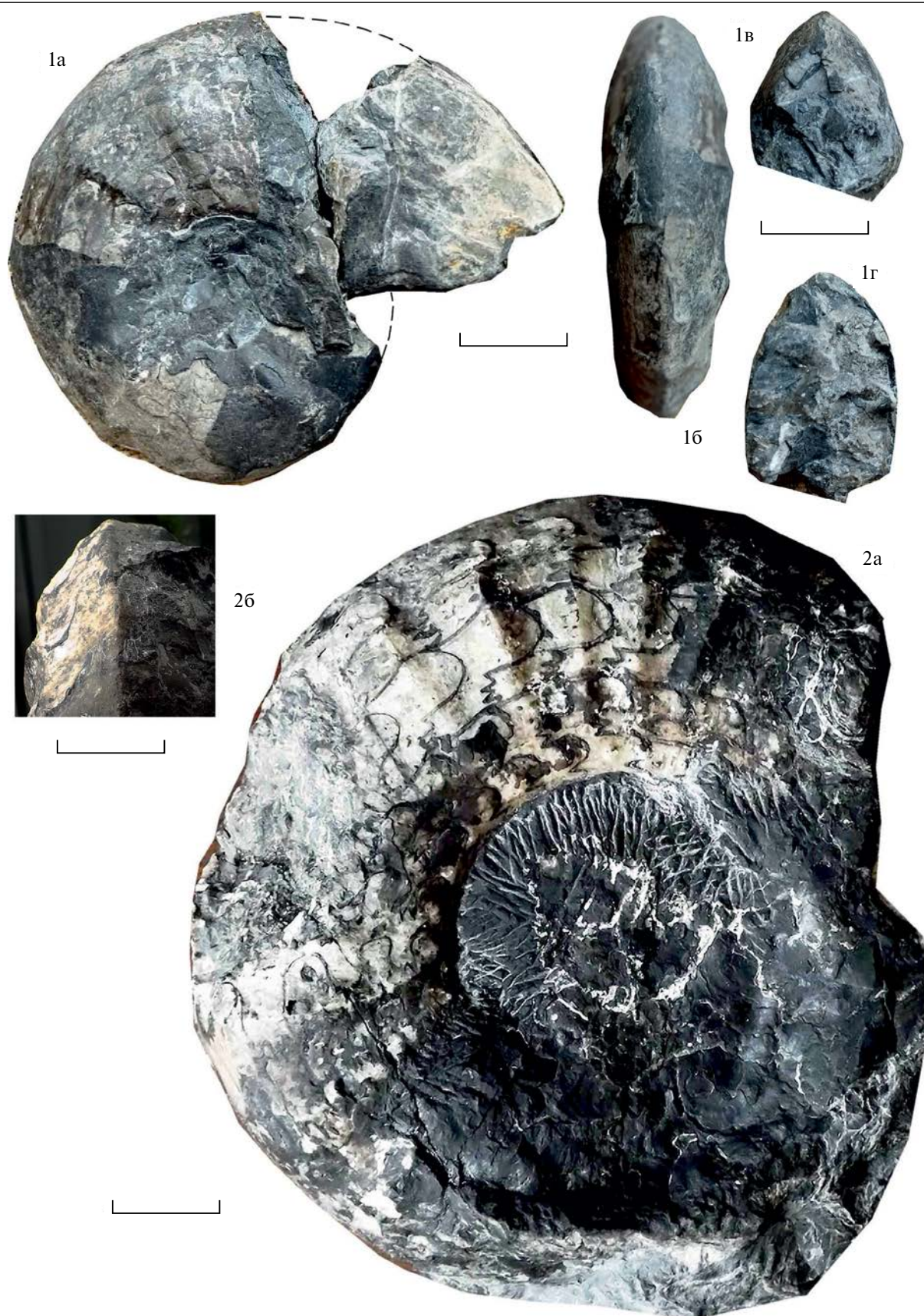
Y. D. Zakharov¹, I. V. Borisov², O. P. Smyshlyaeva¹, L. G. Bondarenko¹, A. M. Popov¹

¹*Far Eastern Geological Institute, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia*

²*Far Eastern State Institute of Arts, Vladivostok, 690017 Russia*

Data on the distribution of early Olenekian ammonoids of the genus *Churkites* (family Arctoceratidae Arthaber, 1911) from a new locality in South Primorye (Artyomovka River basin, Shtykovskiye Prudy) are given. The new species of *Churkites* (*Ch. ungunensis* sp. nov. and *Ch. subungunensis* sp. nov.) are described on the basis of material from the lower Olenekian zones of the Khabarovsk region (T.M. Okuneva's collection) and South Primorye. The type species of the genus *Churkites* (*Ch. egregius* Zharnikova et Okuneva, 1990) is described in a different volume than previously proposed. It is proposed to distinguish three phylogenetic lineages within the genera *Arctoceras* (*A. tuberculatum*) and *Churkites* (six species): (I) *Arctoceras tuberculatum* – *Churkites noblei* – *Ch. egregius*, (II) *Ch. egregius* – *Ch. syaskoi* и (III) *Ch. syaskoi* – *Ch. subungunensis* – *Ch. ungunensis*.

Keywords: Biostratigraphy, ammonoids of the family Arctoceratidae, phylogeny, lower Olenekian, Russian Far East



УДК 564.53:551.762.22(470.631)

НАДСЕМЕЙСТВО PERISPINCTOIDEA (AMMONOIDEA) В БАЙОСЕ – НИЖНЕМ БАТЕ БАССЕЙНА КУБАНИ (СЕВЕРНЫЙ КАВКАЗ)

© 2024 г. В. В. Митта^{a, b, *}

^aПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

^bЧереповецкий государственный университет, Череповец, 162602 Россия

*e-mail: mitta@paleo.ru

Поступила в редакцию 30.08.2023 г.

После доработки 04.09.2023 г.

Принята к публикации 04.09.2023 г.

Обобщены данные по систематическому составу и стратиграфическому распространению аммонитов семейств Perisphinctidae и Parkinsoniidae в байосе и нижнем бате междуречья Кубани и Урупа. Уточнен возраст *Infragarantiana primitiva* (Wetzel) – древнейший вид перисфинктоидей на Северном Кавказе происходит из зоны Humphriesianum нижнего байоса. Приведена новая информация о видах родов *Leptosphinctes*, *Vermisphinctes*, *Planisphinctes* (подсем. *Leptosphinctinae*) и *Caumontisphinctes* (подсем. *Parkinsoniinae*).

Ключевые слова: аммониты, Perisphinctidae, Parkinsoniidae, средняя юра, байос, нижний бат, биостратиграфия, Северный Кавказ

DOI: 10.31857/S0031031X24010049, EDN: FQOOUK

ВВЕДЕНИЕ

В течение последнего десятилетия автором проводится системная работа по изучению аммонитов и биостратиграфии верхов байоса – низов бата бассейна Кубани (верхняя подсвита джангурской свиты: Безносов, 1967), преимущественно в пределах Зеленчукского и Усть-Джегутинского р-нов Карачаево-Черкесской республики (рис. 1). За 16 полевых поездок, начиная с 2014 г., при существенной поддержке друзей и коллег собран большой палеонтологический материал, результаты изучения которого представлены в ряде публикаций, в т.ч. посвященных описанию перисфинктоидей.

Тем не менее, некоторые важные как для биостратиграфии, так и для филогенетических построений таксоны оставались неопубликованными из-за скудости материала и недостаточной сохранности. Кроме того, по некоторым видам за последнее время получены важные дополнительные данные.

В статье обобщена информация по систематическому составу и стратиграфическому распространению Perisphinctidae и Parkinsoniidae байоса – нижнего бата междуречья Кубани и Урупа. Оригиналы к статье хранятся в Палеонто-

логическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), колл. № 5546.

ОБСУЖДЕНИЕ

Надсемейство Perisphinctoidea Steinmann, 1890 представлено в байос–бате бассейна Кубани двумя семействами – Perisphinctidae Steinmann, 1890 и Parkinsoniidae Buckman, 1920, каждое из которых, в свою очередь, представлено одним подсемейством. В сем. Perisphinctidae это подсемейство Leptosphinctinae Arkell, 1950, в составе родов Leptosphinctes Buckman, 1920, Vermisphinctes Buckman, 1920, Planisphinctes Buckman, 1922, Lobosphinctes Buckman, 1923 и Infragarantiana Westermann, 1956.

Первым достоверно установленным представителем Perisphinctidae (и перисфинктоидей вообще) в юре Северного Кавказа является, по-видимому, монотипический род Infragarantiana, с типовым видом *I. primitiva* (Wetzel). Этот карликовый вид (раковины макроконхов достигали максимального диаметра 30 мм) был установлен из байоса Северной Германии и до недавнего времени был известен лишь по голотипу (Wetzel, 1936, 1954).

Несколько лет назад из конкреции, извлеченной из глин джангурской свиты на р. Кяфар

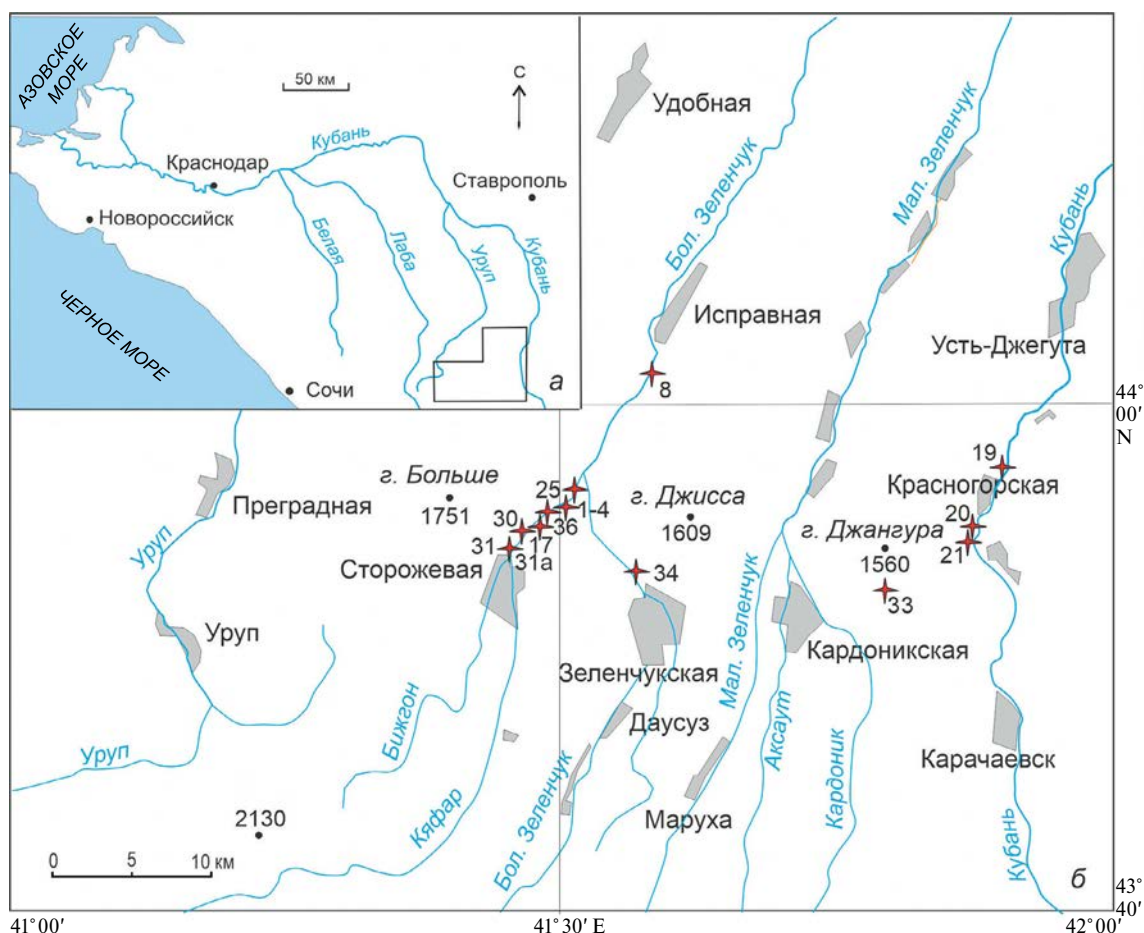


Рис. 1. Расположение местонахождений: *а* — общая схема, рамкой показан контур детальной карты; *б* — карта местонахождений с аммонитами надсем. *Perisphinctoidea*.

непосредственно ниже устья р. Бижгон (местонахождение 31а), были описаны новые находки *I. primitiva*, в т.ч. фрагменты передней части жилой камеры с простым устьем, что определяет их принадлежность к макроконхам (Митта, 2021б). Ассоциация аммонитов, найденных в конкреции, указывала на интервал: верхи нижнего — низы верхнего байоса; впоследствии эта часть разреза была условно отнесена к нижней части зоны *Niortense*, обособленной в бассейне р. Кубань как подзона *Humilis* (Mitta, 2021).

В следующий полевой сезон на том же местонахождении были найдены еще две конкреции, из которых удалось извлечь полтора десятка относительно целых раковин *Infragarantiana primitiva*, 5–20 мм в диаметре (рис. 2). Аммонитов с сохранившимся устьем, с ушками или без, среди этих раковин не оказалось. Тем не менее, можно предполагать наличие в этой выборке диморфной пары: при сходном размере одни экземпляры имеют относительно толстые

обороты и длинную (0.9 оборота) жилую камеру (рис. 2, *в*, *г*), а другие — заметно менее широкие обороты, с укороченной жилой камерой (0.75 оборота) (рис. 2, *е*, *ж*). Скорее всего, первые являются макроконхами, а вторые, соответственно, микроконхами.

Новые находки оказались важными и для более точного определения возраста *I. primitiva*. Для этого интервала разреза характерны преимущественно карбонатные конкреции округлой формы, содержащие в лучшем случае одну раковину, обычно транзитного *Holcophylloceras zignodianum* (d'Orbigny), реже трудноопределимых точнее, но также транзитных представителей *Lytocerinata*.

Конкреции с *Infragarantiana primitiva* заметно отличаются — сидеритовые, неправильной формы, заметно окатанные, с хорошо сохранившимися мелкоразмерными фоссилиями и лишь фрагментами крупных раковин (рис. 3); они явно переотложены из более низких горизонтов.

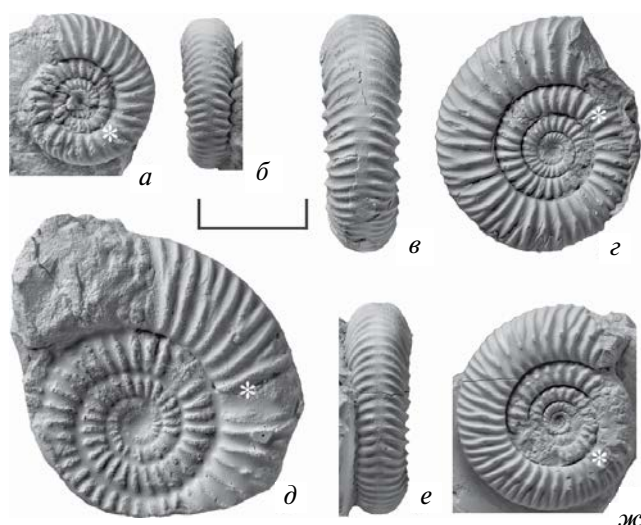


Рис. 2. *Infragarantiana primitiva* (Wetzel): а, б — экз. ПИН, № 5546/378: а — сбоку, б — с вентральной стороны; в, г — экз. ПИН, № 5546/376: в — с вентральной стороны, г — сбоку; д — задняя часть жилой камеры со слепком внутренних оборотов, экз. ПИН, № 5546/377, сбоку; е, ж — экз. ПИН, № 5546/375: е — с вентральной стороны, ж — сбоку; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, лев. берег р. Кыфар ниже устья р. Бижгон, местонахождение № 31а; из переотложенных конкреций нижнего байоса; сб. автора, 2022 г. Масштабная линейка 10 мм; звездочкой (*) отмечено начало жилой камеры.

Находка в одной из этих конкреций приустьевой части раковины *Stephanoceras* sp. (оставшийся не изображенным экз. ПИН, № 5546/392), указывает на зону *Stephanoceras humphriesianum*, т.е., верхи нижнего байоса стандартной шкалы.

Таким образом, можно утверждать, что *Infragarantiana primitiva* (Wetzel) на Северном Кавказе происходит из зоны *Humphriesianum* нижнего байоса. Здесь уместно напомнить, что единственный известный экземпляр этого вида из Западной Европы (голотип), найден в пограничных слоях нижнего и верхнего байоса (“*Teloceras-Schichten*”), в окатанной конкреции — “... der Außenschale der Knolle angewittert” (Wetzel, 1936, с. 540). Не исключено, что голотип *I. primitiva* также происходит из верхов нижнего байоса.

Род *Leptosphinctes* распространен преимущественно в низах верхнего байоса (зона *Niortense*), хотя первое его появление зафиксировано в самых верхах нижнего байоса (Pavia, 1973; Galacz, 2012). Первые северокавказские представители этого рода были отмечены из обнажения на левом берегу Кубани выше ст. Красногорская (Затворницкий, 1914; Кахадзе, Зесашвили, 1955, 1956; Безносков, Митта, 1993, 1998).



Рис. 3. Конкреция с *Infragarantiana primitiva* (Wetzel) и другими аммонитами на месте находки.

Недавняя ревизия лептосфинктин из низов этого разреза (местонахождения 20 и 21) на новом обширном материале показала, что они представлены *Leptosphinctes* (*Leptosphinctes*) *kardonikensis* (Kakhadze et Zessashwili) [M], *L.* (*L.*) *stephanoceratoides* (Kakhadze et Zessashwili) [M], *L.* (*Kubanoceras*) *asinus* (Zatwornitzky) [m] и *L.* (*K.*) *paucicosta* (Kakhadze et Zessashwili) [m] (Митта, 2021a). Интервал распространения этих и ассоциированных аммонитов обособлен как фаунистический горизонт *Orthogarantiana humilis* — нижний в подзоне *Humilis* зоны *Niortense* (Mitta, 2021).

Выше по разрезу *Leptosphinctes* встречены в различных фаунистических горизонтах подзоны *Baculatum* зоны *Niortense* разрезов р. Кяфар (местонахождения 17, 30 и 31). Находки перисфинкtid в этом интервале редки и не лучшей сохранности. Макроконхи (табл. IV, фиг. 1–5) ближе всего к описанному из зоны *Niortense* Ходского перевала (Северная Осетия) *L.* (*Leptosphinctes*) *hodicus* Nikanorova [M] (голотип: Никанорова, 1972, табл. III, фиг. 1). Единственный найденный в средней части подзоны микроконх лептосфинктин представлен раздавленным ядром (табл. IV, фиг. 6) и мог быть определен только как *L.* (*Kubanoceras*) sp.

Первые находки аммонитов рода *Vermisphinctes* приурочены к средней части зоны *Niortense* (подзона *Rostovtsevi*) р. Бол. Зеленчук (местонахождение 34). Эти аммониты еще очень близки к макроконхам некоторых *Leptosphinctes*, отличающихся от них гораздо большими размерами и скульптурой, сохраняющейся до конца жилой камеры даже на ядрах (рис. 4). Сохранность и недостаток материала обуславливают их определение в открытой номенклатуре — *Vermisphinctes* aff. *martiusii* (d'Orbigny) [M].

Плохой сохранности и чаще всего в той или иной степени деформированные молодые раковины *Vermisphinctes* sp. встречаются в верхах подзоны *Baculatum* зоны *Niortense* (табл. V, фиг. 1–3).

Vermisphinctes martiusii (d'Orbigny) [M] был описан недавно (Mitta, 2019) на материале хорошей сохранности из низов зоны *Garantiana* (подзона *Alanica*) разрезов р. Кубань ниже ст. Красногорская и р. Кяфар ниже ст. Сторожевая (местонахождения 19, 36). В дополнение здесь на табл. V, фиг. 4 представлена молодая раковина этого вида с жилой камерой, занимающей полный оборот.

Долгое время оставались неизвестными микроконхи, ассоциированные с *V. martiusii*,

пока на р. Кяфар (местонахождение 36a) в русле временной протоки не был найден аммонит, уже немного окатанный рекой с поверхности (табл. V, фиг. 5). При небольших размерах и короткой (~0.6 оборота) жилой камере у этого экземпляра последние перегородки сближены, что свидетельствует о его полной зрелости. Годом позже в подзоне *Alanica* разреза на р. Кубань ниже ст. Красногорская (местонахождение 19) был найден микроконх с сохранившимся ушком (табл. V, фиг. 6). Оба экземпляра определены как *Planisphinctes* sp.; под этим родовым названием я понимаю микроконхов как *Vermisphinctes*, так и их вероятных прямых потомков *Lobosphinctes*, из-за большого сходства.

Крайне интересной и необычной представляется еще одна находка в подзоне *Alanica* местонахождения 36a, в небольшой конкреции. Это довольно сильно сплюснутый аммонит диаметром около 50 мм (табл. IV, рис. 7). Скульптура представлена в основном обычными для *Planisphinctes* двураздельными ребрами, перемежающимися со вставными и простыми; жилая камера занимает около 0.7 оборота. Однако в приустьевой части скульптура резко сглаживается, а устье простое, с небольшим раструбом — что характерно для макроконхов. Могла ли некая болезнь (залеченных прижизненных повреждений не видно) привести к изменению гендерных признаков?... Ясно одно — судя по отсутствующей части раковины в конце фрагмента, моллюск погиб в результате атаки хищника; эта находка определена как *Leptosphinctinae* gen. et sp. indet.

Хорошей сохранности *Planisphinctes* были описаны недавно из осыпи стратотипического разреза джангурской свиты (южный склон горы Джангура, местонахождение 33¹) — *P. tenuissimus* (Siemiradzki) и *P. pirkli* Mitta. Эти аммониты ассоциированы уже с макроконхами *Lobosphinctes* — *L. loczyi* (Papp) и *L. costulatus* (Buckman). Последние представители рода *Lobosphinctes* — вида *L. dzhissaensis* Mitta, обнаружены в русле р. Бол. Зеленчук близ местонахождения 8 в останцах слоев с *Oraniceras besnosovi* нижнего бата (Митта, Шерстюков, 2023).

Стратиграфическое распространение *Perisphinctidae* верхнего байоса — нижнего бата басс. Кубани показано на рис. 5.

¹ В кровле байоса здесь впервые устанавливаются слои с *Parkinsonia pseudoplanulata* и *Lobosphinctes loczyi*. Этот интервал соответствует слоям 7–13 (по: Безносов, Митта, 1998, с. 5–7), из осыпи которых известны аммониты исключительно верхов байоса.



Рис. 4. *Vermisphinctes* aff. *martiusii* (d'Orbigny) [М], экз. ПИН, № 5546/290, жилая камера с частично сохранившимися внутренними оборотами, сбоку; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, р. Бол. Зеленчук ниже станицы Зеленчукская, местонахождение 34; верхний байос, зона Niortense, подзона Rostovtsevi, фаунистический горизонт graebensteini; сб. автора, 2017 г. Масштабная линейка 10 мм.

Байосский										Ярус	Батский	Подъярус	Зона	Подзона	Фаунистические горизонты и слои с фауной	Аммониты
Верхний										Нижний	Zigzag	Convergens				
Niortense				Garantiana			Parkinsoni			Слой с Parkinsonia pseudoplanulata и Lobosphinctes loczyi	non in situ (осыпь): Lobosphinctes loczyi [M], L. costulatus [M], Planisphinctes pirkli [m], P. tenuissimus [m]					
Humilis	Rostovtsevi		Baculatum	Alanica	Subgaranti	Egori	Subarictis		Densicosta			Bomfordi				
Orthogarantiana humilis	Orthogarantiana rostovtsevi Orthogarantiana gracbensteini Cadomites lissajousi		Baculatoceras baculatum Spiroceras bispinatum Baculatoceras praegarantianum	Djanaliparkinsonia alanica	Garantiana subgaranti	Djanaliparkinsonia egori	Rarecostites subarictis Rarecostites sherstyukovi		Parkinsonia djanelidzei							
— Leptosphinctes (Leptosphinctes) kardonikensis [M] — Leptosphinctes (Leptosphinctes) stephanoceratoides [M] — Leptosphinctes (Kubanoceras) asinus [m] — Leptosphinctes (Kubanoceras) paucicosta [m] — Vermisphinctes aff. martiusii [M] — Leptosphinctes (Leptosphinctes) hodicus [M] — Leptosphinctes (Kubanoceras) sp. [m] — Vermisphinctes sp. [M] — Vermisphinctes martiusii [M] — Leptosphinctinae gen. et sp. indet. — Planisphinctes sp. [m] Lobosphinctes dzhissaensis [M] —																

Рис. 5. Схема стратиграфического распространения представителей сем. Perisphinctidae в верхнем байосе — нижнем бате бассейна Кубани.

Семейство Parkinsoniidae представлено в бассейне Кубани номинальным подсемейством Parkinsoniinae Buckman, 1920: родами *Parkinsonia* Bayle, 1878, *Oraniceras* Flamand, 1911, *Caumontisphinctes* Buckman, 1920 и *Rarecostites* Besnosov et Kutuzova, 1982.

Первое появление паркинсониид (рода *Caumontisphinctes*) отмечено западноевропейскими исследователями в самых верхах нижнего байоса, в подзоне Blagdeni зоны Humphriesianum (Dietl, 1980; Rioult et al., 1997), хотя виды этого рода характерны преимущественно для зоны Niortense. В бассейне Кубани первые *Caumontisphinctes* найдены лишь в самых верхах зоны Niortense, в подзоне Baculatum р. Кяфар (местонахождение 17). В двух небольших конкрециях из фаунистического горизонта bispinatum (одна из которых изображена на рис. 6, е, ж) сохранились ядра и отпечатки небольших аммонитов. Судя по особенностям скульптуры (ребра преимущественно двураздельные, слабоизогнутые вперед; прерываются на середине вентральной стороны, к которой ветви подходят поочередно с каждой стороны) и малым размерам (Д до 35 мм) при

наличии жилых камер, это микроконхи *С.* (*Infraparkinsonia*). По форме раковины и скульптуре эти аммониты наиболее близки к *С.* (*I.*) *phaulus* Buckman (голотип: Buckman, 1920, табл. CLXIX), но сохранность материала позволяет определить эти формы только как *С.* (*I.*) cf. *phaulus*.

Несколько находок *Caumontisphinctes* происходят из интервала непосредственно выше, из фаунистического горизонта baculatum. Здесь найдено единственное, но хорошей сохранности ядро микроконха (Митта, Бакарюкина, 2020, табл. VI, фиг. 8; здесь, рис. 6, в–д). Относительно редко расположенными и рельефными двураздельными ребрами с точкой ветвления в средней части боков этот аммонит ближе всего к *С.* (*Infraparkinsonia*) *gruibingensis* Dietl (голотип: Dietl, 1980, табл. 3, фиг. 6), отличаясь более крупными размерами и еще более рельефными ребрами; он определен как *С.* (*I.*) aff. *gruibingensis*.

Макроконхи паркинсониид из этой части разреза представлены в коллекции немного деформированным фрагментом (рис. 6, а, б) и небольшим фрагментом жилой камеры (оставшийся неизображенным экз. ПИН, № 5546/393);

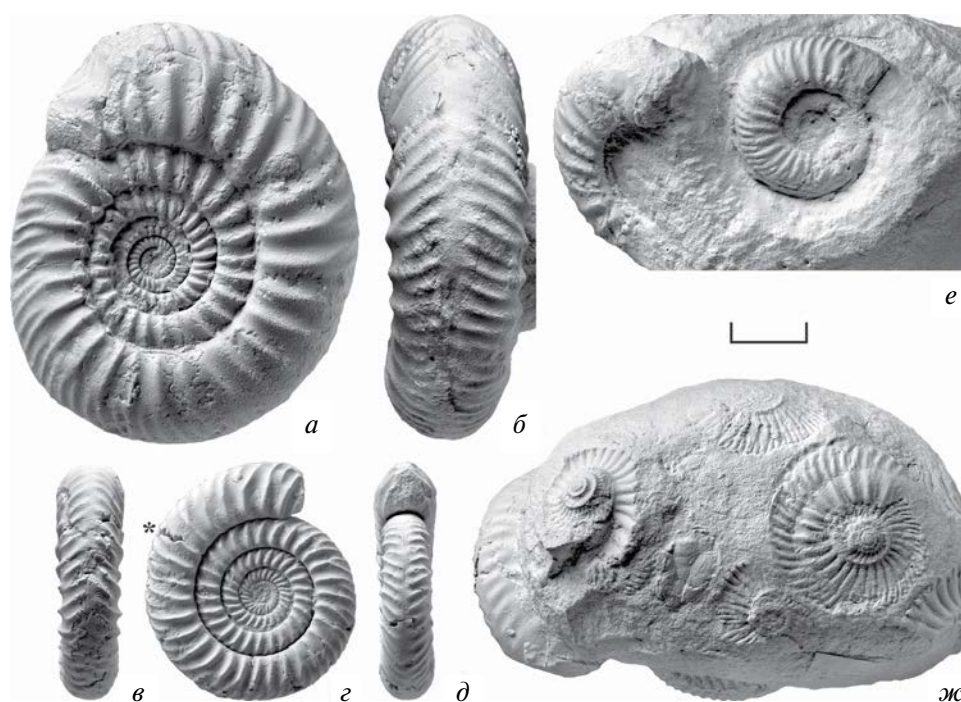


Рис. 6. *Caumontisphinctes*: а, б – *С.* (*Caumontisphinctes*) sp. [М], экз. ПИН, № 5546/337, фрагмон: а – сбоку, б – с вентральной стороны; в–д – *С.* (*Infraparkinsonia*) aff. *gruibingensis* Dietl [m], экз. ПИН, № 5546/190, фрагмон с начальной частью жилой камеры: в – с вентральной стороны, г – сбоку, д – с устья; е, ж – конкреция с раковинами и отпечатками *С.* (*Infraparkinsonia*) aff. *phaulus* Buckman [m], экз. ПИН, № 5546/299; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, р. Кяфар ниже ст. Сторожевая, местонахождение 17; верхний байос, зона Niortense, подзона Baculatum, а–д – фаунистический горизонт bispinatum, е, ж – фаунистический горизонт baculatum; сб. автора. Масштабная линейка 10 мм; звездочкой (*) отмечено начало жилой камеры.

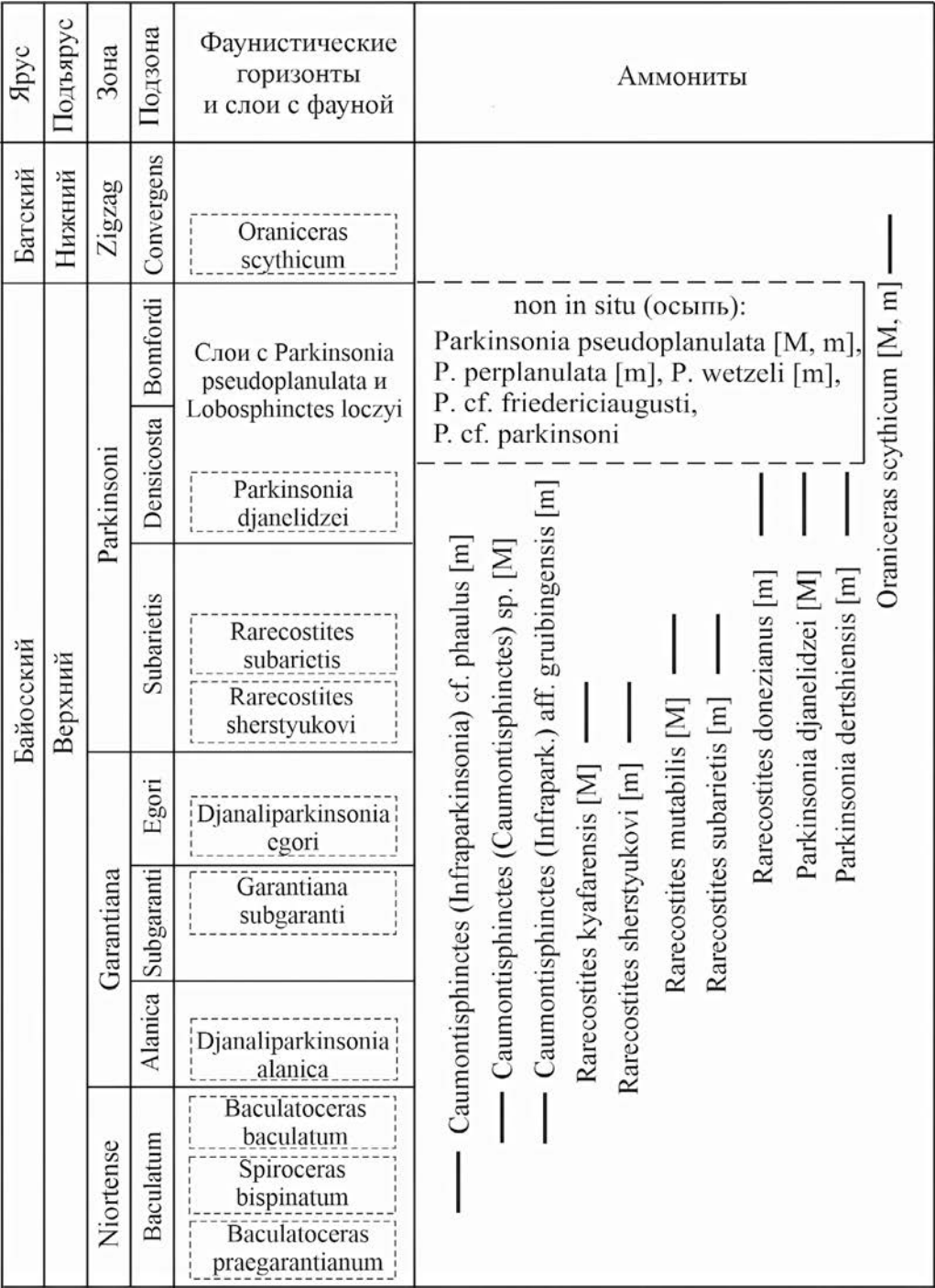


Рис. 7. Схема стратиграфического распространения представителей сем. Parkinsoniidae в верхнем байосе – нижнем бате бассейна Кубани.

эти находки можно определить только как C. (Caumontisphinctes) sp.

Выше, в зоне Garantiana, представители Parkinsoniidae не найдены (впрочем, фоссилии в этой зоне на Северном Кавказе крайне редки). Лакуна в последовательности паркинсониид

сменяется в основании зоны Parkinsoni (подзона Subarietis) р. Кыфар (местонахождения 1–4) прекрасно охарактеризованными видами этого семейства отложениями. Паркинсонииды представлены здесь родом Rarecostites; установлена последовательность сменяющихся вверх по разрезу диморфных пар R. kyafarensis Mitta [M] /

R. sherstyukovi Mitta [m] и *R. mutabilis* (Nicolesco) [M] / *R. subarietis* (Wetzel) [m] (Митта, 2017; Митта и др., 2018).

В верхах этой подзоны аммониты не найдены; крайне редкие *Rarecostites donezianus* (Borissjak) встречены совместно с первыми *Parkinsonia* (диморфной парой *P. djanelidzei* Kakhadze [M] / *P. dertshiensis* Kakhadze [m]) в средней части зоны *Parkinsoni* р. Кяфар (местонахождение 25) (Митта и др., 2017; Митта, 2022).

В осыпи слоев 7–13 разреза южного склона горы Джангура (местонахождение 33) найдены *Parkinsonia pseudoplanulata* Besnosov [M, m], *P. perplanulata* Wetzel [m], *P. wetzeli* Schmidtil et Krumbeck [m], *P. cf. parkinsoni* (Sowerby), *P. cf. friedericiaugusti* Wetzel (Митта, 2023).

Эволюционная линия паркинсониид в бассейне Кубани завершается родом *Oraniceras* — вид *O. scythicum* Mitta [M, m] был описан из подошвы батского яруса р. Бол. Зеленчук выше ст. Исправная (местонахождение 8) (Митта, 2015; Митта и др., 2017).

Стратиграфическое распространение *Parkinsoniidae* верхнего байоса — нижнего бата бассейна Кубани показано на рис. 7.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные данные указывают на крупные лакуны в последовательности перисфинктоидей в верхнем байосе бассейна р. Кубань. Достаточно хорошо представленные в зоне *Niortense* и в самых низах зоны *Garantiana* таксоны *Perisphinctidae* выше по разрезу пропадают и появляются вновь лишь в средней части зоны *Parkinsoni*. Интервал полного отсутствия лептосфинктин занимает почти четыре подзоны, при этом некоторые фаунистические горизонты этого интервала очень хорошо охарактеризованы другими аммонитами, теми же паркинсониидами.

Первые, очень редкие *Parkinsoniidae* появляются, в отличие от западноевропейских разрезов, только в самых верхах зоны *Niortense*, и полностью отсутствуют в перекрывающей зоне *Garantiana*. Но, начиная с подошвы зоны *Parkinsoni*, паркинсонииды внезапно появляются вновь, и в большом количестве, доходя до низов бата.

Столь крупные лакуны в сукцессиях близкородственных, только что обособившихся семейств, вероятно, могут объясняться только жесткой конкуренцией между таксонами, на

ранних стадиях дивергенции имевшими сходные форму раковины и скульптуру. В дальнейшем различия постепенно усиливаются, и с середины фазы *Parkinsoni* среда обитания и кормовая база перисфинктид и паркинсониид могли различаться больше, допуская их совместное существование.

В полевых работах на обнажениях байоса Качаево-Черкесии на протяжении ряда лет принимали участие О. Нагель (О. Nagel, Радеберг, Германия), Ш. Гребенштайн (S. Gräbenstein, Бодельсхаузен, Германия), В. Пиркль (V. Pirkel, Герлинген, Германия), М.П. Шерстюков (Ставрополь), Е.А. Митта, В.В. Костылева, Т.Н. Палечек, И.А. Стародубцева (все — Москва), Л.А. Глинских (Новосибирск) и многие другие отечественные и зарубежные друзья и коллеги. Фотографии выполнены С.В. Багировым (ПИН РАН). Автор глубоко благодарен всем, кто способствовал подготовке этой работы. Выражаю также искреннюю признательность рецензентам — Т.Б. Леоновой и С.В. Николаевой; их замечания и предложения, несомненно, способствовали улучшению рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Безносков Н.В.* Байосские и батские отложения Северного Кавказа. М.: Недра, 1967. 179 с. (Тр. ВНИИГаз. Вып. 28/36).
- Безносков Н.В., Митта В.В.* Позднебайосские и батские аммонитиды Северного Кавказа и Средней Азии. М.: Недра, 1993. 347 с.
- Безносков Н.В., Митта В.В.* Каталог аммонитид и ключевые разрезы верхнего байоса — нижнего бата Северного Кавказа // Бюлл. КФ ВНИГНИ. 1998. № 1. С. 1–70.
- Затворницкий А.Я.* Среднеюрские глины по р. Кубани // Изв. Геол. ком. 1914. Т. 33. Вып. 250. С. 525–558.
- Кахадзе И.Р., Зесашивили В.И.* Новый среднеюрский род *Kubanoceras* gen. nov. // Сообщ. АН Груз. ССР. 1955. Т. 16. № 9. С. 707–709.
- Кахадзе И.Р., Зесашивили В.И.* Байосская фауна долины р. Кубани и некоторых ее притоков // Тр. Геол. ин-та АН Груз. ССР. Сер. геол. 1956. Т. 9 (14). Вып. 2. 55 с.
- Митта В.В.* Род *Oraniceras* (*Parkinsoniidae*, *Ammonoidea*) в нижнем бате юга европейской части России // Палеонтол. журн. 2015. № 6. С. 38–42.
- Митта В.В.* О некоторых *Rarecostites* (*Parkinsoniidae*, *Ammonoidea*) зоны *Parkinsoni* верхнего байоса Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2017. № 5. С. 13–26.
- Митта В.В.* О древнейших *Leptosphinctes* (*Ammonoidea*: *Perisphinctidae*) зоны *Niortense* верхнего бай-

оса (средняя юра) Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2021а. № 1. С. 39–47.

Mutta B.B. О первых находках Infragarantiana (Ammonoidea: Perisphinctidae) в зоне Niortense верхнего байоса (средняя юра) Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2021б. № 6. С. 33–39.

Mutta B.B. О древнейших Parkinsonia (Ammonoidea: Parkinsoniidae) верхнего байоса (средняя юра) Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2022. № 2. С. 51–56.

Mutta B.B. О некоторых Parkinsonia (Ammonoidea: Parkinsoniidae) из верхов байоса междуречья Кубани и Урупа (Северный Кавказ) // Палеонтол. журн. 2023. № 2. С. 54–61.

Mutta B.B., Бакарюкина Ю.А. Новые данные о байос-батских Parkinsoniidae (Ammonoidea, Perisphinctoidea) // Палеонтол. журн. 2020. № 3. С. 32–42.

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

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

Mutta B.B., Шерстюков М.П. О диморфной паре Lobosphinctes / Planisphinctes (Ammonoidea: Perisphinctidae) из пограничного интервала байоса и бата бассейна Кубани (Северный Кавказ) // Палеонтол. журн. 2023. № 3. С. 70–78.

Никанорова Л.А. Стратиграфия и некоторые виды аммонитов среднеюрских отложений Центрального Кавказа // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1972. Т. 47. Вып. 2. С. 58–69.

Buckman S.S. Type Ammonites. Bd III. L.: Wheldon & Wesley, 1919–1921. P. 1–64.

Dietl G. Die Ammoniten-Gattung Caumontisphinctes aus dem südwestdeutschen Subfurcaten-Oolith (Bajocium, Mittl. Jura) // Stuttgar. Beitr. Naturk. Ser. B. 1980. № 51. S. 1–43.

Galász A. Early perisphinctid ammonites from the early/late Bajocian boundary interval (Middle Jurassic) from Lókút, Hungary // Geobios. 2012. Т. 45. P. 285–295.

Mitta V.V. Ammonites and stratigraphy of the Upper Bajocian Garantiana garantiana zone in the interfluvium between the Kuban and Urup rivers (Northern Caucasus) // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 11. P. 1118–1202.

Mitta V.V. Ammonites and stratigraphy of the Upper Bajocian Strenoceras niortense zone in the interfluvium between the Kuban and Urup rivers (Northern Caucasus) // Paleontol. J. 2021. V. 55. № 12. P. 1458–1475.

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

Rioult M., Contini D., Elmi S., Gabilly J. Bajocien // Cariou É., Hantzpergue P. (Coord.). Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen. Bull. Centre Rech. Elf Explor. Prod. 1997. Mém. 17. P. 51–54.

Wetzel W. Über einige stammesgeschichtlich interessante Ammonitenarten des obersten Bajocien // N. Jb. Miner. Geol. Paläontol. 1936. Beil.-Bd 75. Abt. B. S. 527–542.

Wetzel W. Die Bielefelder Garantianen, Geschichte einer Ammonitengattung // Geol. Jb. 1954. Bd 68. S. 547–586.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1–5. *Leptosphinctes* (*Leptosphinctes*) *hodicus* Nikanorova [M]: 1 – экз. ПИН, № 5546/15: 1а – с вентральной стороны, 1б – сбоку; 2 – экз. ПИН, № 5546/158: 2а – сбоку, 2б – с устья; 3 – экз. ПИН, № 5546/367: 3а – сбоку, 3б – с вентральной стороны; 4 – экз. ПИН, № 5546/368, сбоку; 5 – экз. ПИН, № 5546/247: 5а – сбоку, 5б – с устья; р. Кяфар, 1–4 – местонахождение 17; 5 – местонахождение 31; верхний байос, зона Niortense, подзона Vaculatum.

Фиг. 6. *Leptosphinctes* (*Kubanoceras*) sp. [m], экз. ПИН, № 5546/369, сбоку; р. Кяфар, местонахождение 17; верхний байос; зона Niortense, подзона Vaculatum.

Фиг. 7. *Leptosphinctinae* gen. et sp. indet., экз. ПИН, № 5546/370, сбоку; р. Кяфар, местонахождение 36а; верхний байос, зона Garantiana, подзона Alanica.

1 – сб. М.П. Шерстюкова, 2–7 – сб. В.В. Митта; длина масштабной линейки 10 мм; звездочкой (*) отмечено начало жилой камеры.

Объяснение к таблице V

Фиг. 1–3. *Vermisphinctes* sp. [M]: 1 – экз. ПИН, № 5546/159: 1а – сбоку, 1б – с вентральной стороны; 2 – экз. ПИН, № 5546/245, сбоку; 3 – экз. ПИН, № 5546/14: 3а – сбоку, 3б – с вентральной стороны; р. Кяфар, местонахождение 17; верхний байос, зона Niortense, подзона Vaculatum.

Фиг. 4. *Vermisphinctes* *martiusii* (d'Orbigny) [M], экз. ПИН, № 5546/371: 4а – сбоку, 4б – с вентральной стороны; р. Кяфар, местонахождение 36; верхний байос, зона Garantiana, подзона Alanica.

Фиг. 5, 6. *Planisphinctes* sp. [m]: 5 – экз. ПИН, № 5546/372, сбоку; р. Кяфар, местонахождение 36; 6 – экз. ПИН, № 5546/373, сбоку; р. Кубань, местонахождение 19; верхний байос, зона Garantiana, подзона Alanica. 1, 2, 4–6 – сб. В.В. Митта, 3 – сб. М.П. Шерстюкова; длина масштабной линейки 10 мм; звездочкой (*) отмечено начало жилой камеры.

Superfamily Perisphinctoidea (Ammonoidea) in the Bajocian – Lower Bathonian of the Kuban River Basin (Northern Caucasus, Russia)

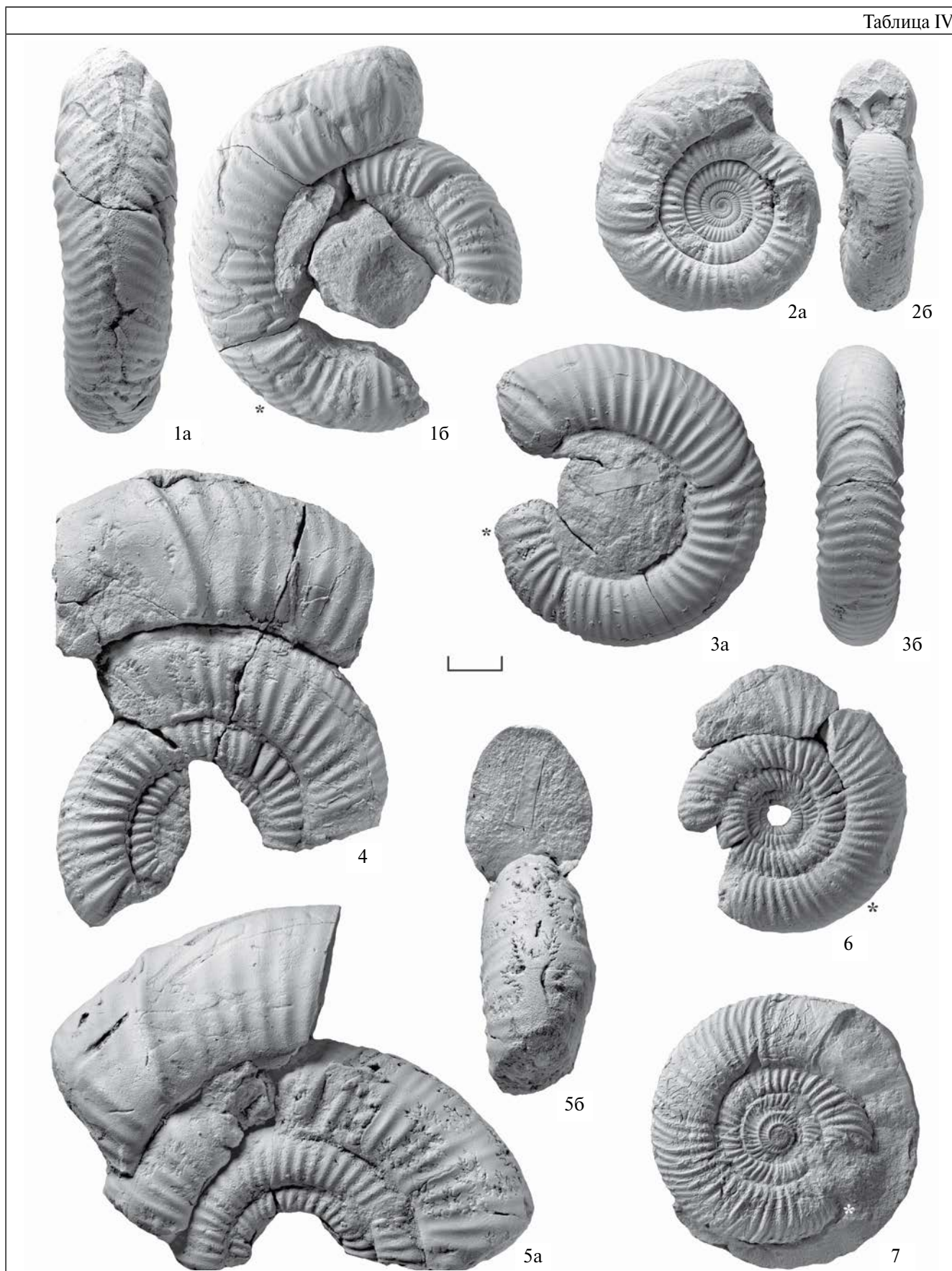
V. V. Mitta^{1,2}

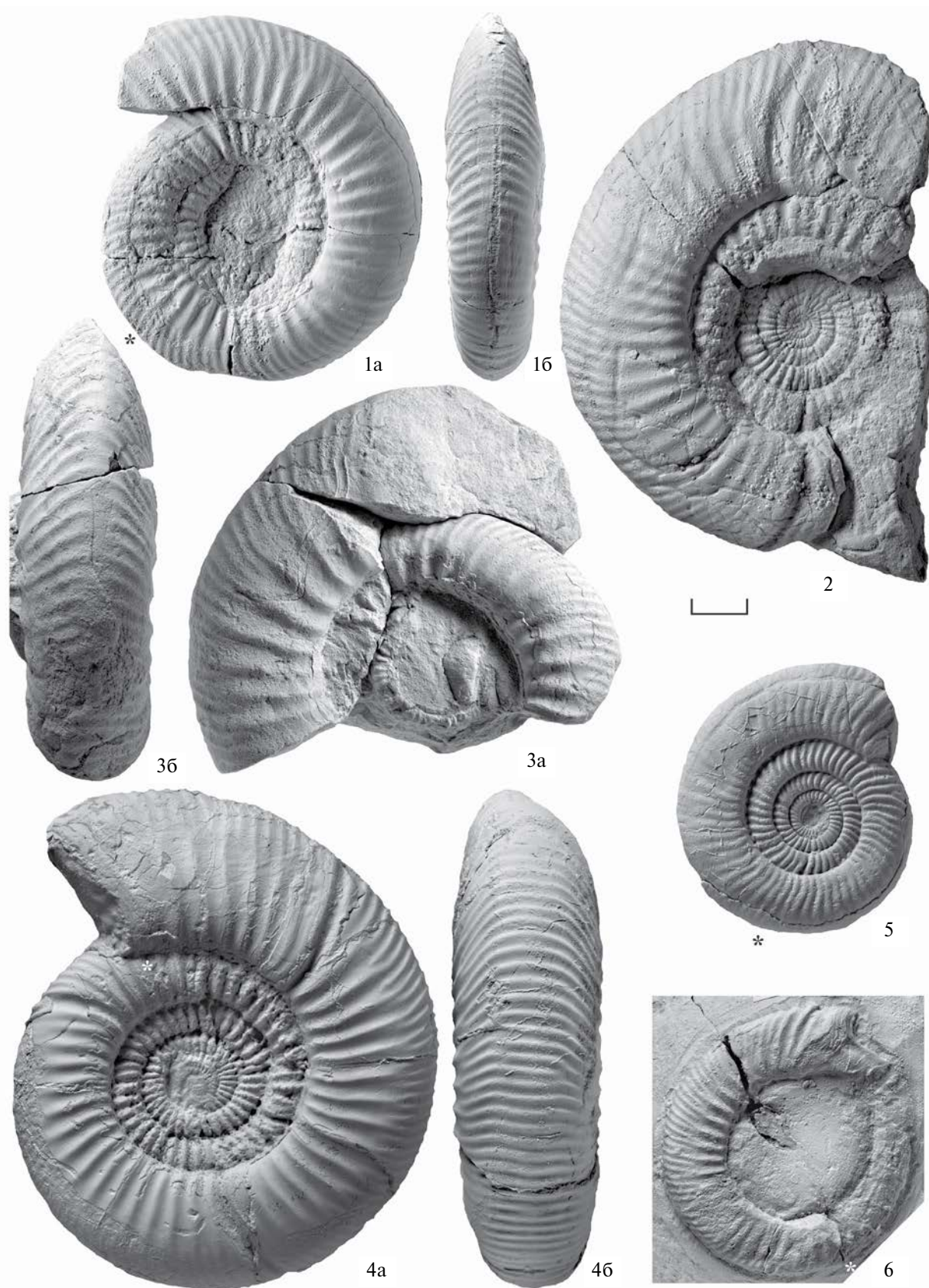
¹*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

²*Cherepovets State University, Cherepovets, 162602 Russia*

The data on the taxonomic composition and stratigraphic distribution of ammonites of the families Perisphinctidae and Parkinsoniidae from the Bajocian and Lower Bathonian of the Kuban-Urup interfluvium are summarized. The age of *Infragarantiana primitiva* (Wetzel), the oldest species of Perisphinctoidea in the Northern Caucasus originating from the Lower Bajocian Humphriesianum Zone, is clarified. New information on species of the genera *Leptosphinctes*, *Vermisphinctes*, *Planisphinctes* (subfamily Leptosphinctinae) and *Caumontisphinctes* (subfamily Parkinsoniinae) is provided.

Keywords: Ammonites, Perisphinctidae, Parkinsoniidae, Middle Jurassic, Bajocian, Lower Bathonian, biostratigraphy, Northern Caucasus





УДК 564.81

ЗАХОРОНЕНИЕ ЮНЫХ СТОРОК ОРГАНОФОСФАТНЫХ БРАХИОПОД В АРГИЛЛИТАХ ШУМНИНСКОЙ СВИТЫ НИЖНЕГО КЕМБРИЯ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ СИБИРСКОЙ ПЛАТФОРМЫ (ПО МАТЕРИАЛАМ КЕРНА ИЗ СКВАЖИНЫ ХС-1)

© 2024 г. Г. Т. Ушатинская*

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

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

Поступила в редакцию 26.12.2022 г.

После доработки 10.07.2023 г.

Принята к публикации 10.07.2023 г.

Образцы керна из скважины ХС-1, пробуренной на северо-западе Сибирской платформы, происходят из шумнинской свиты с глубины 1012–1013 м, (ботомский и тойонский ярусы нижнего кембрия). Образцы представлены черными тонкослоистыми битуминозными аргиллитами. На плоскостях напластования встречены отпечатки и ядра створок фосфатных брахиопод – лингулид и акротретид. На одном из образцов обнаружено скопление очень мелких остатков (60–220 мкм), вероятно, принадлежавших эмбриональным или брефическим створкам этих брахиопод. Химический анализ показал, что их покровы, органические при жизни, вероятно, после смерти были замещены пиритом. В то же время, сохранившиеся фрагменты раковин взрослых брахиопод из этих же образцов сложены фосфатом кальция.

Ключевые слова: нижний кембрий, лингулиды, ювенильные створки, замещение пиритом

DOI: 10.31857/S0031031X24010056, EDN: FQNRGM

Брахиоподы, принадлежащие подтипу *Linguliformea*, известны в геологической летописи с самого основания кембрия. При жизни они обладали органофосфатной раковиной. После смерти в ходе фоссилизации органическая составляющая разрушалась или была преобразована (минерализована), и ископаемые раковины и створки лингулиформей, с которыми мы имеем дело, обычно сложены фосфатом кальция – апатитом. Потомки лингулиформей дожили до наших дней и во многом сохранили ряд черт морфологии и развития, свойственных предковым формам. У современной *Lingula* эмбриональное и личиночное развитие после оплодотворения проходит внутри яйца, из которого вылупляются уже по существу маленькие брахиоподки с двумя органическими створками и зачаточным лофофором, они начинают плавать и расти. Это ювенильная (или брефическая) планктотрофная стадия продолжается от нескольких дней до месяца, и только после оседания на дно у животного начинает откладываться минеральный скелет (Lüter, 2007). Отдельные ювенильные раковины с органическими покровами, как правило, в

ископаемом состоянии не сохраняются. Присланный недавно материал из Новосибирска с керном скважины ХС-1, пробуренной на северо-западе Сибирской платформы, с глубины 1012–1013 м, позволил сделать удивительные наблюдения. В данной скважине на указанных глубинах распространены отложения шумнинской свиты (ботомский и тойонский ярусы нижнего кембрия), которые в этом регионе представлены серыми, желтыми, темно-серыми доломитами с тонкими линзовидными прослоями черных и темно-серых очень плотных битуминозных аргиллитов, на сколах сланцеватых. Шумнинская свита широко распространена на северо-западе Сибирской платформы. Наиболее полные ее разрезы известны по р. Сухариха и ее притоку р. Шумная. Мощность свиты там достигает 240 м. В скважине ХС-1 ее мощность около 25 м. По данным В.А. Даденко и др. (1968), Л.Н. Репиной (1972), В.А. Лучининой и др. (1997), породы шумнинской свиты содержат остатки карбонатных водорослей, археоциат, трилобитов, брахиопод, SSF. Накопление свиты происходило в сублитеральной части обширного по-

логого бассейна. Условия были благоприятные для развития разнообразной донной фауны. Небольшие линзовидные прослои черных битуминозных аргиллитов могли образоваться во время штормов в ходе перемещения тонких мутьевых потоков, которые время от времени заносили поселения придонных организмов, в т.ч. и брахиопод. Последние оказывались в низкоокислородной среде и быстро погибали, их раковины частично разрушались, частично фоссилизовались. Среди аргиллитов на плоскостях напластования встречаются отпечатки внутренней и внешней поверхностей створок, а иногда сохранившиеся фрагменты створок от лингулид и акротретид, среди которых определены *Eoobolus* sp., *Homotreta salancaniensis* (Pelman), *Botsphordia caelata* (Hall). Эти находки не противоречат ранее определенному возрасту отложений как верхняя половина нижнего кембрия. На поверхности напластования одного из полученных образцов площадью примерно 2×3 см встречены плохо сохранившийся отпечаток створки, вероятно, от *Eoobolus*?, и недалеко от него на расстоянии 2–10 мм разбросано около двух десятков очень мелких отпечатков или слепков с размерами $220\text{--}200 \times 20\text{--}60$ мкм (табл. VI, фиг. 1а, б). Просмотр их с помощью СЭМ показал, что это, вероятно, створки эмбриональных или брефических стадий брахиопод, которые были захоронены, возможно, вскоре после выхода их из яиц. Некоторые из образцов достаточно определенно могут быть отнесены к брюшным створкам лингулид [табл. VI, фиг. 3, 4 (правая), 7] по строению заднего края и, может быть, принадлежат спинным створкам лингулид или акротретид (табл. VI, фиг. 5а, 5б, 6, 8, 9). Иногда представляется, что сохраняется уже начавшая оформляться у заднего края минеральная створка (табл. VI, фиг. 5). У современных лингул размер яиц около 70–100 мкм. По данным Г. Фримана и Дж. Линделиуса (Freeman, Lindelius, 1999), размеры брефической раковины у нижнекембрийского вида *Eoobolus* aff. *elatus* — 100×150 мкм. Т.е., эти размеры соответствуют тем, что наблюдаются и на нашем материале.

Сделанные анализы химического состава на поверхности этих мелких экземпляров с помощью Zeiss EVO 50 (Микроанализатор Inca Oxford 350) показали, что они замещены пиритом (FeS_2), в то время как порода, на которой они сохранились — черные битуминозные аргиллиты с повышенным содержанием кремния и алюминия. По-видимому, замещение произошло немного

ниже границы вода/осадок, в низкоокислородной среде. Замещению в первую очередь подверглись очень мелкие органические по составу тела и органические покровы эмбриональных или брефических створок, у которых минеральная (органосфатная) раковина еще не начала откладываться. Возможно, здесь мы имеем дело с типом пиритизации, описанным Р. Петровичем для сланцев Берджесс (Petrovich, 2001). После того, как поселение брахиопод было занесено небольшим слоем тонких глинистых осадков и образовался недостаток кислорода, брахиоподы погибли, и произошло окисление органики с помощью сульфат-редуцирующих бактерий, после чего началась реакция с ионами железа, с образованием пирита. На табл. VI (фиг. 4, 6) можно видеть грани от неполных ромбоэдров пирита. А на фиг. 7 той же таблицы виден один хорошо сформированный ромбоэдр пирита, возможно, заместивший все мягкое тело животного.

Анализ состава остатков взрослых акротретид из тех же пород и с той же глубины, у которых сохранились фрагменты створок, показал, что эти фрагменты состоят из фосфата кальция (табл. VI, фиг. 2). Таким образом, у древнейших лингулид, как и у современных их потомков, вероятно, отсутствовала настоящая личиночная стадия развития, и вышедшие из яиц эмбрионы, судя по размерам, очень быстро достигали уровня развития брефической стадии, оставаясь органическими по составу. Юные особи, вероятно, частично отплывали, а частично оседали близ мест обитания родителей.

В работе были изучены образцы с брахиоподами из скв. Хантайско-Сухотунгусская I (ХС-I), пробуренной на северо-западе Сибирской платформы, южнее г. Норильск, которые были присланы И.В. Коровниковым (ИНГГ СО РАН). Образцы происходят из шумнинской свиты с глубины 1012–1013 м. Весь изображенный материал хранится в отделе фондов Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), колл. № 5877.

Автор благодарна сотрудникам кабинета приборной аналитики ПИН РАН Р.А. Ракитову за постоянную помощь при изучении материала с использованием сканирующего электронного микроскопа Tescan и Л.В. Зайцевой за помощь при работе на микроскопе Zeiss Evo 50 с микроанализатором Inca Oxford 350 по определению химического состава раковин.

Данная работа выполнена при частичной финансовой поддержке научного проекта РФФИ № 20-55-44010.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Даценко В.А., Журавлева И.Т., Лазаренко Н.П. и др. Биостратиграфия и фауна кембрийских отложений северо-запада Сибирской платформы. Л.: Недра, 1968. 252 с. (Тр. НИИГА. Т. 155).
- Лучинина В.А., Коровников И.В., Сипин Д.П., Федосеев А.В. Биостратиграфия верхнего венда — нижнего кембрия разреза р. Сухариха (Сибирская платформа) // Геол. и геофиз. 1997. Т. 38. № 8. С. 1346—1358.
- Репина Л.Н. Трилобиты тарынского горизонта разрезов нижнего кембрия р. Сухарихи (Игарский район) // Проблемы биостратиграфии и палеонтологии нижнего кембрия Сибири. М.: Наука, 1972. С. 184—216.
- Freeman G., Lundelius J.W. Changes in the timing of mantle formation and larval life history traits in linguliform and craniiform brachiopods // *Lethaia*, 1999. V. 32. P. 197—217.
- Lüter C. Anatomy // *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda*. Vol. 6. Boulder, Colorado; Lawrence, Kansas: Geol. Soc. of America, Univ. Kansas Press, 2007. P. 2321—2355.
- Petrovich R. Mechanisms of fossilization of the soft-bodied and lightly armored faunas of the Burgess Shale and of some other classical localities // *Amer. J. Sci.* 2001. P. 683—726.

Объяснение к таблице VI

Все экземпляры, кроме изображенного на фиг. 2, происходят из одного образца керна, изображенного на фиг. 1, из скв. ХС-1, пробуренной на северо-западе Сибирской платформы, к югу от г. Норильск, с глубины 1013.3 м; шумнинская свита, верхняя часть нижнего кембрия.

Фиг. 1. Образец керна с глубины 1013.3 м, черные битуминозные аргиллиты с отпечатками и слепками створок лингулиформей: 1а — весь образец, 1б — участок на поверхности напластования того же образца, увеличено.

Фиг. 2. *Homotreta salancaniensis* (Pelman), брюшная створка с частично сохранившимися фрагментами раковины, экз. ПИН, № 5877/8, из керна той же скважины с глубины 1012.5 м.

Фиг. 3. Отпечаток брюшной ювильной створки *Lingulida*, экз. ПИН, № 5877/7.

Фиг. 4. Замещенные пиритом слепки створок *Lingulida* на ювильной стадии: слева — экз. ПИН, № 5877/3, спинная (?) створка; справа — экз. ПИН, № 5877/4, брюшная створка.

Фиг. 5. Замещенный пиритом слепок спинной створки *Acrotretida* на ювильной стадии, экз. ПИН, № 5877/1: 5а — почти вся створка, 5б — ее задняя часть.

Фиг. 6. Замещенный пиритом слепок спинной створки *Lingulida* на ювильной стадии, экз. ПИН, № 5877/5.

Фиг. 7. Замещенный пиритом слепок спинной створки *Lingulida* на ювильной стадии, экз. ПИН, № 5877/10.

Фиг. 8. Ромбоэдр пирита внутри ювильной брюшной створки *Acrotretida*?, экз. ПИН, № 5877/6.

Фиг. 9. Спинная створка ювильного представителя *Lingulida* изнутри, экз. ПИН, № 5877/2.

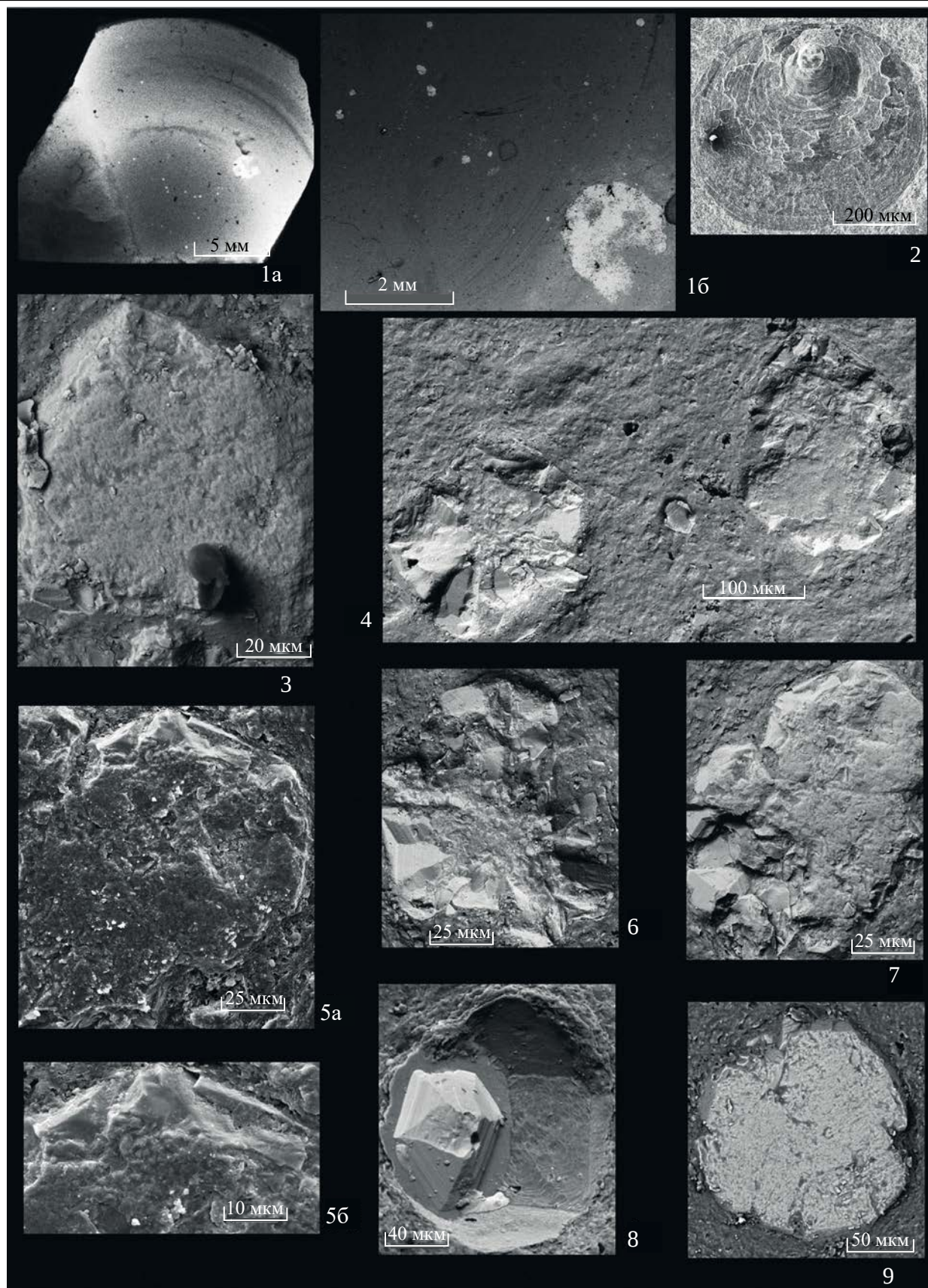
Taphonomy of the Juvenile Valves of Organophosphate Brachiopods in Mudstones of the Shumnine Formation (Botomian and Toyonian Stages, Lower Cambrian), North-West of the Siberian Platform (Borehole XC-1)

G. T. Ushatinskaya

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

The core samples derive from the XC-1 borehole (1012–1013 m), Shumnine Formation, Botomian-Toyonian stages, Lower Cambrian, Siberian platform. The samples are represented by thin laminated bituminous mudstone. The imprints of phosphate brachiopod (lingulids and acrotretids) valves and casts of the valves occur on the bedding surface of the samples. One sample bore a cluster of small fossils (60–220 µm) probably belonging to embryos or brephic valves of these brachiopods. Chemical analysis has revealed that the originally organic material of the valves was replaced by pyrite most likely after their death. At the same time, the fragments of the valves of the adult lingulate are composed of calcium phosphate.

Keywords: Lower Cambrian, lingulids, juvenile valves, pyrite replacement



УДК 564.8(571.56)

НОВЫЕ ТАКСОНЫ СПИРИФЕРИД (BRACHIOPODA) ИЗ НИЖНЕДЕВОНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ

© 2024 г. В. В. Баранов^{а, *}, А. И. Николаев^{а, **}

^аИнститут геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск, 677980 Россия

*e-mail: baranowvalera@yandex.ru

**e-mail: ex1de19@gmail.com

Поступила в редакцию 16.06.2023 г.

После доработки 20.07.2023 г.

Принята к публикации 20.07.2023 г.

Из нижнедевонских отложений Северо-Востока Азии (хребты Тас-Хаяхта, Улахан-Сис, Сетте-Дабан и Селенняхский кряж) описаны новые таксоны спириферид подсем. Howellellinae: *Afanasjevispirifer* gen. nov. с типовым видом *A. mercuriformis* (Kulkov, 1963); *Aldanispirifer selennyakhensis* sp. nov. и *Talyn-dzhaspirifer* gen. nov. с типовым видом *T. latus* sp. nov.

Ключевые слова: нижний девон, спирифериды, Brachiopoda, Северо-Восток Азии

DOI: 10.31857/S0031031X24010063, EDN: FQEPVR

ВВЕДЕНИЕ

Первые сведения о раннедевонских спириферах Северо-Востока Азии известны из публикации Д.В. Наливкина (1936). Затем, после 30-летнего перерыва, была опубликована монография Р.Е. Алексеевой (1967), в которой были описаны некоторые представители раннедевонских спириферид. В этой же работе было представлено описание М.А. Ржонсницкой вида *Howellella minora* Rzhonsnitskaya, 1967. Одновременно А.А. Николаевым и М.А. Ржонсницкой (Nikolaev, Rzhonsnitskaya, 1967) были приведены изображения нескольких видов раннедевонских спириферид. Эмские спирифериды были описаны А.И. Сидяченко в коллективной монографии (Алексеева и др., 1996). Также новые таксоны раннедевонских спириферид Северо-Востока Азии были описаны в работах В.В. Баранова с соавторами (Авдеева, Баранов, 1995; Баранов, Альховик, 2004, 2007; Баранов, 2009а, б, 2014; Баранов, Блуджетт, 2015).

Род *Howellella* Kozłowski, 1929 является космополитом. Стратиграфический интервал его распространения ограничен силуром (поздний лландовери) — ранним девоном (эмс). Типовой вид *Howellella* — *H. elegans* (Muir-Wood, 1925) — описан из отложений венлокской серии о-ва Готланд (Швеция) и характеризуется очень ма-

ленькими раковинами с двумя—тремя ребрами на каждом боку и микроорнаментом, состоящим из одиночных рядов шипов на краях пластин нарастания. В силуре Северо-Востока Азии представители этого рода неизвестны. Первые представители рода *Howellella* появились здесь на волне раннедевонской трансгрессии в раннелохковское время и представлены двумя видами, *H. labilis* T. Modzalevskaya, 1994 и *H. propria* T. Modzalevskaya, 1994. Первый вид продолжил последовательность появления слабоскладчатых ховеллелл: *elegans* → *labilis* → *prima* → *minora*, а второй — дал начало короткой филолинии *Afanasjevispirifer propria* → *A. mercuriformis*. За пределами Северо-Востока Азии установлено несколько филогенетических линий, происходящих от *Howellella*: на востоке Северной Америки — *vanuxemi* → *cycloptera* → *murchisoni*, в Западной Европе — *cortazari* → *salicamensis* → *arduennensis* → *mosellanus* (Schemm-Gregory, 2009).

Представители подсемейства *Howellellinae* широко распространены в раннем девоне Северо-Востока Азии, но очень слабо изучены. Алексеевой (1967) из пражских (в современном понимании) отложений хребтов Сетте-Дабана, Тас-Хаяхта и Омулевских гор были описаны: *Howellella pauciplicata* Waite, 1956, *H. prima* Alekseeva, 1967, *H. yacutica yacutica* Alekseeva, 1967, *H. yacutica aldanica* Alekseeva, 1967, *H. minora* Rzhon-

snitskaya in Alekseeva, 1967, *Aldanispirifer helenae* Alekseeva, 1967. Авторами настоящей статьи из нижнего девона Северо-Востока Азии (рис. 1) в составе подсемейства *Howellellinae* описываются новые таксоны спириферид: род *Afanasjevispirifer* gen. nov. с типовым видом *A. mercuriformis* (Kulkov, 1963) и род *Talyndzhaspirifer* gen. nov. с типовым видом *T. latus* sp. nov., а также вид *Aldanispirifer selennyakhensis* sp. nov.

Коллекция спириферид хранится в геологическом музее Ин-та геологии алмаза и благородных металлов СО РАН (ГМ ИГАБМ СО РАН), г. Якутск, № 239.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

ОТРЯД SPIRIFERIDA

ПОДОТРЯД DELTHYRIDINA

НАДСЕМЕЙСТВО DELTHYRIDOIDEA PHILLIPS, 1841

СЕМЕЙСТВО DELTHYRIDIDAE PHILLIPS, 1841

ПОДСЕМЕЙСТВО HOWELLELLINAE JOHNSON ET HOU, 1994

Род *Afanasjevispirifer* Baranov et Nikolaev, gen. nov.

Род назван в честь известного российского палеонтолога Г.А. Афанасьевой.

Типовой вид — *Howellella mercuriformis* Kulkov, 1963; нижний девон, низы пражского яруса, соловыхинский известняк; Горный Алтай.

Диагноз. Раковина маленькая, овальная, поперечно-вытянутая, сильно двояковыпуклая, с треугольной вентральной ареей и простыми латеральными ребрами. По краям дельтирия развиты узкие дельтидиальные пластины. Зубные пластины тонкие. Замочный отросток пластинчатый. Микроскульптура представлена иглами, расположенными на поверхности тонких концентрических пластин нарастания.

Видовой состав. Типовой вид и *A. progra* (Modzalevskaya, 1974) из лоховских отложений Новоземельско-Уральской области, Таймыра и Северо-Востока Азии.

Сравнение. *Afanasjevispirifer* gen. nov. отличается от рода *Howellella* Kozłowski, 1929 наличием сильно выпуклой раковины, высокой треугольной ареи, пермезотиридного форамена, более многочисленными ребрами и иглами, расположенными на всей поверхности концентрических пластин нарастания; от *Qiansispirifer* Yang in Yang et al., 1977 — поперечно-вытянутой, сильно выпуклой раковиной, большим числом боковых ребер, отсутствием срединного валика

в спинной створке, наличием круральных пластин и пермезотиридного форамена; от *Aldanispirifer* Alekseeva, 1967 — маленькой раковиной, округлым седлом, отсутствием срединного ребра в синусе, бороздок на передних концах ребер и апикального утолщения.

Afanasjevispirifer mercuriformis (Kulkov, 1963)

Табл. VII, фиг. 1–7

Howellella aff. *mercuri*: Грацианова и др., 1960, с. 465, табл. Д-73, фиг. 11.

Howellella mercuriformis: Кульков, 1963, с. 96, табл. VIII, фиг. 3–5; Модзалеvская, 1994, с. 80, табл. IX, фиг. 14, 15.

Голотип — ЦКП “Коллекция ГЕОХРОН” ИНГГ СО РАН, г. Новосибирск, № 80-197; Горный Алтай; пражский ярус, соловыхинские слои.

Описание (рис. 2, 3). Раковина маленькая, овальная, поперечно-удлиненная, с наибольшими шириной посередине и толщиной в задней половине. Передняя комиссура сулькатная. Брюшная створка сильновыпуклая, с наибольшей толщиной в задней половине. Кардинальные ушки округленные. Макушка слабоагнутая. По краям дельтириума расположены узкие дельтидиальные пластины. Вентральная ареея треугольная, вогнутая, апсаклинная. Синус начинается от макушки, расширяется кпереди и ограничен более крупными ребрами. Спинная створка менее выпуклая, чем брюшная, с наибольшей толщиной посередине. Макушка низкая, прямая. Ареея узкая, анаклинная. Седло низкое, плоское, иногда со слабой депрессией посередине. Макроскульптура представлена простыми, округлыми ребрами, по четыре–пять с каждой стороны от синуса и седла. Микроскульптура состоит из тонких концентрических пластин нарастания с тонкими иглами на их поверхности. Она сохраняется у редких раковин, у большинства раковин поверхность гладкая или со слабо выраженными пластинами нарастания.

Размеры в мм и отношения:

№ экз.	Д	Ш	Т	Д/Ш	Д/Т
1/239	7.4	9.5	6.2	0.77	1.19
2/239	4.1	6.7	8.2	0.61	1.28
3/239	3.5	4.7	2.6	0.74	1.24
4/239	8.1	11.1	6.8	0.72	1.2
5/239	6.0	7.7	5.0	0.77	1.28
6/239	6.1	9.5	5.1	0.64	1.19
7/239	7.0	9.6	6.6	0.72	1.06

Внутреннее строение. В брюшной створке тонкие, короткие, слабо дивергирующие зубные пластины. Зубы каплевидные. За-

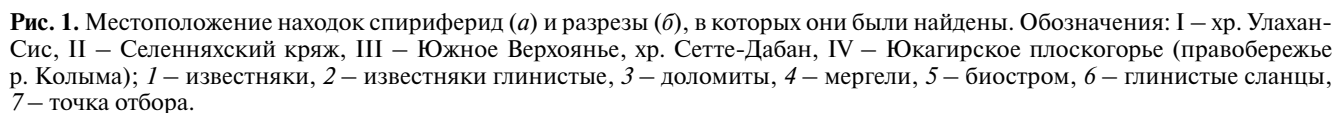




Рис. 2. *Afanasjevispirifer mercuriformis* (Kulkov, 1963), экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 6/239, микроскульптура брюшной створки; Селенняхский кряж, правобережье р. Талынджа; базальные слои пражского яруса, короткинский региоярус.

мочный отросток пластинчатый. Круральные пластины наклонены к плоскости симметрии. Конусы спиралей насчитывают восемь оборотов спиралей.

Сравнение. *A. mercuriformis* (Kulkov, 1963) не отличается от *A. mercuriformis*, описанного из урюмских слоев Центрального Таймыра (Модзалевская, 1994) и соловыхинских слоев Горного Алтая, но отличается от *A. propria* (Modzalevskaya, 1974) большими размерами раковины.

Распространение. Нижний девон, нижняя половина пражского яруса, базальные слои соловыхинского известняка Горного Алтая; урюмские слои Центрального Таймыра и короткинский региоярус Северо-Востока Евразии.

Материал. 21 раковина удовлетворительной сохранности из короткинского региояруса: Селенняхский кряж, руч. Гон, обр. 307а – 14 экз., руч. Кривой, обр. 284а – 3 экз., руч. Вилка, обр. 291 – 3 экз., хр. Улахан-Сис, р. Арга-Юрях, левый приток р. Рассоха, обр. 330(6) – 1 экз.

Род *Aldanispirifer* Alekseeva, 1967

Aldanispirifer selennyakhensis Baranov et Nikolaev, sp. nov.

Название вида – от р. Селеннях, в бассейне которой он был найден.

Голотип – ГМ ИГАБМ СО РАН, № 9/239; Северо-Восток Азии, Селенняхский кряж, правобережье р. Сакынджа, разрез Медвежий; нижний девон, нижняя половина пражского яруса, короткинский региоярус.

Описание (рис. 4, 5). Раковина среднего размера, овальная, сильно вздутая, поперечно-вытянутая, с наибольшей шириной и тол-

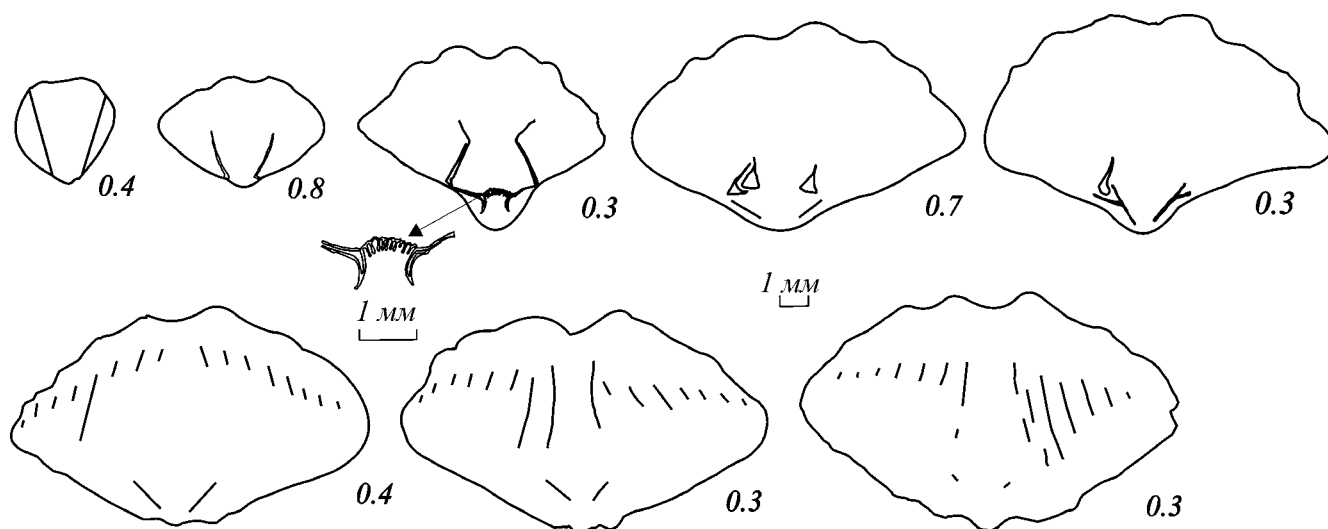


Рис. 3. *Afanasjevispirifer mercuriformis* (Kulkov, 1963), экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 8/239, последовательные поперечные шлифовки раковины, длина оригинала 7.4 мм; Селенняхский кряж, правобережье р. Талынджа, разрез Гон; базальные слои пражского яруса, короткинский региоярус.

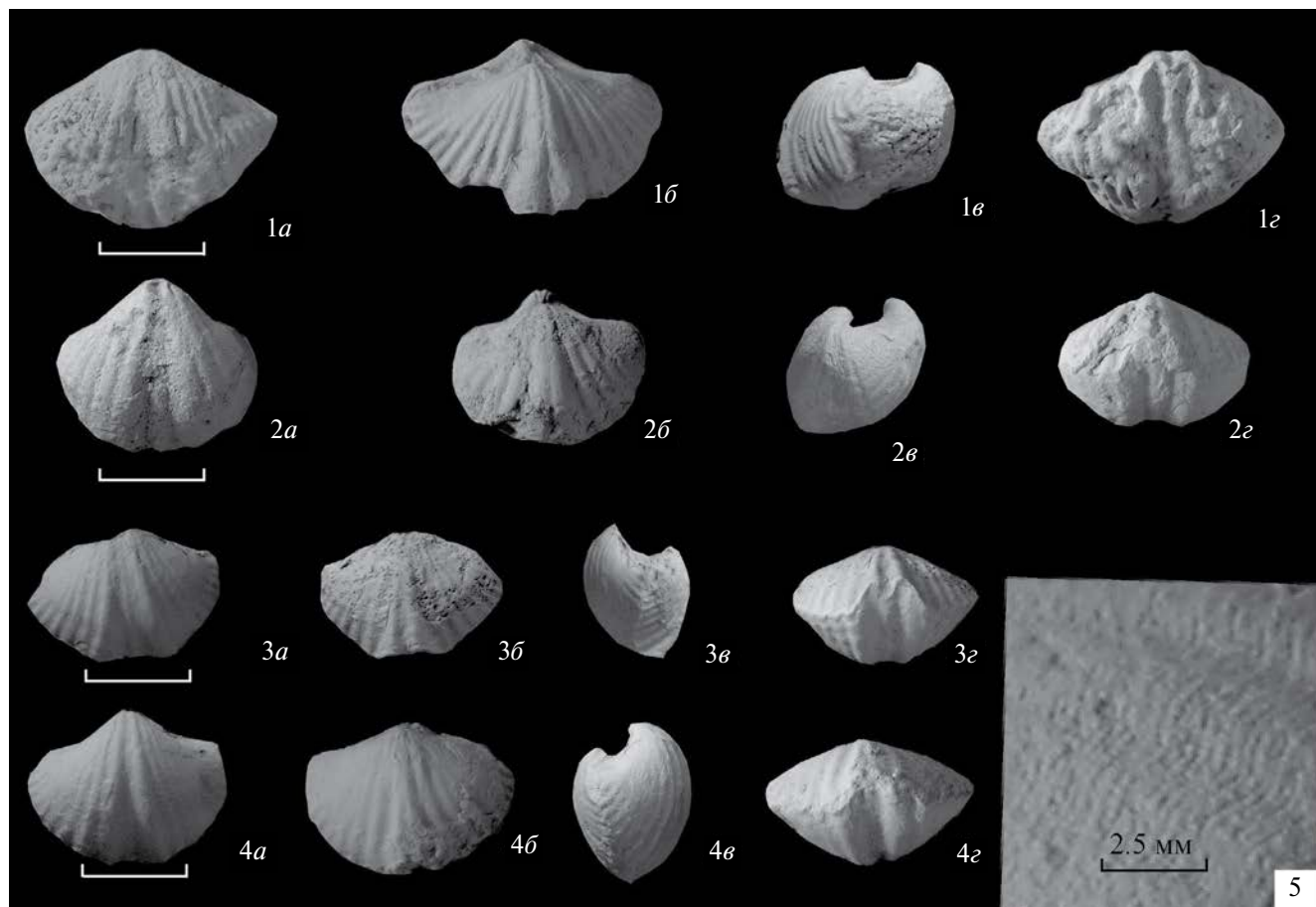


Рис. 4. *Aldanispirifer selennyakhensis* sp. nov. (a – брюшная створка, б – спинная створка, в – вид сбоку, з – вид спереди): 1 – голотип ГМ ИГАБМ СО РАН № 9/239, 2 – экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 10/239, 3 – экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 11/239, 4 – экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 12/239, 5 – экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 9/239, микроскульптура; Селенняхский краж, правобережье р. Талынджа, разрез Медвежий; базальные слои пражского яруса, короткинский региоярус, обр. С–13. Линейка равна 10 мм.

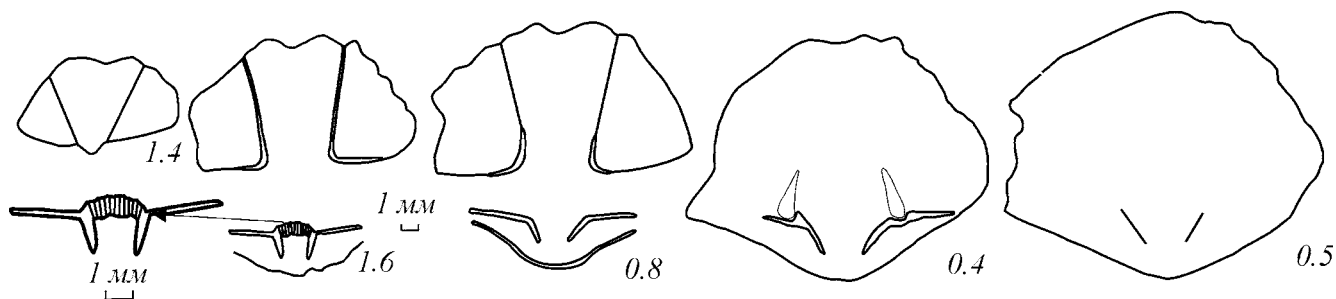


Рис. 5. *Aldanispirifer selennyakhensis* sp. nov., экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 10/239, последовательные поперечные шлифовки раковины, длина оригинала 9.5 мм; Селенняхский краж, правобережье р. Талынджа, разрез Медвежий; базальные слои пражского яруса, короткинский региоярус.

щиной около середины. Брюшная створка сильно выпуклая, с наибольшей толщиной в задней половине. Макушка высокая, слабо загнутая. Арея высокая, треугольная, вогнутая, апсаклинная. Синус начинается от макушки и ограничен двумя крупными простыми ребрами. По дну си-

нуса проходит срединное ребро, начинающееся на разном расстоянии от макушки. Язычок трапецевидный, выемчатый в средней части. У взрослых форм спинная створка по выпуклости равна брюшной, ее наибольшая толщина находится в задней половине. Седло низкое, плоское,

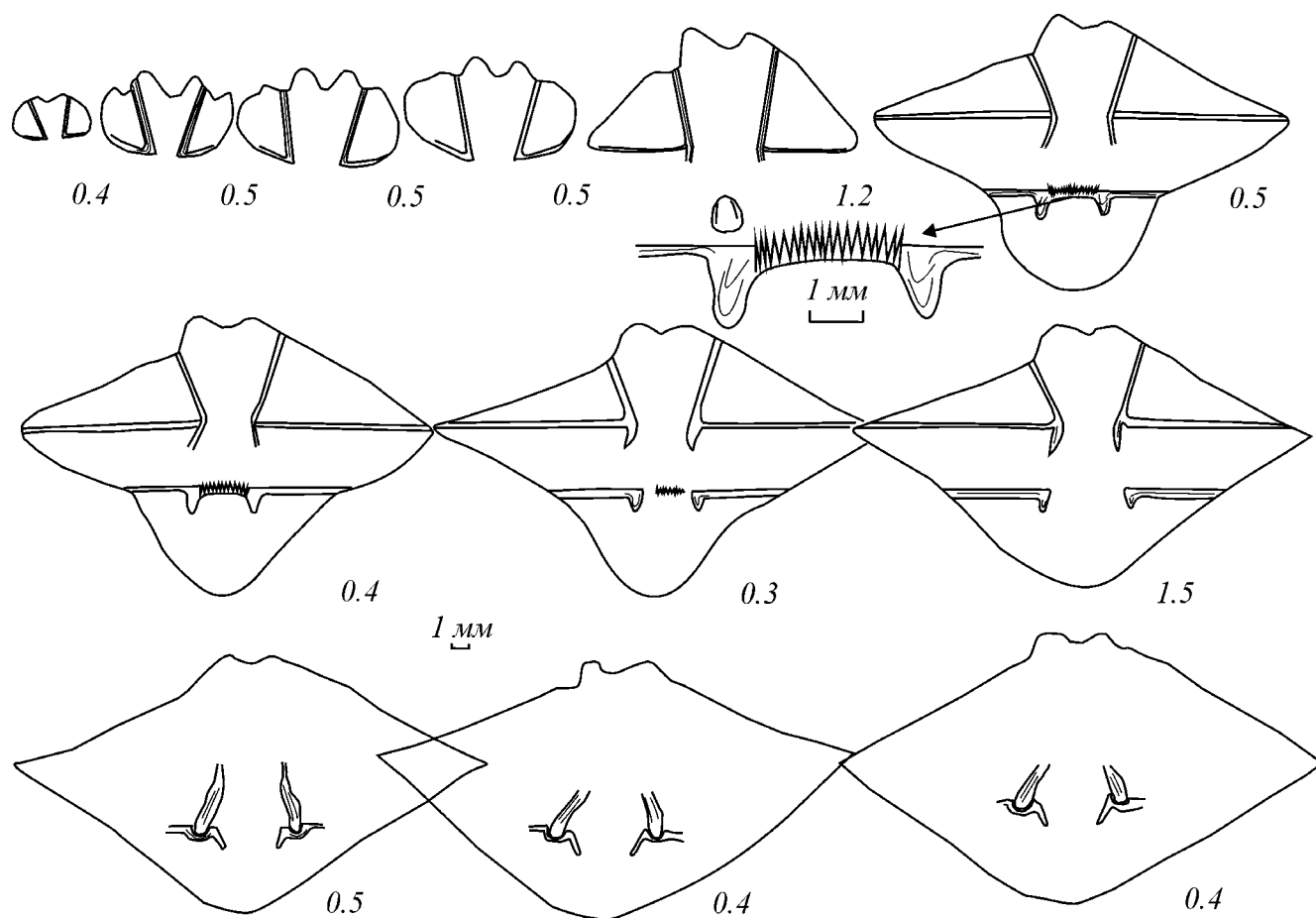


Рис. 6. *Talyndzhaspirifer latus* sp. nov., экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 30/239, последовательные поперечные пришлифовки раковины, длина оригинала 21.0 мм; Селенняхский кряж, правобережье р. Талынджа, руч. Гон; верхняя половина пражского яруса, галкинский региоярус.

широкое, разделенное продольной бороздкой, расширяющейся к переднему краю. Боковые ребра простые, округлые. С каждой стороны от синуса и седла расположено семь–восемь ребер. Ширина межреберных промежутков равна ширине ребер. Микроскульптура представлена узкими концентрическими пластинами нарастания с иглами на их поверхности.

Размеры в мм и отношения

№ экз.	Д	Ш	Т	Д/Ш	Д/Т
Голотип					
9/239	17.2	23.5	14.5	0.73	1.19
10/239	13.6	17.5	12.9	0.78	1.05
11/239	12.4	17.3	10.6	0.72	1.17
12/239	14.1	18.2	11.4	0.77	1.24

Внутреннее строение. Зубные пластины тонкие. Зубы языковидные. Внутренние приямочные пластины низкие. Апикальное утолщение отсутствует. Замочный отросток пла-

стинчатый. Круральные пластины наклонены к плоскости симметрии.

Сравнение. *A. selennyakhensis* sp. nov. отличается от *A. helenae* Alekseeva, 1967 меньшим числом боковых ребер, отсутствием продольных бороздок на их концах и апикального утолщения.

Распространение. Нижний девон, нижняя половина пражского яруса, короткинский региоярус Северо-Востока Азии.

Материал. Семь раковин удовлетворительной сохранности из короткинского региояруса: Селенняхский кряж, правобережье р. Сакинджа, руч. Серп, обр. 291 – 5 экз.; Юкагирское плоскогорье, правобережье р. Колыма, р. Спиридонова, обр. К-212 – 2 экз.

Под *Talyndzhaspirifer* Baranov et Nikolaev, gen. nov.

Название рода – от р. Талынджа, в бассейне которой он был найден, и рода *Spirifer*.

Типовой вид — *T. latus* sp. nov.; нижний девон, пражский и нижняя часть эмского яруса; Северо-Восток Азии, Селенняхский кряж.

Диагноз. Раковина среднего размера, овальная, поперечно-вытянутая, с высокой треугольной вентральной ареей, преимущественно округлыми простыми и реже дихотомирующими боковыми ребрами, ребристыми синусом и седлом. Седло плоское. В синусе может присутствовать срединное ребро, а на седле — срединная бороздка. Зубные пластины тонкие, длинные, дивергирующие. Замочный отросток пластинчатый, массивный. Круральные пластины разъединенные, длинные. Микроскульптура представлена рассеянными на всей поверхности основаниями тонких игл или тонкими концентрическими пластинами нарастания с иглами на их поверхности.

Состав. Помимо типового вида, *T. pseudo-concinnus* (Nikiforova, 1960) из нижнего девона Новой Земли и Таймыра и *T. gurjevskensis* (Rzhonsnitskaya, 1952) из нижнего девона юго-западной окраины Кузнецкого бассейна.

Сравнение. *Talyndzhaspirifer* gen. nov. отличается от предкового рода *Aldanispirifer* Alekseeva, 1967 крупной раковиной, дихотомией ребер, большим их числом на боках, в синусе и седле, толстыми зубными пластинами; от рода *Afanasjevispirifer* gen. nov. — крупной раковиной, дихотомией ребер и большим их числом на боках створок, наличием ребер в синусе и на седле, толстыми зубными пластинами; от рода *Howellella* Kozłowski, 1929 — крупной раковиной, дихотомией ребер и большим их числом на боках створок, наличием ребер в синусе и на седле, тонкими концентрическими пластинами нарастания с иглами на их поверхности, толстыми зубными пластинами; от рода *Acanthospirifer* Menakova, 1964 — более крупной поперечно-вытянутой раковиной и более многочисленными боковыми ребрами, срединным ребром в синусе, высокой вентральной ареей, длинными замочными пластинами, гребневидным замочным отростком; от рода *Howelloidea* Su, 1980 — плоским седлом, разделенным срединной бороздкой, отсутствием макушечного утолщения, длинными замочными пластинами, гребневидным замочным отростком; от рода *Quiringites* Struve, 1992 — крупной раковиной, плоским седлом, наличием срединного ребра в синусе и срединной бороздки на седле, длинными разъединенными круральными пластинами; от рода *Xenospirifer* Hou et Xian, 1975 — меньшими размерами и овально-поперечной формой раковины, большим числом

боковых ребер, плоским седлом, наличием срединного ребра в синусе и срединной бороздки на седле.

Talyndzhaspirifer latus Baranov et Nikolaev, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1–10

Название вида *latus* lat. — широкий.

Голотип — ГМ ИГАБМ СО РАН, № 21/239; Северо-Восток Азии, Селенняхский кряж, правобережье р. Талынджа, руч. Кривой; нижний девон, верхняя половина пражского яруса, галкинский региоярус.

Описание (рис. 5). Раковина среднего размера, овальная, двояковыпуклая, поперечно-вытянутая, с наибольшей шириной и толщиной около середины. Передняя комиссура антипликатная. Брюшная створка умеренно выпуклая, с наибольшей толщиной в задней половине. Макушка высокая, слабозагнутая. Арея высокая, треугольная, вогнутая, апсаклиная. Синус, начинающийся от макушки, ограничен двумя крупными ребрами. На дне синуса расположено более крупное срединное ребро, которое у взрослых экземпляров начинается от макушки. Язычок трапезиевидный с выемкой в средней части. Спинная створка более выпуклая, чем брюшная, с наибольшей толщиной в задней половине. Седло низкое, плоское, двурядное. Боковые ребра, как правило, простые, округлые, только у одного экземпляра на спинной створке наблюдалась дихотомия некоторых боковых ребер. С каждой стороны от синуса и седла расположено шесть–девять ребер. Ширина межреберных промежутков равна ширине ребер. Микроскульптура представлена рассеянными на всей поверхности основаниями тонких игл (табл. VIII, фиг. 10).

Размеры в мм и отношения:

№ экз.	Д	Ш	Т	Д/Ш	Д/Т
21/239	28.4	42.2	16.5	0.67	1.72
22/239	24.7	32.8	13.8	0.75	1.79
23/239	21.7	37.2	16.2	0.58	1.34
24/239	21.0	25.0	14.9	0.84	1.41

Внутреннее строение. В брюшной створке присутствуют толстые длинные зубные пластины. Зубы булавовидные. Апикальное утолщение отсутствует. Замочный отросток пластинчатый, гребневидный. Круральные пластины разъединенные, длинные.

Сравнение. *T. latus* sp. nov. отличается от *T. gurjevskensis* (Rzhonsnitskaya, 1952) более поперечной вытянутой, овальной раковиной, отсутствием апикального утолщения, микроскульпту-

рой — основаниями тонких игл, расположенных на всей поверхности створок; от *T. pseudoconcinus* (Nikiforova, 1960) — менее крупной, овальной поперечно-вытянутой раковины, отсутствием зачаточной дельтириальной пластины, меньшим числом боковых ребер. Ржонсницкая (1952) описала вид *Paraspirifer* (?) *gurjevskensis* из “эйфельских” (эмских в современном понимании) отложений окраины Кузнецкого бассейна. Позднее китайскими палеонтологами (Hou, Xian, 1975) этот вид не вполне корректно был включен в состав рода *Xenospirifer*, типовым видом которого был избран тетический эндемичный вид *X. fongi* (Grabau, 1931). Сравнение морфологии внешнего и внутреннего строения родов *Xenospirifer* и *Talyndzhaspirifer* приведено выше. По элементам морфологии внешнего строения: форме раковины, многочисленным ребрам, плоскому седлу со срединной бороздкой, а также наличию ребристости синуса сибирский вид *Paraspirifer* (?) *gurjevskensis* входит в группу родственных бо-реальных видов *T. pseudoconcinus* (Nikiforova, 1960) из пражских отложений о-ва Новая Земля и п-ова Таймыр и *T. latus* из пражских отложений Северо-Востока Азии.

Распространение. Нижний девон, верхняя половина пражского яруса и низы эмского яруса, короткинский и нижняя половина николаевского региояруса; Селенняхский кряж, хр. Улахан-Сис и Омилевские горы Северо-Востока Азии.

Материал. Семь раковин удовлетворительной сохранности из галкинского региояруса: Южное Верхоянье, хр. Сетте-Дабан, правобережье р. Восточная Хандыга, правый борт руч. Тихий, обр. 900(18) — 1 экз.; Селенняхский кряж, правобережье р. Сакинджа, руч. Кривой, обр. 286 — 4 экз., 286(1) — 1 экз., руч. Гон, обр. 262(1) — 2 экз.

* * *

Авторы выражают глубокую благодарность Г.А. Афанасьевой (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН) и анонимному рецензенту за ценные замечания в ходе подготовке статьи к печати. Исследования проведены в соответствии с планом НИР ИГАБМ СО РАН и профинансированы Минобрнаукой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авдеева В.И., Баранов В.В. Девонские циртиноидеи (Brachiopoda) Северо-Востока России // Геология и полезные ископаемые Якутии. Якутск: Изд-во ЯГУ, 1995. С. 34–42.

Алексеева Р.Е. Брахиоподы и стратиграфия нижнего девона Северо-Востока СССР. М.: Наука, 1967. 144 с.
Алексеева Р.Е., Сидяченко А.И., Баранов В.В. и др. Атлас девонских брахиопод Северо-Востока России. М.: Наука, 1996. 227 с.

Баранов В.В. Брахиоподы семейства Ambocoeliidae George (отряд Spiriferida) из эмского яруса нижнего девона Северо-Востока России // Палеонтол. журн. 2009а. № 1. С. 54–62.

Баранов В.В. Новые брахиоподы семейства Reticulariidae Waagen (отряд Spiriferida) из нижнего девона Северо-Востока России // Палеонтол. журн. 2009б. № 4. С. 18–22.

Баранов В.В. Новые спирифериды из нижнего и среднего девона Северо-Востока России // Палеонтол. журн. 2014. № 3. С. 49–56.

Баранов В.В., Альховик Т.С. Девонские циртиноидеи (Brachiopoda) Северо-Востока России // Тихоокеанская геол. 2004. Т. 23. № 1. С. 69–75.

Баранов В.В., Альховик Т.С. Брахиоподы подотряда Delthyridina Ivanova (отряд Spiriferida) из нижнего и среднего девона Северо-Востока России // Палеонтол. журн. 2007. № 1. С. 37–45.

Баранов В.В., Блоджетт Р.Б. Раннедевонские спирифериды (Brachiopoda) Северо-Востока Евразии и Северной Америки // Отечеств. геол. 2015. № 5. С. 75–82.

Грацианова Р.Т., Кульков Н.П., Зинченко В.Г. Плеченогие девона // Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области, т. II. Средний палеозой. Новосибирск, 1960. С. 422–480 (Тр. СНИИГГиМС. Вып. 20).

Кульков Н.П. Брахиоподы соловыхинских слоев нижнего девона Горного Алтая. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 135 с.

Модзалевская Т.Л. Отряд Spiriferida // Стратиграфия и фауна нижнедевонских отложений тарейского опорного разреза (Таймыр). СПб.: Недра, 1994. С. 78–90.

Наливкин Д.В. Среднепалеозойские фауны верховьев рек Колымы и Хандыги // Материалы по изучению Охотско-Колымского края. Сер. 1. Вып. 4. М.: ОНТИ, 1936. 28 с.

Никифорова О.И. Новый вид гюрихеллин Арктики // Новые виды древних растений и позвоночных. Ч. I. М.: Госгеолтехиздат, 1960. С. 399–402.

Ржонсницкая М.А. Спирифериды девонских отложений окраин Кузнецкого бассейна. М.: Госгеолтехиздат, 1952. С. 1–231.

Hou Hong-Fei, Xian Si-Yuan. The Lower and Middle Devonian brachiopods from Guangxi and Guizhou // Prof. Papers of Stratigr. and Palaeontol. 1975. V. 1. P. 1–85.

Nikolaev A.A., Rzhonsnitskaya M.A. Devonian of North-eastern USSR // Intern. symp. of the Devonian system. Calgary, 1967. P. 483–502.

Schemm-Gregory M. Howellellid branches at the Silurian/Devonian boundary interval and their importance for delthyridoid spiriferid evolution // Rend. Soc. Paleontol. Ital. 2009. № 3. P. 337–338.

Объяснение к таблице VII

Для всех фиг.: а — брюшная створка, б — спинная створка, в — вид сбоку, г — вид спереди, д — вид сзади.

Фиг. 1–7. *Afanasjevipirifer mercuriformis* (Kulikov, 1963): 1 — экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 1/239; 2 — экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 2/239; 3 — экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 3/239; 4 — экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 4/239; 5 — экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 5/239; 6 — экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 6/239; 7 — экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 7/239; Селенняхский кряж, правобережье р. Талынджа, руч. Кривой, обр. 284; нижний девон, базальные слои пражского яруса, короткинский региоярус. Линейка равна 10 мм.

Объяснение к таблице VIII

Для фиг. 1–5, 9: а — брюшная створка, б — спинная створка, в — вид сбоку, г — вид спереди.

Фиг. 1–10. *Talyndzhaspirifer latus* sp. nov.: 1 — экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 20/239, 2 — голотип № ГМ ИГАБМ СО РАН № 21/239, 4 — экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 22/239, 5 — экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 23/239, 7 — экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 24/239, брюшная створка, 8 — экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 26/239, спинная створка, 9 — экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 25/239, 10 — микроскульптура, экз. тот же; Селенняхский кряж, правобережье р. Талынджа, руч. Гон; базальные слои пражского яруса, галкинский и николаевский региоярусы; 3 — экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 28/239, брюшная створка, 6 — экз. ГМ ИГАБМ СО РАН № 29/239; хр. Улахан-Сис, левобережье р. Кресты, руч. Крестовка; галкинский региоярус. Линейка равна 10 мм.

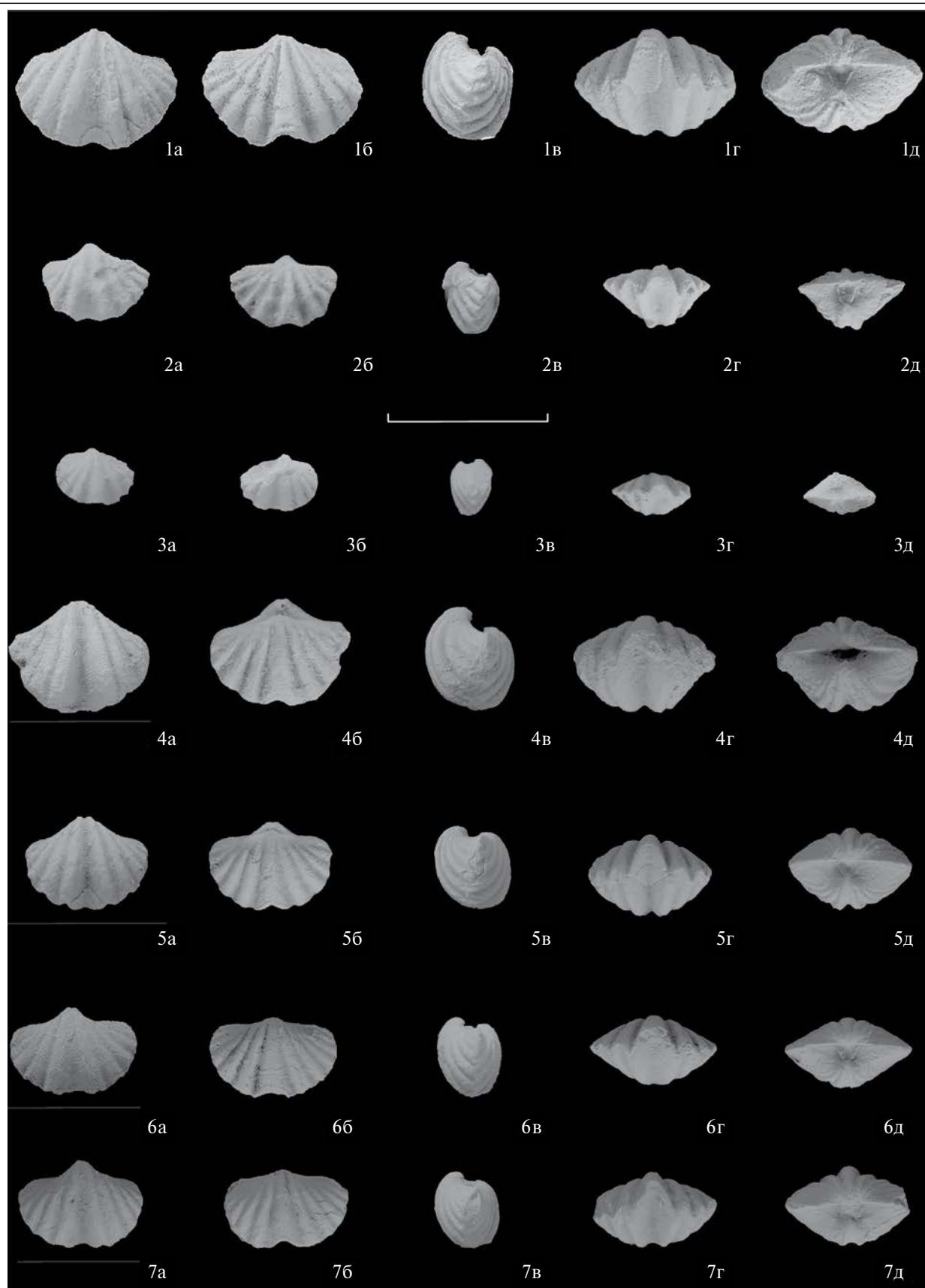
New Taxa of Spiriferids (Brachiopoda) from the Lower Devonian Beds of North-East Asia

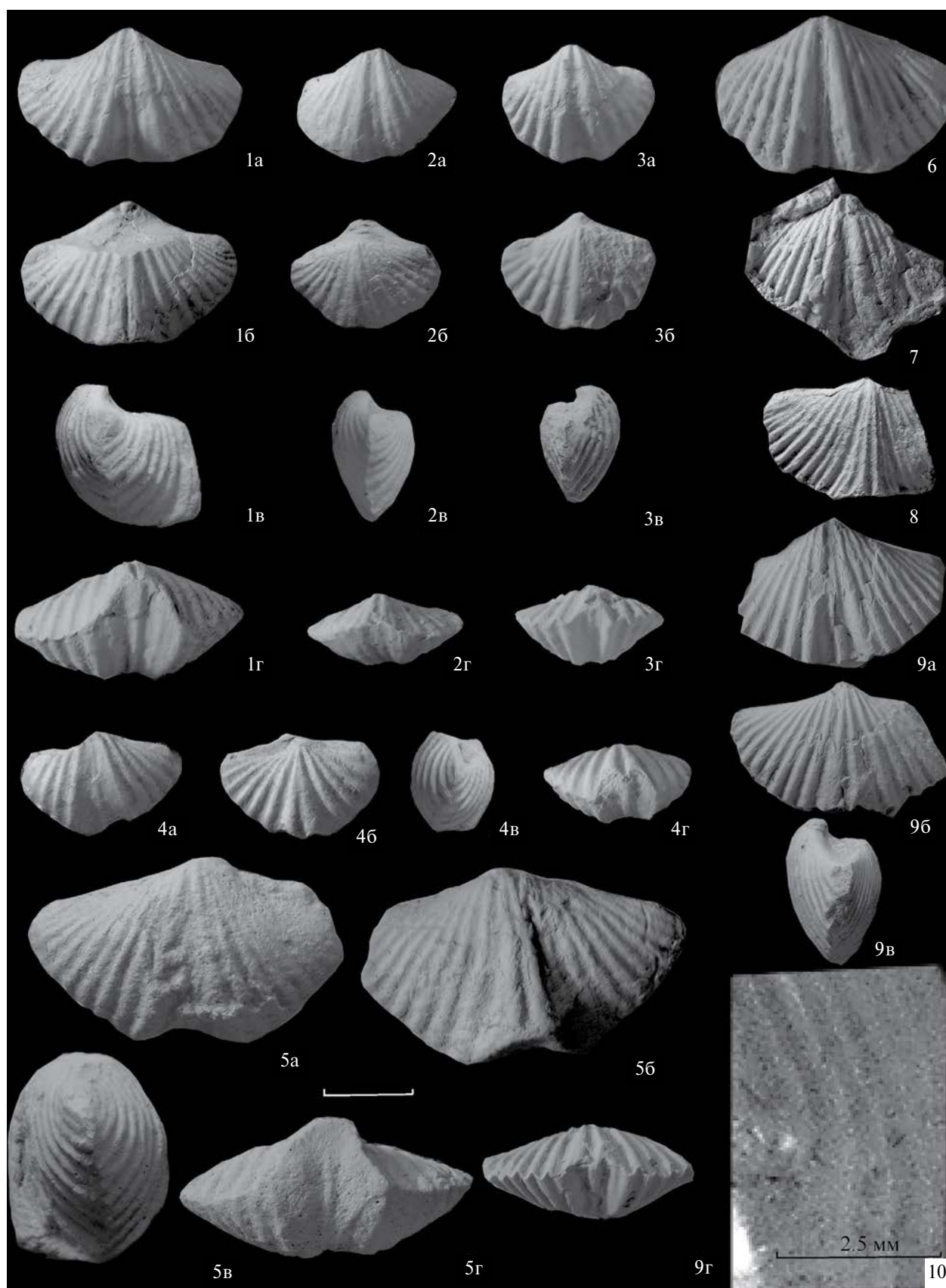
V. V. Baranov¹, A. I. Nikolaev¹

¹*Diamond and Precious Metals Geology Institute, Siberian Branch,
Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677980 Russia*

From the Lower Devonian beds of North-East Asia (Tas-Khayakhtakh, Ulakhan-Sis, Sette-Daban, and Selennyakh Ridges), new taxa of spiriferids of the subfamily Howellellinae are described: *Afanasjevipirifer* gen. nov. with type species *A. mercuriformis* Kulikov, 1963; *Aldanispirifer selennyakhensis* sp. nov. and *Talyndzhaspirifer* gen. nov. with the type species *T. latus* sp. nov.

Keywords: Lower Devonian, spiriferids, Brachiopoda, North-East Asia





УДК 565.3:551.732.2

ОТПЕЧАТОК АДДУКТОРА НА РАКОВИНАХ РАННЕКЕМБРИЙСКОГО ВИДА *SINSKOLUTELLA ORDINATA* (MELNIKOVA, 1983) (BRADORIIDA, CRUSTACEA)

© 2024 г. Л. М. Мельникова*

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

*e-mail: lmelnik@paleo.ru

Поступила в редакцию 13.06.2023 г.

После доработки 05.07.2023 г.

Принята к публикации 05.07.2023 г.

У брадориид *Sinskolutella ordinata* (Melnikova, 1983) из уникального Синского местонахождения (нижний кембрий Сибирской платформы) в передней половине раковины обнаружено крупное округлое пятно, идентифицированное как отпечаток мускула аддуктора. Дополнена характеристика пор на поверхности створок этого вида. Очертания, размеры раковин и развитие крупного мускульного отпечатка указывают на возможное родство синсколютелл с представителями остракоид отряда *Leperditiscopida*, известного с ордовика и получившего широкое распространение в силуре и девоне.

Ключевые слова: брадорииды, *Sinskolutella ordinata*, мускул-аддуктор, окаймленные поры, Сибирская платформа, местонахождение Синское, нижний кембрий, ботомский ярус, синская свита

DOI: 10.31857/S0031031X24010073, EDN: FPYZWM

ВВЕДЕНИЕ

Представленный в статье материал происходит из уникального местонахождения Якутии “Синское”, входящего в состав заповедника “Ленские столбы”, который принят в список Всемирного наследия ЮНЕСКО (Ископаемые ..., 2010; Природный ..., 2010). Синское местонахождение играет особую роль в понимании фанерозойской биоты, особенностей ее становления и развития на раннем этапе. Отсюда описана синская биота, в составе которой имеется целый ряд исключительных по своей сохранности экземпляров самых разных групп скелетных и мягкотелых животных, а также водорослей (Ivantsov, 1999; Ivantsov, Wrona, 2004; Уникальные ..., 2005; Ivantsov et al., 2005), в том числе и брадориид (Мельникова, 1996, 1998, 2000). При изучении дополнительного материала из основания синской свиты (ботомский ярус нижнего кембрия) в слое, неофициально названном “Водорослевая линза” на правом берегу р. Лена напротив пос. Синское вблизи руч. Аччагый-Туойдах и Улахан-Туойдах (Ivantsov, 1999, с. 456, фиг. 1; Уникальные..., 2005, с. 5, 11, рис. 1, 4), были найдены раковины уже известного вида *Sinskolutella ordinata* (Melnikova, 1983). На них

впервые обнаружен хорошо выраженный мускульный отпечаток, до сих пор не встречавшийся в таком виде у кембрийских брадориид и считавшийся невероятным для этого времени. Новые данные позволили не только расширить характеристику рода, но и предположить возможные связи с представителями отряда *Leperditiscopida* Scott, 1961. Основываясь на морфологическом сходстве раковин синсколютелл и лепердитикопид и принимая во внимание, что лепердитикопиды относятся к остракодам, мы в своих рассуждениях будем сравнивать некоторые признаки синсколютелл, в первую очередь, именно с остракодами как наиболее близкими в морфологическом отношении организмами.

Прежде чем приступить к рассмотрению новых признаков рода *Sinskolutella*, следует отметить, что родовая принадлежность его типового вида *S. ordinata* менялась. Первоначально брадорииды из синской свиты были отнесены к роду *Bradoria* Matthew, 1899 (Григорьева и др., 1983; Мельникова, 1983). После проведенной ревизии кембрийских брадориид Сибирской платформы (Мельникова, 1998, статья была сдана в печать в марте 1997 г.) удалось иначе интерпретировать ряд морфологических признаков вида *ordinata*,

что послужило основанием для установления рода *Sinskolutella*. Почти одновременно при изучении кембрийских брадориид и фосфатоксипид Сев. Америки Д. Сиветер и М. Уильямс (Siveter, Williams, 1997) установили род *Matthoria*, к которому отнесли сибирский вид *ordinata*; характеристика его была уже существенно обновлена, но эта информация еще не была доступна. Т.к. их работа была опубликована раньше, то род *Sinskolutella* стал на тот момент младшим синонимом рода *Matthoria*. Однако признаки рода *Sinskolutella* существенно отличимы от *Matthoria*. К ним относятся: прямой спинной край, сильный наклон продольной оси, ушкообразные спинные углы, заканчивающиеся шипиками, развитие пор или дактилоскопического рисунка на поверхности раковины. Все перечисленные критерии подтверждают самостоятельность рода *Sinskolutella*. Такой же точки зрения придерживаются М. Беттс и др. (Betts et al., 2014).

Последующие целенаправленные сборы в бассейне Лены напротив пос. Синское принесли в итоге около двух сотен экземпляров синсколютелл, в т.ч. и значительно лучшей сохранности. Из всех изученных экземпляров *S. ordinata* на 15-ти обнаружены крупные округлые отпечатки, которые идентифицированы как мускулы-аддукторы, никогда ранее не наблюдавшиеся и не ожидавшиеся у брадориид. Их изучение и интерпретация возможного таксономического и филогенетического значения этого и некоторых других признаков, прежде всего, пор на поверхности раковины, является целью настоящей работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Синсколютеллы изучались исключительно на поверхности образца, т. к. выделить их из породы ни механическим, ни химическим способом не удалось. При механическом препарировании вещество раковины отшелушивается небольшими кусочками; при химическом — большие карапаксы при травлении в кислоте разваливаются на мелкие фрагменты.

Синсколютеллы встречаются в виде скопленных створок разной степени сохранности с окраской от желтовато-коричневой до темно-коричневой. У некоторых экземпляров поверхность карапакса значительно деформирована подобно сильно смятой бумаге (табл. IX, фиг. 2). Это может указывать на то, что раковина изначально была тонкая и слабо минерализованная. Не исключено, что такая особь погибла во время линьки или сразу после нее. Створки ориенти-

рованы на поверхности породы беспорядочно друг относительно друга. Заметной сортировки по размерам нет, размеры раковин колеблются от 6.5 до 10 мм.

Синсколютеллы исследовались на сканирующих электронных микроскопах Cambridge CamScan-4 и Tescan Vega-II (ПИН РАН) и фотографировались с помощью стереомикроскопа Leica M165C. Их изображения представлены на таблицах IX и X. Вещественный анализ химического состава произвольных участков внешней поверхности раковин синсколютелл был проведен на СЭМ Zeiss Evo50 с системой энергодисперсионного микроанализа Inca Energy-350 (Oxford Instruments) (Зайцева Л.В., ПИН РАН). Анализ показал, что основными элементами раковины *S. ordinata* являются кальций и фосфор. Пока неясно, можно ли считать такой состав исходным, или же фосфор появился в результате посмертной фосфатизации раковин. Важно отметить, что в настоящее время фосфатизация раковин брадориид многими авторами считается вторичной, т.е., диагенетического происхождения (Siveter, Williams, 1997; Vannier et al., 2005; Williams et al., 2007; Streng et al., 2008).

Изученная коллекция брадориид хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН, № 4349.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Новыми признаками для вида *S. ordinata* являются отпечаток крупного мускула и окаймленные поры. Рассмотрим подробнее эти признаки.

1.1. Мускульный отпечаток

К виду *Sinskolutella ordinata* относятся крупные раковины лепердитоидного очертания, которое определяется сильным наклоном продольной оси; высокие, выпуклые, куполообразные (этот признак особенно хорошо виден на противотпечатках); равносторчатые; спинной край длинный, прямой; спинные углы острые, иногда слегка уплощены и заканчиваются шипиками; передний конец слабо выдается за линию спинного края, задний оттянут в заднебрюшном направлении и сильно выступает за линию спинного края; вдоль всего свободного края развито широкое уплощенное краевое окаймление, которое суживается к спинным углам; поверхность пористая, причем поры разнородные. Более пристальное изучение новых остатков синсколютелл позволило выявить чрезвычайно важную деталь морфологии карапакса. Установлено, что

немного выше середины высоты раковины и ближе к переднему концу развито крупное округлое или слегка удлинненное яйцевидное пятно, которое по форме, размеру, структуре, расположению на створке является, по нашему мнению, отпечатком прикрепления мускульных тяжей аддуктора.

Как известно, замыкательные мускулы хорошо развиты у всех членистоногих, чьи части тела полностью или частично заключены в двустворчатый или одностворчатый панцирь. К ним относятся все остракоды, несколько групп жаброногих (Branchiopoda; например, двустворчатые листоногие — *Conchostraca* и ветвистоусые раки — *Cladocera*), устроногие рачки (*Cirripedia*), филлокариды (*Phyllocarida*) (полный обзор см.: Vannier et al., 2001). Ориентированный поперек тела мускул-аддуктор раковины сводит створки раковины вместе. Он состоит из отдельных мускульных тяжей, число которых иногда достигает нескольких сотен (Swartz, 1949; Абушик, 1960; Scott, 1961; Adachi, Igo, 1980; Рупперт, 2008; Olempska, 2008). Мускульные отпечатки обычно хорошо сохраняются на раковинах мезозойских и кайнозойских остракод, в меньшей степени — у палеозойских форм, и практически не известны на раковинах кембрийских брадориид. Морфология рубцов аддукторных мышц имеет большое таксономическое значение, как у современных, так и у ископаемых остракод (Грамм, 1984; Huo, Shu, 1985; Yamada, Keyser, 2009; Olempska, 2012). Поэтому каждая новая находка представляет большой интерес, тем более, если это касается брадориид. В некоторых работах по брадоридам упоминалось, что элементы строения раковины, выполняющие функцию их закрывания, у этих ракообразных сохранялись редко и практически недоступны для изучения (Практическое ..., 1990; Siveter, 2008; Williams et al., 2015; Betts et al., 2016 и др.). Однако известно несколько публикаций, в которых имеются указания на предполагаемое наличие мускульного отпечатка у брадориид. Так, например, Е. Ульрих и Р. Басслер (Ulrich, Bassler, 1931, с. 12, 32) отмечали, что на раковинах рода *Walcottella* развит крупный срединный выступ, который, как они указывали: “несомненно, соответствует мускульному пятну ордовикских и силурийских лепердитиид”, но это утверждение недоказательно. У среднекембрийского вида *Liangshanella burgessensis* Siveter et Williams, 1997 в центральной части створок развито почти округлое пятно, состоящее из многочисленных мелких ямок. Это образование авторы интерпретировали как возможный след

прикрепления мускула-аддуктора (Siveter, Williams, 1997, табл. 8 фиг. 3; Siveter, 2008). Однако М. Уильямс с соавт. (Williams et al., 2007), характеризуя в своей работе *L. burgessensis*, специально отметили, что, несмотря на большое количество материала, лишь на одном экземпляре сохранились рубцы аддукторного мускула. Более того, в работе С. Хоу и др. (Hou et al., 2002, с. 391) было особо подчеркнуто, что эта находка — “уникальный случай возможного присутствия отпечатка аддукторной мышцы у брадориид”. Также пока остается под вопросом возможность наличия мускула-аддуктора у некоторых видов раннекембрийских брадориид из Китая, у которых отпечатки на раковинах отстоят от субцентральной позиции очень далеко [напр., *Kunmingella douvillei* (Mansuy, 1912), *K. typica* Huo et Shu, 1985, *K. xiaoyangensis* Shu, 1990, *K. bimargmata* Tan et Li, 1988, *Duibianella tuberosa* Zhang, 2007; *Neoduibianella bella* Shu, 1990 и др.] (см. Zhang, 2007, с. 108, рис. 3). По мнению Д. Сиветера (Siveter, 2008), отпечатки, слишком близко расположенные к переднеспинному концу, не свойственны мышцам-аддукторам. Однако следует отметить, что столь высокое расположение мускула-аддуктора можно обнаружить у некоторых других ракообразных, например, у *Nebalia bipes* (Fabricius, 1780) из отряда тонкопанцирных (*Leptostraca*), но не у остракод. Неубедительным также кажется предположение о том, что большое шарообразное утолщение в центральной части раковины некоторых представителей кембрийского рода *Leshanella* Lee, 1975 является местом прикрепления аддуктора (Lee, 1975, с. 57, табл. 5, фиг. 9–14; Huo, Shu, 1985, с. 70, табл. 23, фиг. 9; Huo et al., 1991, с. 89, табл. 7, фиг. 9). В других работах исследователи кембрийской фауны не исключают ситуации, что аддукторная мускулатура, скорее всего, была развита, но не сохранялась после смерти рачка при фоссилизации, особенно у брадориид, которых находят в ископаемом состоянии на поверхности породы в положении “бабочки” (Vannier et al., 1997; Betts et al., 2016; McMenamin, 2020).

В некоторых работах лишь косвенным образом говорится о наличии мускула-аддуктора на раковинах брадориид. Так, например, изучая кембрийский род *Anabarochilina* Abushik, 1960 (Siveter, Williams, 1997; Vannier et al., 1997), авторы отметили, что иногда почти на всей боковой поверхности ядер обнаруживается сеть тонких анастомозирующих линий (*anastomosing lines*) или морщинок, которые были интерпретированы как возможные слепки сосудистой системы (Vannier et al., 1997; Hou et al., 2002). Эти сосу-

ды начинаются из небольшой области, которая, по аналогии с остракодами миодокопидами и лепердитикопидами, находится вблизи места прикрепления аддукторной мышцы, но прямых доказательств для подтверждения наличия мускула-аддуктора у анабарохилин нет.

Мускул-аддуктор на раковинах синсколютелл расположен субцентрично, однако на некоторых образцах изученные экземпляры своим передним концом сильно погружены в породу и создается обманчивое ощущение того, что отпечаток мускула слишком близко расположен к переднему концу створки (табл. X, фиг.1). Это могло бы неправильно повлиять на общее рассуждение о положении мускула-замыкателя. Отпечаток мускула-аддуктора синсколютелл в большинстве случаев выглядит как пятно с мелкоточечной или тонкоизвилистой структурой (табл. IX, фиг. 2б, 3в), что ближе всего к агрегатному типу по терминологии М.Н. Грамма (1984), реже – как гладкое пятно (табл. X, фиг. 3б), но во всех случаях оно оконтурено четким рядом пор. Диаметр отпечатков аддуктора синсколютелл довольно большой (0.9–1.45 мм) и составляет приблизительно 15–18% от длины раковины. Для хорошо сохранившихся экземпляров был подсчитан индекс отпечатка аддуктора (ИОА), который впервые ввел Ф. Адамчак (Adamczak, 1976: AMI – adductor muscle index). ИОА представляет собой отношение длины отпечатка аддуктора (D_{oa}) (т.е., размер мускульного отпечатка параллельно оси раковины) к длине раковины (D), умноженное на 100, т.е., $ИОА = \frac{D_{oa}}{D} \times 100$.

Проведенные нами измерения показали, что во всех случаях ИОА синсколютелл близок к 16.0. Этот показатель вполне сопоставим с ИОА некоторых лепердитикопид. Так, например, в цитируемой выше работе Адамчак указал, что ИОА (AMI) для *Eoleperditia fabulites* равен 17.0, а для *Leperditia* sp. – 15.0 (Adamczak, 1976, с. 308, табл. 2). Действительно, по положению на раковине, очертанию и крупным размерам эти отпечатки у *Sinskolutella ordinata* в первую очередь сравнимы с мускулом-аддуктором крупнораковинных представителей отряда *Leperditicopida* Scott, 1961, относящихся по современной систематике (хотя и условно) к классу остракод (Абушик, 1960, 2015; Berdan, 1984; Vannier et al., 2001; Becker, 2005; Liebau, 2005).

1.2. Поры

Поверхность раковины синсколютелл, за исключением отпечатка мускула, покрыта много-

численными порами. Известно, что такие мельчайшие отверстия являются устьями поровых канальцев, которые пересекают кутикулярный слой стенки карапакса многих членистоногих. Считается, что они связаны с центральной нервной системой самого животного (Sandberg, Plusquellec, 1969; Rosenfeld, 1982). Через поры артропод могут выходить многочисленные сенсорные щетинки (хеты), являющиеся органами осязания (Бронштейн, 1947; Практическое..., 1989; Jacques, 1989; Garm, Watling, 2013; Danielopol et al., 2018). У остракод, как у современных, так и у ископаемых, при закрытых раковинах система поровых каналов гарантировала контакт с внешней средой. У остракод выделяют два типа поровых каналов: (1) – маргинальные (или краевые), расположенные в плоскости сращения наружной и внутренней пластинок створки и проходящие от линии сращения до наружного края и (2) – нормальные поровые каналы (НПК), которые пронизывают кальцифицированную часть клапана более или менее перпендикулярно к ее поверхности. Они могут иметь различные диаметры, продольные и поперечные сечения и форму устьев: открытые и ситовидные (Николаева, 1989; Yamada, 2007; Cohen et al., 2007; Sames, 2011). Особо следует подчеркнуть, что оба типа НПК встречаются у ракообразных всех геологических эпох, начиная уже с кембрия (Melnikova et al., 1997; Мельникова, 2003), а не с ордовика (Schallreuter, 1977, 1980; Грамм, 1984; Schallreuter, Hinz-Schallreuter, 2010; Lord et al., 2020), и до современности (Rosenfeld, Vesper, 1977; Frenzel et al., 2017; Danielopol et al., 2018, 2023 и др.).

При помощи СЭМ на новом материале уточнена характеристика выходов простых НПК на поверхности раковины синсколютелл. Поры синсколютелл открытые, округлой формы. В центральной части боковой поверхности створок развиты поры трех разных диаметров: 1) относительно крупные, диаметром приблизительно 15–24 мкм, 2) мелкие – 8–14 мкм и 3) очень мелкие – 1.7–7 мкм. Мелкие и очень мелкие поры синсколютелл, находящиеся ближе к периферийной части, многочисленны, плотно расположены, между ними развиваются тончайшие короткие ребрышки-морщинки, которые настолько близко расположены друг к другу, что придают поверхности вид шагреновой кожи. Каждая пора окружена валиком (синонимы: воротничок, бортик, губа) с радиально расположенными структурами (рис. 1).

Эти поры можно назвать радиально-окаймленными. Возможно, что такое обрамление не-

обходимо для армирования стенки поровых канальцев. Не исключено также, что сами поры могут выполнять дополнительную функцию по обеспечению механического укрепления экзоскелета, как это наблюдалось на примере микроструктуры экзоскелетов американского омара *Homarus americanus* и атлантического голубого краба *Callinectes sapidus* (Cheng et al., 2008). Окаймляющие структуры не являются чем-то уникальным. Подобное радиальное обрамление пор можно наблюдать, например, у раннекембрийского вида брадориид *Liangshanella circimbolina* Topper, Skovsted, Brock et Paterson, 2011 из Южной Австралии (Topper et al., 2011, фиг. 5D, E); на экзокринных порах [“exocrine” pores по терминологии Е. Олемпска (Olempska, 2008, фиг. 7–7, 8, 9)] среднедевонского вида остракод из Польши *Kozlowskiella corbis* (Dahmer, 1927); у раннеплейстоценового вида из

Японии *Johnnealella nopporensis* Hanai et Ikeya, 1991 (Hanai, Ikeya, 1991, фиг. 8–4 a, b); или у современных *Reggiericythere dimorphica* (Whatley, Moguilevsky, Chadwick, Toy et Ramos, 1998) из осадков Бразильского континентального шельфа (Aiello et al., 2004, табл. 2, фиг. 11) и *Bicornucythere misumiensis* Nakamura et Tsukagoshi, 2022 (Nakamura, Tsukagoshi, 2022, с. 583, фиг. 11G, H) из многочисленных морских местонахождений вокруг Японии. Интересным также представляется образование похожих структур у некоторых кембрийских агностид (Naimark, Chaika, 2022, фиг. 12 D), а также на брешических раковинах лингулидных брахиопод *Homotreta gorjanskii* (Pelman, 1973) (Kouchinsky et al., 2022, с. 360, фиг. 9: F₃, F₄).

Какова была биологическая функция этих разноразмерных пор на раковинах синсколутелл и предположительно выходящих из них сенсилл

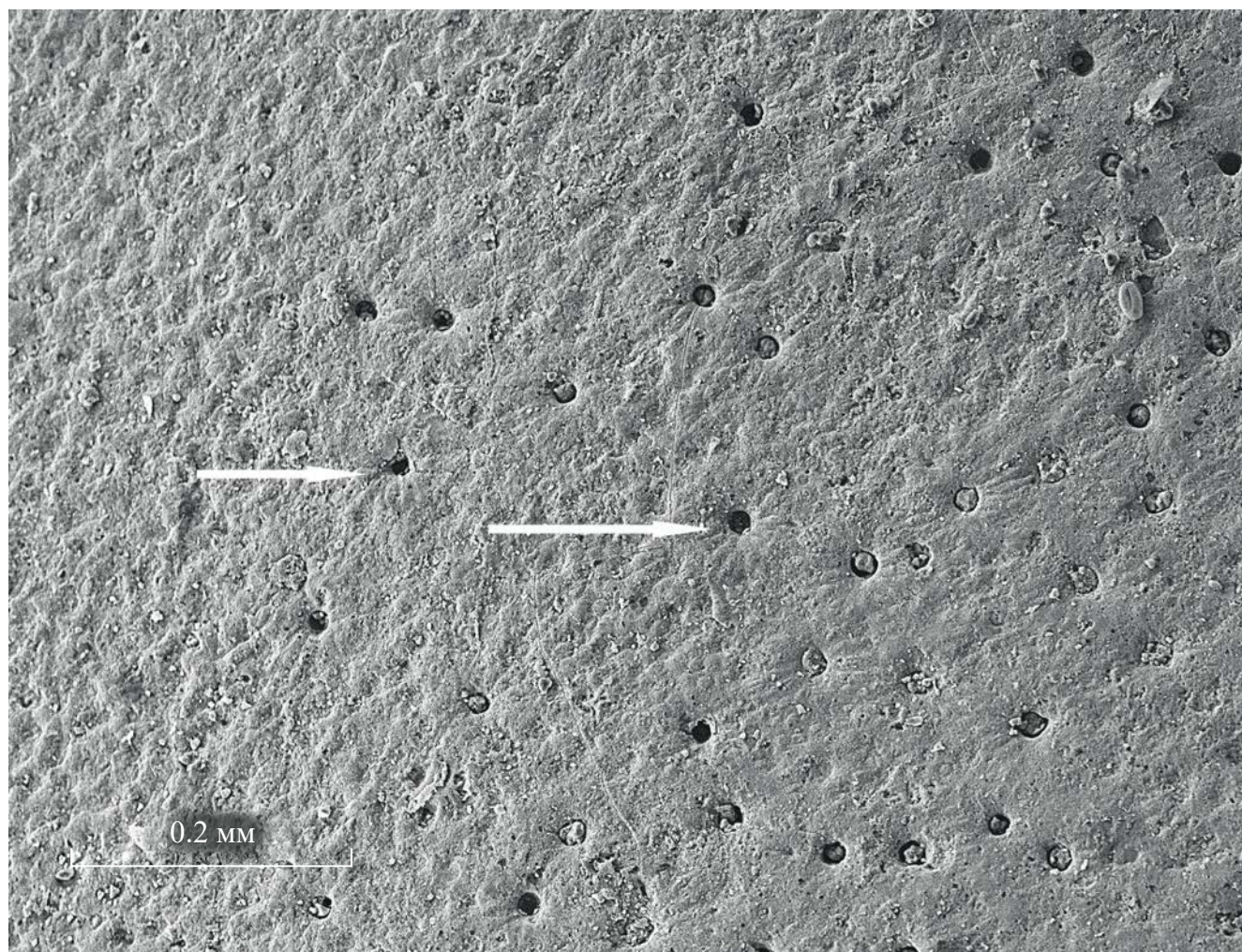


Рис. 1. Поры на поверхности створки *Sincolutella ordinata*, окруженные валиком с радиально расположенными структурами (показано стрелками).

или щетинок, пока не удалось выяснить. Тем более что даже для современных остракод пока неизвестно ни одного исследования, однозначно устанавливающего функцию нормальных поровых каналов (Lord et al., 2020). Надо надеяться, что по мере накопления информации, функции пор станут более понятными.

2. Сравнение *Sinskolutella ordinata* с некоторыми представителями отряда *Leperditicopida*

Рассматриваемые в данной работе синсколютеллы демонстрируют ряд морфологических признаков, позволяющих сравнить их с представителями отряда *Leperditicopida*. Сопоставление некоторых кембрийских брадориид с лепердитикопидами имеет длительную историю. Видимо, не случайно на начальном этапе изучения брадориид их часто сравнивали с ракушковыми ракообразными и некоторых из них относили или к роду *Leperditia*, или (реже) к роду *Isoschilina* (Linnarsson, 1869; Hicks, 1871; Ford, 1873; Walcott, 1887; Groom, 1902; Jones, 1902; Matthew, 1902; Chapman, 1918; Ulrich, Bassler, 1931; Cobbold, 1936; Frederickson, 1946 и др.), причем основанием для их сравнения считалась сходная форма карапакса и похожий внешний орнамент. Однако в дальнейшем их родовая принадлежность была изменена (Jones, McKenzie, 1980; Siveter, Williams, 1997; Мельникова, 1998; Streng, Geyer, 2019).

Основанием для сравнения синсколютелл и некоторых *Leperditicopida* являются следующие признаки: специфическое лепердитоидное очертание; длинный прямой спинной край; ушкообразные спинные углы, иногда заканчивающиеся шипиками (для сравнения см. ордовикский вид *Ceratoleperditia kentuckyensis* (Ulrich, 1891) (Berdan, 1984, с. J29, табл. 7, фиг. 16–21); очень крупные размеры карапакса, для открывания и закрывания которого, как и в случае с лепердитикопидами, требовались значительные усилия, обусловившие развитие сильного мускула-аддуктора, состоящего из многочисленных мускульных тяжей; сопоставимые значения ИОА; широкое краевое уплощение вдоль всего свободного края (этот признак идентичен только уплощенной прикраевой зоне лепердитикопидных остракод подотряда *Isoschilinoscopina*); равностворчатость (также сравнимо с подотрядом *Isoschilinoscopina*, которые почти равностворчатые).

Не только морфологические признаки, но и условия обитания синсколютелл и лепердитикопид проявляют черты сходства. Обзор сре-

ды обитания сопутствующей фауны и флоры синсколютелл показывает, что большинство организмов являлось элементами единого сообщества, связанного с фотическими сублиторальными обстановками (Уникальные..., 2005). Для лепердитикопид известно, что они предпочитали занимать очень мелководные маргинальные местообитания (приливные отмели, лагуны, заливчики или эстуарные комплексы). Большинство лепердитикопид вело эпибентический образ жизни и, вероятно, питалось детритом, а также было приспособлено к соскабливанию верхнего слоя с водорослей (Berdan, 1984; Vannier et al., 2001). Исходя из вышеперечисленных сравниваемых признаков, можно предположить (но пока не доказать), что членистоногие, подобные синсколютеллам, могли дать начало лепердитикопидам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в результате исследований показано:

1. на раковинах *Sinskolutella ordinata* обнаружен отпечаток крупного мускула-аддуктора. Находки являются уникальными, т.к. на кембрийских брадориидах раньше не находили таких четких отпечатков замыкательного мускула;

2. уточнена характеристика выходов простых поровых каналов на поверхности раковины *S. ordinata*. Поры синсколютелл открытые, округлой формы, разноразмерные: крупные, мелкие и очень мелкие. Каждая пора окружена валиком с радиально расположенными структурами;

3. проанализированы признаки, указывающие на сходство *S. ordinata* и некоторых *Leperditicopida*, которые включают в себя: крупные размеры, лепердитоидное очертание карапакса; схожие величину, форму и расположение замыкательного мускула.

Выражаю искреннюю признательность моим коллегам из лаб. древнейших организмов ПИН РАН за благожелательное обсуждение рукописи. Автор также благодарен Р. Ракитову (кабинет приборной аналитики ПИН РАН) за неизменную помощь в работе на СЭМ и в высшей степени ценит конструктивные замечания к статье рецензентов Е.М. Тесаковой и А.Ф. Абушик.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абушик А.Ф. Силурийские остракоды Сибирской платформы // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. 1960. Т. 39. 139 с.

- Абушик А.Ф. Остракоды (Crustacea): некоторые проблемы систематики // Палеонтол. журн. 2015. № 5. С. 33–44.
- Бронштейн З.С. Ostracoda пресных вод // Фауна СССР. Ракообразные. Т. II. Вып. 1. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 339 с.
- Грамм М.Н. Внутренние структуры раковин палеозойских остракод. Л.: Наука, 1984. 72 с.
- Григорьева Н.В., Мельникова Л.М., Пельман Ю.Л. Брахиоподы, остракоды (брадорииды) и проблематика из стратотипического района ярусов нижнего кембрия // Палеонтол. журн. 1983. № 3. С. 54–58.
- Ископаемые стратотипов ярусов нижнего кембрия. М.: ПИН РАН, 2010. 228 с.
- Мельникова Л.М. Класс Crustacea, отряд Bradoriida // Ярусное расчленение нижнего кембрия Сибири. Атлас ископаемых. М.: Наука, 1983. С. 145–146 (Тр. ИГиГ СО АН СССР. Т. 558).
- Мельникова Л.М. Mongolitubulus и родственные организмы // Тез. докл. Всеросс. симп. “Загадочные организмы в эволюции и филогении” М.: ПИН РАН, 1996. С. 96.
- Мельникова Л.М. Ревизия некоторых кембрийских брадориид (Crustacea) Сибирской платформы // Палеонтол. журн. 1998. № 4. С. 36–40.
- Мельникова Л.М. Новый род брадориид (Crustacea) из кембрия Северной Евразии // Палеонтол. журн. 2000. № 2. С. 65–68.
- Мельникова Л.М. Кембрийские Bradoriida (Arthropoda) Малого Каратау (разрез Кыр-Шабакты) // Палеонтол. журн. 2003. № 4. С. 57–61.
- Николаева И.А. Словарь терминов // Практическое руководство по микрофауне СССР. Остракоды кайнозоя. Т. 3. Л.: Недра, 1989. С. 53–68.
- Практическое руководство по микрофауне СССР. Остракоды кайнозоя. Т. 3. Л.: Недра, 1989. 235 с.
- Практическое руководство по микрофауне СССР. Остракоды палеозоя. Т. 4. Л.: Недра, 1990. 356 с.
- Природный парк “Ленские столбы” (Российская Федерация). Номинация для включения в список всемирного культурного и природного наследия ЮНЕСКО. 2010. 120 с.
- Рунперт Э.Э., Фокс Р.С., Барнс Р.Д. Зоология беспозвоночных. Функциональные и эволюционные аспекты. Т.3. Членистоногие. М.: ИЦ “Академия”, 2008. 496 с.
- Уникальные Синские местонахождения раннекембрийских организмов. Сибирская платформа. М.: Наука, 2005. 143 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 284).
- Adachi Sh., Igo H. A new Ordovician leperditiid ostracode from Japan // Proc. Japan. Acad. Ser. B. 1980. V. 56. № 8. P. 504–507.
- Adamczak F. Middle Devonian Podocopida (Ostracoda) from Poland: their morphology, systematics and occurrence // Senckenb. Lethaea. 1976. Bd 57. № 4/6. P. 265–467.
- Aiello G., Coimbra J.C., Barra D. Ruggiericythere, a new shallow marine ostracod genus from Brazil // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 2004. V. 43. № 1–2. P. 71–90.
- Becker G. Functional morphology of Palaeozoic ostracods: phylogenetic implications // Evolution and Diversity of Ostracoda / Eds. N. Ikeya, A. Tsukagoshi, D.J. Horne. Springer, 2005. P. 23–53 (Hydrobiologia. V. 538).
- Berdan J.M. Leperditicopid ostracodes from Ordovician rocks of Kentucky and nearby states and characteristic features of the Order Leperditicopida // Geol. Surv. Prof. Pap. 1984. № 1066-J. 40 p.
- Betts M.J., Topper T.P., Valentine J.L. et al. A new early Cambrian bradoriid (Arthropoda) assemblage from the northern Flinders Ranges, South Australia // Gondwana Res. 2014. V. 25. № 1. P. 420–437.
- Betts M.J., Brock G.A., Paterson J.R. Butterflies of the Cambrian benthos? Shield position in bradoriid arthropods // Lethaia. 2016. V. 49. № 4. P. 478–491.
- Chapman F. Ostracoda from the Upper Cambrian Limestone of South Australia // Proc. R. Soc. Victoria. N. ser. 1918. V. 31. P. 108–112.
- Cheng Liang, Wang Liyun, Karlsson A.M. et al. Image analyses of two crustacean exoskeletons and implications of the exoskeletal microstructure on the mechanical behavior // J. Mater. Res. 2008. V. 23. № 11. P. 2854–2872.
- Cobbold E.S. The Conchostraca of the Cambrian Area of Comley, Shropshire, with a note on a new variety of Atops reticulatus (Walcott) // J. Geol. Soc. Lond. 1936. V. 92. Pt 3. P. 221–235.
- Cohen A.C., Peterson D.E., Maddocks R.F. Ostracoda // The Light and Smith Manual: Intertidal Invertebrates from Central California to Oregon. 4th ed. / Ed. Carlton J.T. Berkeley, Los Angeles: Univ. California Press, 2007. P. 417–446.
- Danielopol D.L., Cabral M.C., Horne D.J. et al. Reconciling diagnostic traits in living and fossil taxa: The taxonomy and evolution of the genus Microceratina (Crustacea, Ostracoda, Cytheruridae) // Zootaxa. 2023. V. 5244. № 4. P. 301–340.
- Danielopol D.L., Cabral M.C., Lord A. et al. Sieve-type pore canals in the Timiriaseviinae – A contribution to the comparative morphology and the systematics of the Limnocytheridae (Ostracoda, Crustacea) // Zootaxa. 2018. V. 4495. № 1. 64 p.
- Ford S.W. Descriptions of new species of fossils from the Lower Potsdam Group at Troy // Amer. J. Sci. Ser. 3. 1873. V. 6. P. 137–140.
- Frenzel P., Ewald J., Pint A. Salinity-dependent sieve pore variability in Cyprideis torosa: an experiment // J. Micropaleontol. 2017. V. 36. № 1. P. 57–62.
- Frederickson E.A. A Cambrian ostracode from Oklahoma // J. Paleontol. 1946. V. 20. № 6. P. 578.
- Garm A., Watling L. The crustacean integument: setae, setules, and other ornamentation // Functional Morphology and Diversity / Eds. Watling L., Thiel M. Oxford: Oxford Univ. Press, 2013. P. 167–198.
- Groom T. On Polyphyma, a new genus belonging to the Leperditidae, from the Cambrian shales of Malvern // Quart. J. Geol. Soc. London. 1902. V. 58. P. 83–88.

- Hanai T., Ikeya N.* Two new genera from the Omma-Man-ganji ostracode fauna (Plio-Pleistocene) of Japan – with a discussion of theoretical versus purely descriptive ostracode nomenclature // *Trans. Proc. Palaeontol. Soc. Japan*. N.S. 1991. № 163. P. 861–878.
- Hicks H.* Descriptions of new species of fossils from the Longmynd rocks of St. David's // *Quart. J. Geol. Soc. London*. 1871. V. 27. P. 384–402.
- Hou Xian-Guang, Siveter D.J., Williams M. et al.* A monograph of the Bradoriid arthropods from the Lower Cambrian of SW China // *Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Earth Sci.* 2002. V. 92. P. 347–409.
- Huo Shicheng, Shu Degan.* Cambrian Bradoriida of South China. Xian: Northwest Univ. Press, 1985. 251 p. [in Chinese].
- Huo Shicheng, Shu Degan, Cui Zhilin.* Cambrian Bradoriida of China. Beijing: Geol. Publ. House, 1991. 249 p. [In Chinese].
- Ivantsov A.Yu.* Trilobite-like arthropod from the lower Cambrian of the Siberian Platform // *Acta Palaeontol. Pol.* 1999. V. 44. № 4. P. 455–466.
- Ivantsov A.Yu., Wrona R.* Articulated palaeoscolecid sclerite arrays from the Lower Cambrian of eastern Siberia // *Acta Geol. Pol.* 2004. V. 54. № 1. P. 1–22.
- Ivantsov A.Yu., Zhuravlev A.Yu., Leguta A.V. et al.* Palaeoecology of the early Cambrian Sinsk biota from the Siberian Platform // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2005. V. 220. № 1–2. P. 69–88.
- Jacques F.* The setal system of crustaceans: Types of setae, groupings, and functional morphology // *Functional Morphology of Feeding and Grooming in Crustacea* / Eds. Felgenhauer B.E., Watling L., Thistle A.B. Rotterdam: Balkema, 1989. P. 1–13.
- Jones P.J., McKenzie K.G.* Queensland Middle Cambrian Bradoriida (Crustacea): new taxa, palaeobiogeography and biological affinities // *Alcheringa*. 1980. V. 4. P. 203–225.
- Jones T.R.* Notes on Dr. W.G. Matthew's Cambrian Ostracods from Northeastern America // *Geol. Mag. Ser. 4*. 1902. V. 9. P. 401–403.
- Kouchinsky A., Alexander R., Bengtson S. et al.* Early–middle Cambrian stratigraphy and faunas from northern Siberia // *Acta Palaeontol. Pol.* 2022. V. 67. № 2. P. 341–464.
- Lee (Li) Y.-w.* Cambrian ostracodes and their new knowledge from Nichuan, Yunnan and Shaanxi // *Stratigr. Palaeontol. Pap.* 1975. № 2. P. 37–72. [In Chinese].
- Liebau A.* A revised classification of the higher taxa of the Ostracoda (Crustacea) // *Evolution and Diversity of Ostracoda* / Eds. Ikeya N., Tsukagoshi A., Horne D.J. Springer, 2005. P. 115–137 (*Hydrobiologia*. V. 538).
- Linnarsson J.G.O.* Om Vestergötlands Cambriska och Siluriska Aflagringar // *Kongl. Sven. Vet. Akad. Handl.* 1869. V. 8. № 2. P. 1–89.
- Lord A.R., Cabral M.C., Danielopol D.L.* Sieve-type normal pore canals in Jurassic ostracods: A review with description of a new genus // *Acta Palaeontol. Pol.* 2020. V. 65. № 2. P. 313–349.
- Matthew G.F.* Ostracoda of the basal Cambrian rocks in Cape Breton // *Can. Rec. Sci.* 1902. V. 8. P. 437–470.
- McMenamin M.A.S.* Bradoriids (Arthropoda) and the Cambrian diversification // *Geosciences*. 2020. V. 10. № 4. 119 p.
- Melnikova L.M., Siveter D.J., Williams M.* Cambrian Bradoriida and Phosphatocopida (Arthropoda) of the former Soviet Union // *J. Micropalaeontol.* 1997. V. 16. P. 179–191.
- Naimark E.B., Chaika S.Yu.* Cuticle and cuticular sensilla in Agnostina // *BioRxiv Preprint*.
<https://doi.org/10.1101/2022.03.25.485613>
- Nakamura D., Tsukagoshi A.* Morphological types of male copulatory organs of *Bicornucythere bisanensis* (Ostracoda, Crustacea) and the description of a new *Bicornucythere* species // *Zootaxa*. 2022. V. 5134. № 4. P. 569–587.
- Olempska E.* Soft body-related features of the carapace and the lifestyle of Paleozoic Beyrichioidean Ostracodes // *J. Paleontol.* 2008. V. 82. № 4. P. 717–736.
- Olempska E.* Morphology and affinities of Eridostracina: Palaeozoic ostracods with moult retention // *Hydrobiologia*. 2012. V. 688. P. 139–165.
- Rosenfeld A.* Distribution patterns and development of sieve-pores in two Recent ostracode species source // *Micropaleontol.* 1982. V. 28. № 4. P. 372–380.
- Rosenfeld A., Vesper B.* The variability of the sieve-pores in recent and fossil species of *Cyprideis torosa* (Jones, 1850) as an indicator for salinity and palaeosalinity // *Aspects of Ecology and Zoogeography of Recent and Fossil Ostracoda*. Proc. of the 6-th Intern. Ostracoda Symp. Saalfelden (Salzburg), 1976. P. 55–67.
- Sames B.* Glossary of morphologic terms of late Mesozoic nonmarine Ostracoda, relevant to Theriosynoecum Branson 1936 and Cypridea Bosquet 1852 // *Micropaleontol.* 2011. V. 57. № 4–5. P. 433–454.
- Sandberg Ph.A., Plusquellec P.L.* Structure and polymorphism of normal pores in cytheracean Ostracoda (Crustacea) // *J. Paleontol.* 1969. V. 43. № 2. P. 517–521.
- Schallreuter R.E.L.* On *Miehlkella cribroporata* Schallreuter gen. et. sp. nov. // *A Stereo-Atlas of Ostracod Shells*. 1977. V. 4. № 2. P. 9–16.
- Schallreuter R.E.L.* On *Klimphores planus* Schallreuter // *A Stereo-Atlas of Ostracod Shells*. 1980. V. 7. № 2. P. 9–16.
- Schallreuter R., Hinz–Schallreuter I.* Sexual dimorphism and pore systems in Ordovician ostracodes // *Acta Palaeontol. Pol.* 2010. V. 55. № 4. P. 741–760.
- Scott H.W.* Shell morphology of Ostracoda // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt Q. Arthropoda 3 / Ed. Moore R.C. Boulder–Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1961. P. 21–37.
- Siveter D.J.* Ostracods in the Palaeozoic? // *Senckenb. Lethaea*. 2008. V. 88. № 1. P. 1–9.
- Siveter D., Williams M.* Cambrian bradoriid and phosphatocopid arthropods of North America // *Spec. Pap. Palaeontol.* 1997. № 57. P. 1–69.

- Streng M., Ebbestad J.O.R., Moczyłowska M.* A Walcottella-like bradoriid (Arthropoda) from the lower Cambrian of Sweden // GFF. 2008. V. 130. P. 11–19.
- Streng M., Geyer G.* Middle Cambrian Bradoriida (Arthropoda) from the Franconian Forest, Germany, with a review of the bradoriids described from West Gondwana and a revision of material from Baltica // Paläontol. Z. 2019. V. 93. P. 567–591.
- Swartz, F.M.* Muscle marks, hinge and overlap features, and classification of some Leperditidae // J. Paleontol. 1949. V. 23. № 3. P. 306–327.
- Topper T.P., Skovsted C.B., Brock G.A. et al.* The oldest bivalved arthropods from the early Cambrian of East Gondwana: Systematics, biostratigraphy and biogeography // Gondwana Res. 2011. V. 19. № 1. P. 310–326.
- Ulrich E.O., Bassler R.S.* Cambrian bivalved Crustacea of the Order Conchostraca // Proc. U.S. Nat. Mus. 1931. V. 78. Pt 4. 130 p.
- Vannier J., Williams M., Siveter D.J.* The Cambrian origin of the circulatory system of crustaceans // Lethaia. 1997. V. 30. P. 169–184.
- Vannier J., Shang Qi W., Coen M.* Leperditicopid arthropods (Ordovician-Late Devonian): functional morphology and ecological range // J. Paleontol. 2001. V. 75. № 1. P. 75–95.
- Vannier J., Williams M., Álvaro J.J. et al.* New Early Cambrian bivalve arthropods from southern France // Geol. Mag. 2005. V. 142. № 6. P. 751–763.
- Walcott Ch.D.* Fauna of the “Upper Taconic” of Emmons, in Washington County, N.Y. // Amer. J. Sci. 1887. V. 34. P. 187–199.
- Williams M., Siveter D.J., Popov L.E. et al.* Biogeography and affinities of the bradoriid arthropods: Cosmopolitan microbenthos of the Cambrian seas // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2007. V. 248. № 1–2. P. 202–238.
- Williams M., Vandenbroucke T.R.A., Perrier V. et al.* A link in the chain of the Cambrian zooplankton: bradoriid arthropods invade the water column // Geol. Mag. 2015. V. 152. № 5. P. 923–934.
- Yamada Sh.* Ultrastructure of the carapace margin in the Ostracoda (Arthropoda: Crustacea) // Hydrobiologia. 2007. V. 585. P. 201–211.
- Yamada Sh., Keyser D.* Cuticle formation of the adductor muscle attachment in a podocopid ostracod, as an example of a calcified arthropod // Paleontol. Res. 2009. V. 13. № 2. P. 103–118.
- Zhang X.G.* Phosphatized bradoriids (Arthropoda) from the Cambrian of China // Palaeontogr. Abt. A. 2007. Bd 281. Lfg. 4–6. P. 93–173.

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–3. *Sinskolutella ordinata* (Melnikova, 1983): 1 – экз. ПИН, № 4349/571, две створки на поверхности породы: 1а – общий вид, 1б – увеличенный фрагмент створки с мускульным пятном; 2 – экз. ПИН, № 4349/595, LV сбоку: 2а – общий вид, 2б – увеличенный фрагмент створки с мускульным пятном; 3 – экз. ПИН, № 4349/572, LV неполной сохранности сбоку: 3а – общий вид, 3б, 3в – увеличенный фрагмент створки с мускульным пятном с разным увеличением; Республика Саха (Якутия), Сибирская платформа, местонахождение “Синское”, среднее течение р. Лена, правый берег, в 2.5 км от устья ручьев Ачкагый-Туойдах и Улахан-Туойдах; нижний кембрий, ботомский ярус, синская свита, зона *gurarii*. Обозначения: LV – левая створка, ms – след прикрепления мускула-аддуктора.

Объяснение к таблице X

Фиг. 1–3. *Sinskolutella ordinata* (Melnikova, 1983): 1 – экз. ПИН, № 4349/573, две створки, частично погруженные в породу; 2 – экз. ПИН, № 4349/574, LV сбоку; 3 – экз. ПИН, № 4349/577, фрагмент LV сбоку: 3а – общий вид, 3б – увеличенный фрагмент створки с мускульным пятном; Республика Саха (Якутия), Сибирская платформа, местонахождение “Синское”, среднее течение р. Лена, правый берег, в 2.5 км от устья ручьев Ачкагый-Туойдах и Улахан-Туойдах; нижний кембрий, ботомский ярус, синская свита, зона *gurarii*. Обозначения: LV – левая створка, ms – след прикрепления мускула-аддуктора.

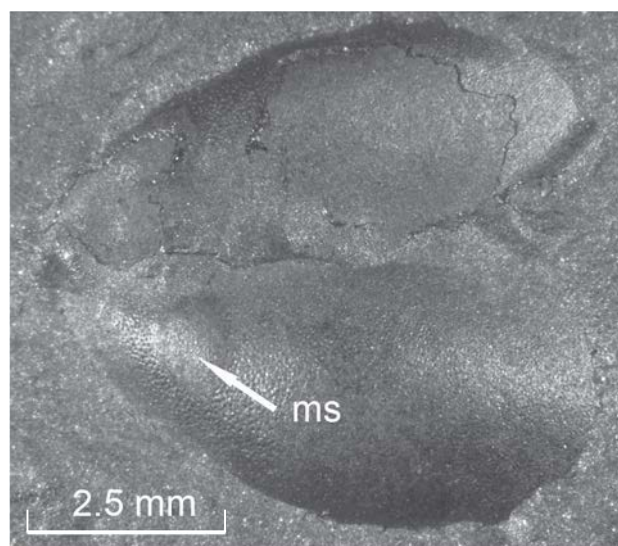
Adductor Scar on the Shells of the Early Cambrian Species *Sinskolutella ordinata* (Melnikova, 1983) (Bradoriida, Crustacea)

L. M. Melnikova

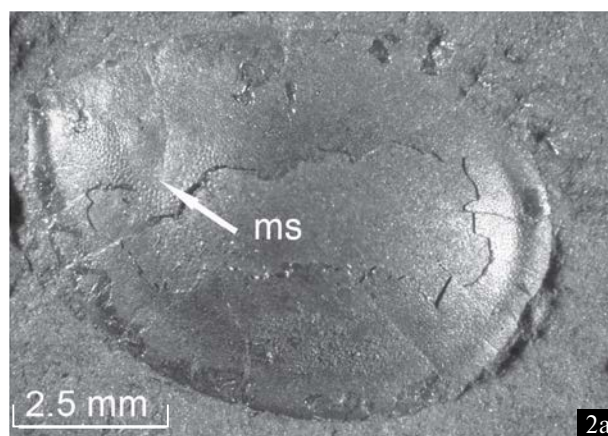
Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

In bradoriids *Sinskolutella ordinata* (Melnikova, 1983) from the unique Sinsk locality (Lower Cambrian of the Siberian Platform), a large round spot was found in the anterior half of the shell, identified as the adductor muscle scar. Additional characteristics of the pores on the valves of this species are described. Similarities in the outline, shell size, and development of a large muscle scar suggest that *sinskolutellas* are related to ostracods of the order Leperditicopida, known from the Ordovician and widely diversified during the Silurian and Devonian.

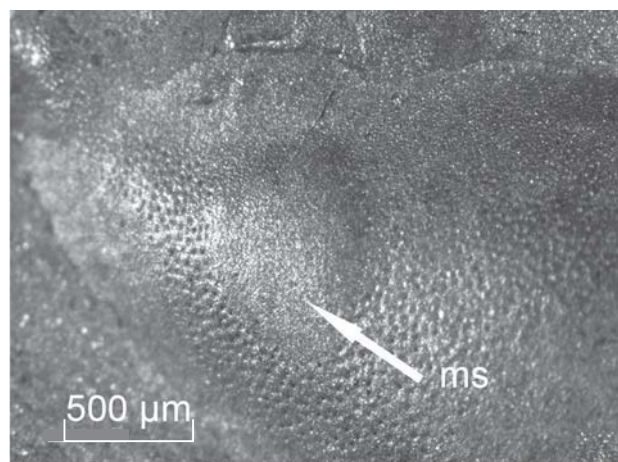
Keywords: bradoriids, *Sinskolutella ordinata*, adductor muscle, rimmed pores, Siberian Platform, Sinsk locality, Lower Cambrian, Botomian Stage, Sinsk Formation



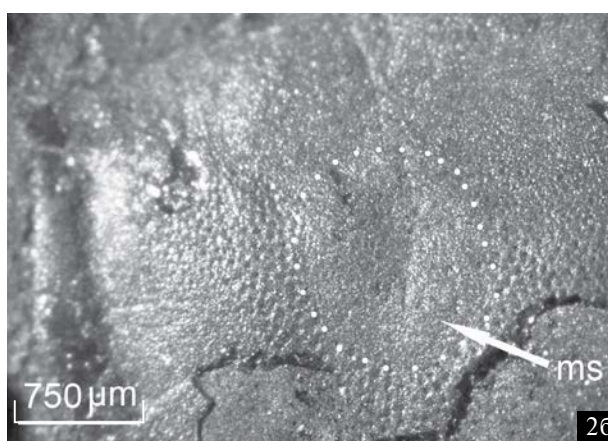
1a



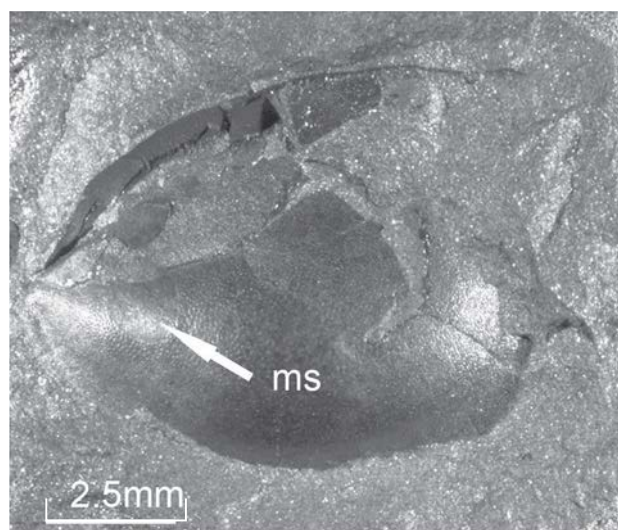
2a



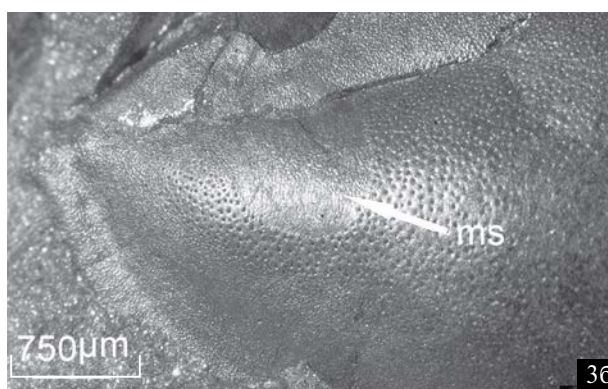
1b



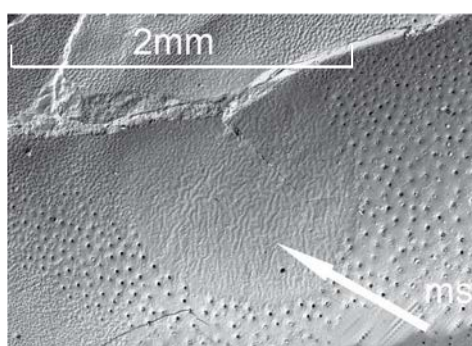
2b



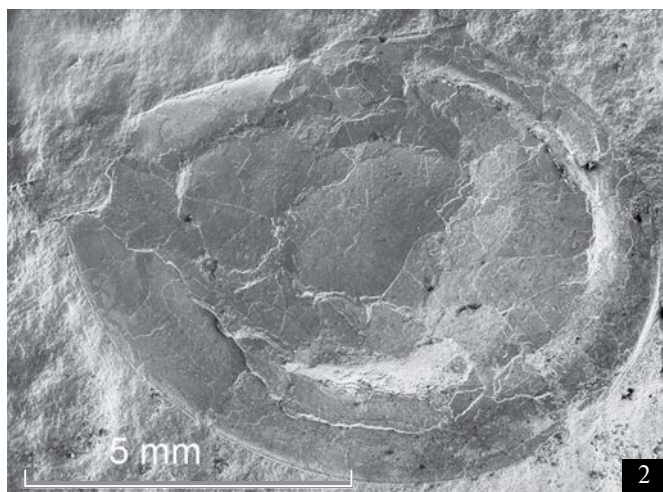
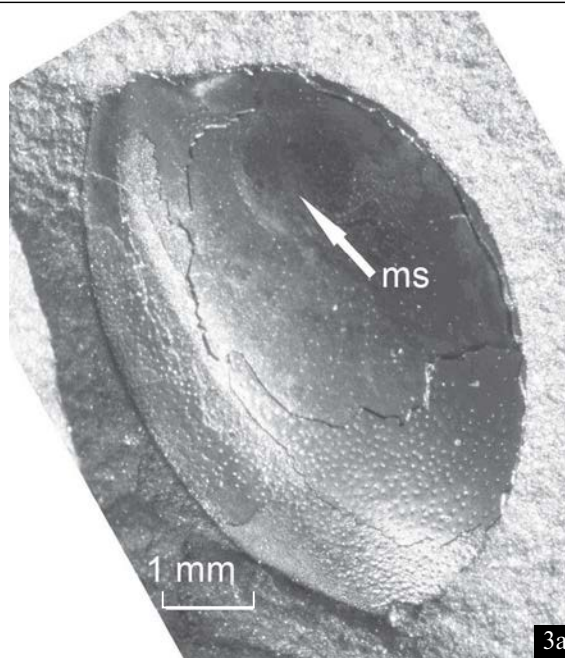
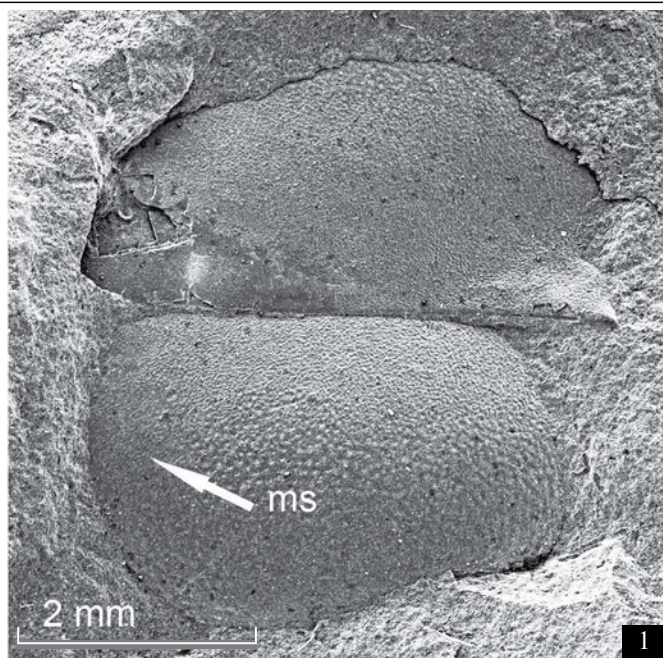
3a



3b



3b



УДК 565.7:551.736.1-2(470)

PERMOSIALIDAE (INSECTA: PALAEOMANTEIDA): СОСТАВ, СИСТЕМА И РОДСТВЕННЫЕ ОТНОШЕНИЯ

© 2024 г. Д. С. Аристов^a, А. П. Расницын^{a, b, *}

^aПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

^bМузей естественной истории, Лондон, SW7 5BD Великобритания

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

Поступила в редакцию 13.06.2023 г.

После доработки 05.07.2023 г.

Принята к публикации 05.07.2023 г.

Рассмотрен состав отряда Palaeomanteida на уровне семейства, и ревизовано семейство Permosialidae. Составлены определительные таблицы семейств отряда и родов и видов Permosialidae, приведены синонимика и унифицированные описания родов и видов пермосиалид. Отмечены однообразный состав семейства с постоянным доминированием типового рода, единственного найденного в начале и в конце времени существования семейства (в позднем кунгуре и в триасе) и широкое распространение Permosialidae в Ангариде и только в ней, кроме единственной находки в Австралии.

Ключевые слова: Miomoptera, Palaeomanteidae, Epimastacidae, Permonkidae, Permembiiidae, Ангарида

DOI: 10.31857/S0031031X24010083, **EDN:** FPXKND

Первый представитель вымершего, преимущественно пермского семейства Permosialidae, *Permosialis paucinervis* Martynov, 1928, был описан А.В. Мартыновым (Martynov, 1928) в отряде Megaloptera, а близкий вид (*Palaeomantopsis furcatella* Martynov, 1928) был отнесен к *Miomoptera incertae sedis*. Позднее Permosialidae относили к отряду Megaloptera (Мартынов, 1933; Мартынова, 1952, 1961, 1962), насекомым неясного положения (Carpenter, 1992) или отряду Palaeomanteida (= *Miomoptera*) (Расницын, 1980а, б; Rasnitsyn, 2002; Novokshonov, Zhuzhgorova, 2004; Rasnitsyn, Aristov, 2013). Представителей семейства в принимаемом нами объеме описывали Мартынов (1933; Martynov, 1928), О.М. Мартынова (1952, 1961), Е. Рик (Riek, 1968), С.Ю. Стороженко и В.Г. Новокшенов с соавт. (Стороженко, 1991, 1992а, б; Storozhenko, Novokshonov, 1999; Новокшенов, Расницын, 2001; Novokshonov, Zhuzhgorova, 2004), Д.С. Аристов и А.П. Расницын (Rasnitsyn, Aristov, 2013; Aristov, Rasnitsyn, 2022; Аристов, Расницын, 2023а, б). Настоящей статьей мы завершаем ревизию семейства, начатую двумя последними из перечисленных публикаций.

Авторы признательны С.Ю. Стороженко (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) и В.Д. Ива-

нову, С.-Петербургский государственный ун-т (СПбГУ) за конструктивную критику предыдущих версий работы и важные рекомендации. Работа поддержана грантом РНФ № 21–14–00284.

ГРАНИЦЫ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ СЕМЕЙСТВА PERMOSIALIDAE

Объем и границы семейства Permosialidae до сих пор не устоялись. Семейство было установлено в отряде Megaloptera с двумя видами одного рода (Martynov, 1928) и затем перенесено Риком в отряд *Miomoptera* (в типифицированном виде *Palaeomanteida* Rohdendorf, 1977) (Riek, 1976). Оно быстро увеличивалось в объеме за счет новоописаний (Мартынова, 1952, 1961; Riek, 1968; Новокшенов, Расницын, 2001; Rasnitsyn, Aristov, 2013; Aristov, Rasnitsyn, 2022; Аристов, Расницын, 2023а, б) и перемещения сюда видов из других отрядов насекомых (Storozhenko, Novokshonov, 1999). Число родов также росло: Рик (Riek, 1976) насчитывал в нем три рода: *Permosialis* Martynov, 1928, *Permonikia* Kukalová, 1963 и *Permonka* Riek, 1976. Расницын (1977) сначала включал в пермосиалид два рода (*Permosialis* и *Sindomioptra* Rasnitsyn, 1977 = *Epimastax* Martynov, 1928), затем пять (Расницын, 1980а: *Permo-*

sialis, Epimastax, Permonka, Permonia Kukalová, 1963 и Permonikia Kukalová, 1963). Стороженко и Новокшонов (Storozhenko, Novokshonov, 1999) насчитывали уже семь родов: Permosialis, Epimastax, Permonka Riek, 1973 (=Perloblatta Storozhenko, 1992), Permonia, Permonikia, Sarbalopterodes Storozhenko, 1991 и Tologoptera Storozhenko, 1992. Последние два рода позже были синонимизированы с Permosialis (Rasnitsyn, Aristov, 2013). Расницын и Аристов (Rasnitsyn, Aristov, 2013) также добавили сюда еще два рода, Balymotikha Rasnitsyn et Aristov, 2013 и Onthomastax Rasnitsyn et Aristov, 2013. Наконец, Аристов и Расницын (2023a) перенесли в Permosialidae из Palaeomanteidae род Palaeomantopsis Martynov, 1928. Вопреки всему этому, Ф. Карпентер не признал семейство Permosialidae и отнес род Permosialis к Neoptera: order uncertain (Carpenter, 1992, с. 501).

Не менее прихотливо менялись взгляды на положение семейства в системе. Как уже упоминалось, пермосиалиды были описаны в составе отряда Megaloptera и долго оставались в его составе, пока Рик (Riek, 1976) и Расницын (1977) независимо не обосновали их принадлежность отряду Miomoptera (= Palaeomanteida). Этот отряд первоначально (Martynov, 1927) включал в себя шесть семейств, впоследствии признанных не родственными: Palaeomantidae Handl. (= Palaeomanteidae), Delopteridae Sell. (= Palaeomanteidae), Lecoriidae Handl. (= Lemmatophoridae), Lemmatophoridae Sell., Probnisidae Sell., Liomopteridae Sell. (Carpenter, 1992; Rasnitsyn, Aristov, 2013; Aristov, 2015). Эти семейства, кроме двух первых, ныне перенесены в забытый вымерший отряд Reculida Handlirsch, 1806, представляющий одну из групп низших гриллоновых насекомых (Gryllones = Polyneoptera) и объединяющий значительную часть бывшего отряда Paraplecoptera (Aristov, 2015).

Р. Тильярд (Tillyard, 1928) не признавал Miomoptera и настаивал, что Delopteridae близки к сеноедам (Psocoptera), а не к Paraplecoptera, куда в те времена относили Lemmatophoridae Handlirsch, 1906, Liomopteridae Sellards, 1909 и Probnisidae Sellards, 1909 (Aristov, 2015). Позже Мартынов (1937) и Карпентер (Carpenter, 1939) приняли эту точку зрения (Мартынов при этом сохранил отряд Miomoptera в прежнем составе). В эти же годы Тильярд (Tillyard, 1937) включил в Miomoptera свое новое семейство Permembiiidae Tillyard, 1937: это решение, встречавшее возражения (напр., Мартынова, 1961), впоследствии было подтверждено (Kukalová, 1963; Aristov, Rasnitsyn, 2009).

В отряд Miomoptera также было добавлено семейство Archaeomiopteridae Güthorl, 1939 (Güthorl, 1939); это предложение было первоначально принято (Мартынова, 1961, 1962; Carpenter, 1992), но затем оставлено из-за недостаточной сохранности единственного отпечатка Archaeomioptera carbonaria Güthorl, 1939 (Расницын, 1980a, б). Карпентер дополнительно включил в Miomoptera семейство Metropatoridae Handlirsch, 1906, резко отличающееся от остальных миомоптер (кроме Archaeomiopteridae) дихотомическим RS (Carpenter, 1992). Это предложение также не нашло поддержки у последующих авторов.

Расницын (1977) описал в составе миомоптер два семейства, Permonkidae Rasnitsyn, 1977 и Palaeomantiscidae Rasnitsyn, 1977, и в семействе Permosialidae – род Sindomioptera Rasnitsyn, 1977, оказавшийся синонимом Epimastax Martynov, 1928, типового рода семейства Epimastacidae Martynov, 1928 (Расницын, 1980a). Впоследствии Расницын многократно менял свое мнение о статусе перечисленных семейств и о структуре отряда миомоптер. В 1980–2002 гг. он различает в отряде три семейства: Palaeomanteidae, Permosialidae (в т.ч. Epimastacidae Martynov, 1928 и недавно им же выделенное семейство Permonkidae) и Palaeomantiscidae (Расницын, 1980a, б; Rasnitsyn, 2002). В 2009 г. в составе отряда восстанавливается семейство Permembiiidae, оказавшееся весьма разнообразным (Aristov, Rasnitsyn, 2009), а в 2013 г. все разнообразие отряда опять было сведено к трем семействам: Palaeomanteidae (в т.ч. Palaeomantiscidae), Permosialidae (в т.ч. Epimastacidae, Permonkidae, Perloblattidae Storozhenko, 1992 и Tologopteridae Storozhenko, 1992) и Permembiiidae из-за недостаточной изученности отряда. Я. Прокоп с соавт. (Prokop et al., 2017) поступили радикально – удалили из отряда все семейства, кроме типового, не уточняя положения в системе исключенных семейств. Но при этом они описали в составе Palaeomanteidae два новых рода, отличающихся от всех миомоптер дихотомическим RS (как у Metropatoridae, см. выше), с чем трудно согласиться.

Сказанное делает очевидным необходимость ревизии не только структуры семейства Permosialidae, но и состава отряда Palaeomanteida. Ревизия отряда в данном случае предполагает формулировку его диагноза, определение состава семейств и их диагностику. Выяснение филогенетических отношений семейств и родов в настоящее время представляется преждевременным.

ОТ РЯД PALAEOMANTEIDA HANDLIRSCH, 1906

Диагноз. Размеры от мелких до крупных (длина переднего крыла 2–26 мм). Глаза в известных случаях от крупных до умеренно мелких. Антенны многочленистые (в некоторых случаях с более чем 10 члениками), нитевидные или щетинковидные, без явных специализаций. Ротовой аппарат грызущий. Передне- и заднегрудь не редуцированы (каждая длиннее половины среднегрудь). Мезовентроплеврон с дискрименом (мезостернум инвагинирован), средние тазики соприкасающиеся. Ноги от коротких до очень тонких и длинных, задние иногда прыгательные (с сильно утолщенными бедрами), лапки четырехчлениковые, реже трех- или пятичлениковые. Положение крыльев в покое крышевидное, иногда низко крышевидное с широко расходящимися назад передними краями, редко плоское с параллельными передними краями справа и слева. Крылья сходные по длине, гетерономные, обычно с умеренно обедненным жилкованием, передние нередко с пятнами (иногда глазчатыми) или перевязями, редко затемненные или с более сложным рисунком. В переднем крыле костальное и субкостальное поля от умеренно широких до умеренно узких. Птеростигма обычно слабая или отсутствует, редко крупная. SC от короткой до очень длинной, обычно впадает в C, нередко с многочисленными передними ветвями. R с R₁, иногда несущим многочисленные передние ветви, и гребенчатым RS. M в основании с M₃ или на некотором отрезке слита с CuA, двуветвистая, но передняя ветвь иногда переходит на RS в качестве его задней ветви. CuA двуветвистая или простая, очень редко с тремя короткими ветвями, обычно выпуклая, но иногда ее ствол и/или ветви слабоогнутые (не столь резко, как в заднем крыле). Анальная область часто образует обособленный клавус, с передним краем, высоко приподнятым над вогнутой CuP; анальных жилок — от двух до пяти. Простые поперечные могут быть многочисленными, но часто они плохо сохраняются. Задние крылья обычно сходного строения, отличаются узкими костальным и субкостальным полями, очень ранним отхождением RS, всегда четко вогнутой CuA, отсутствием клавуса и иногда слегка расширенной анальной областью. Брюшко без ярких специализаций, яйцеклад с третьими створками, образующими ножны. Гениталии самца с крупными гоноксами и подвижными гоностилиями. Развита короткая членистая церка.

Состав. Семейства Palaeomanteidae Martynov, 1928 (поздний карбон — поздняя пермь),

Permosialidae Martynov, 1928 (ранняя пермь — средний или поздний триас), Epimastacidae Martynov, 1928 (пермь), Permonkidae Rasnitsyn, 1977 (поздняя пермь — поздняя юра) и Permembidae Tillyard, 1937 (пермь). Для их разграничения см. определительную таблицу ниже.

Замечания. *Forcinerva tongchuanensis* Hong et Guo, 2003, описанная из среднего триаса (ладинский ярус) Шанси (Китай) в семействе Mesopanorpididae (Mecoptera) (Hong, Guo, 2003) также, скорее всего, относится к отряду Palaeomanteida и, возможно, к семейству Permosialidae. Сомнения связаны (помимо недостаточного качества и некорректной интерпретации изображений) с тем, что, судя по фотографии, SC здесь короче, чем у известных пермосиалид. Принадлежность рода *Forcinerva* Hong et Guo, 2003 к Permembidae исключается двуветвистой CuA, к Permonkidae — сомнительна из-за не суженного (вопреки рисунку) костального поля, а к Epimastacidae — из-за вероятного отсутствия гребня передних ветвей на R. Более надежная идентификация *Forcinerva* требует изучения голотипа.

Представление о филогенетическом положении отряда как о базальной группе насекомых с полным превращением, обоснованное Расницыным (1980а; Rasnitsyn, 2002), остается в силе: по нашему мнению, накопленные с тех пор данные ему не противоречат. Там же сформулированы диагностические отличия отряда от других насекомых с полным превращением — прежде всего, яйцеклад полного состава, как у перепончатокрылых, но при совершенно ином жилковании крыла (гребенчатый RS и двудуветвистые M и Cu).

Обширное семейство Permembidae после ревизии (Aristov, Rasnitsyn, 2009) было лишь дополнено двумя монотипическими родами (Rasnitsyn, Aristov, 2013). Семейства Epimastacidae и Permonkidae монотипические и требуют ревизии на видовом уровне. Ревизия самого большого семейства Palaeomanteidae остро необходима, но слишком трудоемка для настоящего момента, поэтому здесь мы ограничимся анализом состава и структуры семейства Permosialidae. Анализ филогенетических отношений семейств также приходится отложить на будущее.

Определительная таблица семейств отряда Palaeomanteida (по признакам переднего крыла)

1. CuA простая. Передний край крыла прямой, костальное поле узкое Permembidae

- CuA с развилком 2
- 2. R с многочисленными передними ветвями, начиная с уровня вершины SC, SC не заходит за середину крыла, часто очень короткая. CuA выпуклая Epimastacidae
- R максимум с одной ветвью у вершины, SC часто длинная 3
- 3. Крылья складываются плоско на спине, с параллельными передними краями справа и слева. Передний край крыла прямой или почти прямой, костальное поле умеренно или, обычно, вполне узкое. M и CuA свободные (соединены M_5). CuA выпуклая. Permonkidae
- Крылья складываются крышевидно, без широкого перекрывания, если низко крышевидно (почти плоско), то их передние края сильно расходятся назад. Если CuA выпуклая, то M и CuA слиты на большом расстоянии 4
- 4. M+CuA длинная (сопоставима по длине со стволами M и CuA). CuA выпуклая Palaeomanteidae
- M+CuA короткая либо (обычно) отсутствует. CuA вогнутая. Permossialidae

СЕМЕЙСТВО PERMOSIALIDAE MARTYNOV, 1928

Permossialidae: Martynov, 1928, с. 93; Мартынова, 1961, с. 470; 1962 с. 269; Расницын, 1980а, с. 37; Storozhenko, Novokshonov, 1999, с. 2; Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 690.

Типовой род — Permossialis Martynov, 1928.

Диагноз. Крылья широкие, в покое складываются низко крышевидно. В переднем крыле костальное поле умеренно широкое, SC далеко заходит за середину крыла, с передними ветвями, R простой или, редко, с одной передней ветвью, RS с тремя—четырьмя ветвями, M с M_5 или слита с CuA на коротком отрезке, CuA обычно вогнутая (часто не целиком), двуветвистая, клавус выражен относительно слабо. В заднем крыле интеркубитальное поле не расширено и без мощных поперечных, анальная область не расширена. Лапка трехчлениковая.

Состав. Permossialis Martynov, 1928 (ранняя пермь — средний или поздний триас), Palaeomantopsis Martynov, 1928 (средняя—поздняя пермь), Balymotikha Rasnitsyn et Aristov, 2013 (поздняя пермь), Onthomastax Rasnitsyn et Aristov, 2013 (поздняя пермь).

Сравнение. См. определительную таблицу семейств.

Замечание. Обращает на себя внимание широкое распространение семейства в целом и его типового рода в Ангариде (от востока европейской части России до Монголии и Китая). В средне- и позднепермское время пермосиалиды встречаются здесь достаточно регулярно, но нигде более они не отмечены, кроме единственной находки в Австралии. Можно также отметить, что на рубеже перми и триаса не происходит вымирания семейства. В триас переходит только один, самый массовый в перми типовой род с единственным видом, новых родов не возникает.

Определительная таблица родов Permossialidae по переднему крылу

1. Развилка M у основания RS (рис. 2, к) Balymotikha
- Развилка M у развилка RS 2
2. Развилка CuA много базальнее основания RS (рис. 2, л) Onthomastax
- Развилка CuA близ или, обычно, дистальнее основания RS 3
3. RS трехветвистый (рис. 1, а-н; рис. 2, а-и) Permossialis
- RS четырехветвистый (рис. 2, м-о) Palaeomantopsis

Род Permossialis Martynov, 1928

Permossialis: Martynov, 1928, с. 94; Мартынова, 1952, с. 228; 1961, с. 470; 1962, с. 270; Carpenter, 1992, с. 501; Storozhenko, Novokshonov, 1999, с. 4; Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 691.

Sarbalopterodes: Storozhenko, 1991, с. 110 (типовой вид S. frivolus Storozhenko, 1991); Storozhenko, Novokshonov, 1999, с. 3; Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 691.

Tologoptera: Storozhenko, 1992б, р. 126 (типовой вид T. mongolica Storozhenko, 1992); Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 691.

Типовой вид — Permossialis paucinervis Martynov, 1928.

Диагноз. Переднее крыло с трехветвистым RS. Развилка M и CuA близ или дистальнее основания RS.

Состав. P. asiatica O. Martynova, 1952, P. bayda Aristov et Rasnitsyn, 2022, P. belebei Aristov et Ras-

nitsyn, 2022, *P. belmontensis* Riek, 1968, *P. frivola* (Storozhenko, 1991), *P. latiformis* Martynova, 1952, *P. martynovae* Aristov et Rasnitsyn, 2023, *P. matutina* O.Martynova, 1961, *P. mongolica* Aristov et Rasnitsyn, 2023, *P. paucinervis* Martynov, 1928, *P. perfecta* O.Martynova, 1952, *P. postumus* Aristov et Rasnitsyn, 2023, *P. punctimaculosa* Novokshonov et Rasnitsyn, 2001, *P. triassica* Novokshonov et Zhuzhgova, 2004, *P. ualentovae* Novokshonov et Zhuzhgova, 2004, *P. udmurtensis* Rasnitsyn et Aristov, 2013, *P. virgata* Aristov et Rasnitsyn, 2023, *P. vizzya* Aristov et Rasnitsyn, 2023, *P. zavialovensis* Rasnitsyn et Aristov, 2013 из перми (кунгурский — вятский ярусы) и триаса (ладинский или карнийский ярусы) России, Казахстана, Кыргызстана и Монголии (подробнее см. ниже).

Сравнение. См. определительную таблицу родов.

Определительная таблица видов рода Permosialis по переднему крылу
(не включен *P. latiformis* Martynova, 1952, известный только по заднему крылу)

1. Ствол и ветви CuA близ развилка и CuP у вершины угловато изогнуты при впадении поперечных жилок. Передний край крыла во 2й и 3й четверти прямой и параллельный заднему краю. Первый развилочек RS в дистальной трети крыла. Длина переднего крыла 13.5 мм (рис. 1, e) *P. belmontensis*

— CuA и CuP плавно изогнуты при впадении поперечных (редко CuP с изломом). Передний край крыла редко прямой, первый развилочек RS редко в дистальной трети крыла 2

2. Ветви SC длинные 3

— Ветви SC соизмеримы с расстоянием между ними 5

3. Ствол RS_{1+2} умеренно длинный, так что развилочек RS_{1+2} за серединой крыла. Длина переднего крыла 16–22 мм (рис. 1, d) *P. belebei*

— Ствол RS_{1+2} очень короткий, развилочек RS_{1+2} перед серединой крыла 4

4. R в дистальной трети вогнут и резко ослаблен. Длина переднего крыла 25.2–26.5 мм (рис. 1, m) *P. mongolica*

— R почти до вершины выпуклый, четкий. Длина переднего крыла 19 мм (рис. 1, v) *P. asiatica*

5(2). Первые развилки RS и M в первой трети крыла. Длина переднего крыла 17.6 мм (рис. 2, в, г) *P. triassica*

— Первые развилки RS и M во второй трети крыла 6

6. Передний край крыла за основанием в пределах SC прямой. Ствол RS_{1+2} короткий (явственно короче ствола RS и более чем вдвое короче RS_1). Развита короткая M+CuA. Окраска изменчивая, часто с крупными, часто смыкающимися окаймленными пятнами на затемненном фоне, но варьирует от полного отсутствия или следов в виде разводов до широкого неравномерного затемнения. Длина переднего крыла 21.6 мм (рис. 1, ж, з) *P. frivola*

— Передний край крыла выпуклый. Окраска, если выражена, иная 7

7. Крыло с четкими, удлиненными темными пятнами, маркирующими поперечные жилки (рис. 2, и) *P. zavialovensis*

— Крыло без таких пятен 8

8. RS_1 очень короткий, не длиннее или едва длиннее расстояния от его вершины до вершины R. Крыло в мелких темных округлых пятнах приблизительно одного размера (вдвое уже большинства промежутков между жилками). Длина переднего крыла 7.5–13.5 мм (рис. 2, б) *P. punctimaculosa*

— RS_1 явственно длиннее. Пятна, если развиты, крупнее или разного размера 9

9. Ствол RS_{1+2} втрое короче RS_1 . Крыло с глазчатыми (окаймленными) пятнами. Длина переднего крыла около 16 мм (рис. 2, д) *P. ualentovae*

— Ствол RS_{1+2} не короче половины RS_1 10

10. Ствол RS короче половины ствола RS_{1+2} . Крыло со светлыми пятнами на темном фоне. Длина переднего крыла около 25 мм (рис. 1, г) *P. bayda*

— Ствол RS длиннее половины ствола RS_{1+2} . Окраска крыла иная 11

11. В интеркубитальном поле мощная косая поперечная к развилку CuA, CuP при ее отхождении надломлена. Темное основание крыла и перевязь соединены затемненным костальным полем. Длина переднего крыла около 12–13 мм (рис. 2, ж) *P. virgata*

— Интеркубитальное поле без мощной поперечной. Костальное поле в средней части не затемнено 12

12. Крыло с четкими, примерно одного размера, расставленными глазчатыми пятнами.

Развилка CuA в основании гораздо уже развилка М. Длина переднего крыла 15–18 мм (рис. 1, н). . .

..... *P. perfecta*

— Крыло без глазчатых пятен стандартного размера. Развилка CuA в основании редко заметно уже развилка М. 13

13. Крыло в округлых темных пятнах, перед вершиной образующих поперечную перевязь. Длина переднего крыла 10.2 мм (рис. 1, к)

..... *P. martynovae*

— Крыло без регулярных пятен, с перевязями или светлое, иногда с нерегулярным затемнением 14

14. Затемнено основание крыла и перевязь от развилков RS, М и CuA до развилка RS₁₊₂. Длина переднего крыла около 11 мм (рис. 1, л)

..... *P. matutina*

— Основание крыла светлое 15

15. Перевязи достигают переднего края крыла. Длина переднего крыла 10.5 мм (рис. 2, з)

..... *P. vizzya*

— Перевязи не заходят в костальное поле или их нет 16

16. Крыло в дистальной трети сильно, сзади почти прямолинейно сужено к узко округленной вершине. Длина переднего крыла 17 мм (рис. 2, е)

..... *P. udmurtensis*

— Крыло слабее сужено к широко округленной вершине 17

17. Первый развилка RS перед серединой крыла, ствол RS почти прямой. Длина переднего крыла 11.4–14.6 мм (рис. 2, а) *P. postuma*

— Первый развилка RS за серединой крыла, ствол RS явственно выгнут назад. Длина переднего крыла 9.0–13.5 мм (рис. 1, а, б)

..... *P. paucinervis*

Permosialis paucinervis Martynov, 1928

Permosialis paucinervis: Martynov, 1928, с. 94, табл. VIII, фиг. 4, 5, табл. XV, фиг. 3; Мартынова, 1952, с. 229; Carpenter, 1992, с. 501; Аристов, Расницын, 2023а, с. 70, рис. 1, табл. 8, фиг. 1–9.

Permosialis bifasciata: Мартынов, 1933, с. 74, рис. 9; Мартынова, 1952, с. 234; 1962, с. 269, рис. 843; Аристов, Расницын, 2023а, с. 70, рис. 1, б, табл. VIII, фиг. 2.

Permosialis defurcata: Мартынова, 1952, с. 230, рис. 25; Аристов, Расницын, 2023а, с. 70, рис. 1, з, табл. VIII, фиг. 8.

Permosialis brevifurcata: Мартынова, 1952, с. 230, рис. 26; Аристов, Расницын, 2023а, с. 70, рис. 1, и, табл. VIII, фиг. 9.

Permosialis cauleoides: Мартынова, 1952, с. 233, рис. 29; Novokshonov, Zhuzhgovala, 2004, с. 177; Аристов, Расницын, 2023а, с. 70, рис. 1, в, табл. VIII, фиг. 3.

Permosialis marmorata: Мартынова, 1952, с. 234, рис. 30; Novokshonov, Zhuzhgovala, 2004, с. 177; Аристов, Расницын, 2023а, с. 70, рис. 1, г, табл. VIII, фиг. 4.

Permosialis immaculata: Мартынова, 1952, с. 235, рис. 31; Novokshonov, Zhuzhgovala, 2004, с. 177; Аристов, Расницын, 2023а, с. 70, рис. 1, д, табл. VIII, фиг. 5.

Permosialis fasciata: Мартынова, 1952, с. 236, рис. 32; Novokshonov, Zhuzhgovala, 2004, с. 177; Аристов, Расницын, 2023а, с. 70, рис. 1, е, табл. VIII, фиг. 6.

Голотип — Россия, Татарстан, правый берег р. Кама у пристани Тихие Горы, местонахождение Тихие Горы; средняя пермь, казанский ярус, нижеказанский подъярус, байтуганская свита, лингуловые слои. Голотип не найден, вероятно, утерян. Интерпретация вида основана на оригинальном описании и изображении.

Описание (рис. 1, а, б). Переднее крыло с широко округленной вершиной. Передний край крыла выпуклый. Ветви SC не длинные (соизмеримы с расстоянием между ними). R почти до вершины выпуклый, четкий. Ствол RS длиннее ствола RS₁, явственно выгнут назад. Первый развилка RS за серединой крыла. Развилка RS₁₊₂ перед серединой крыла. RS₁ явственно длиннее расстояния от его вершины до вершины R. Развилка М у середины крыла. М₅ развита. Развилки М и CuA в основании приблизительно равной ширины. CuA и CuP плавно изогнуты при впадении поперечных (редко CuP с изломом). Крыло с двумя перевязями или светлое, перевязи не заходят в костальное поле, основание крыла светлое. Длина заднего крыла в 2.3 раза больше ширины, развилка RS₁₊₂ составляет менее трети длины RS, развилка М близ середины крыла, развилка CuA короткий.

Размеры в мм: длина переднего крыла 9.0–13.5, заднего 11–13.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Распространение. Средняя пермь (нижеказанский подъярус); Россия, Архангельская обл. и Татарстан.

Материал. Кроме голотипа, 8 экз. из ивагорской свиты р. Сояна (Архангельская обл.); подробнее см.: Аристов, Расницын (2023а).

Permosialis asiatica O. Martynova, 1961

Permosialis asiatica: Мартынова, 1961, с. 471, рис. 419, табл. 33, фиг. 233.

Permosialis sibirica: Мартынова, 1961, с. 471, рис. 417, 418, табл. 33, фиг. 231, 232; Аристов, Расницын, 2023б, с. 67.

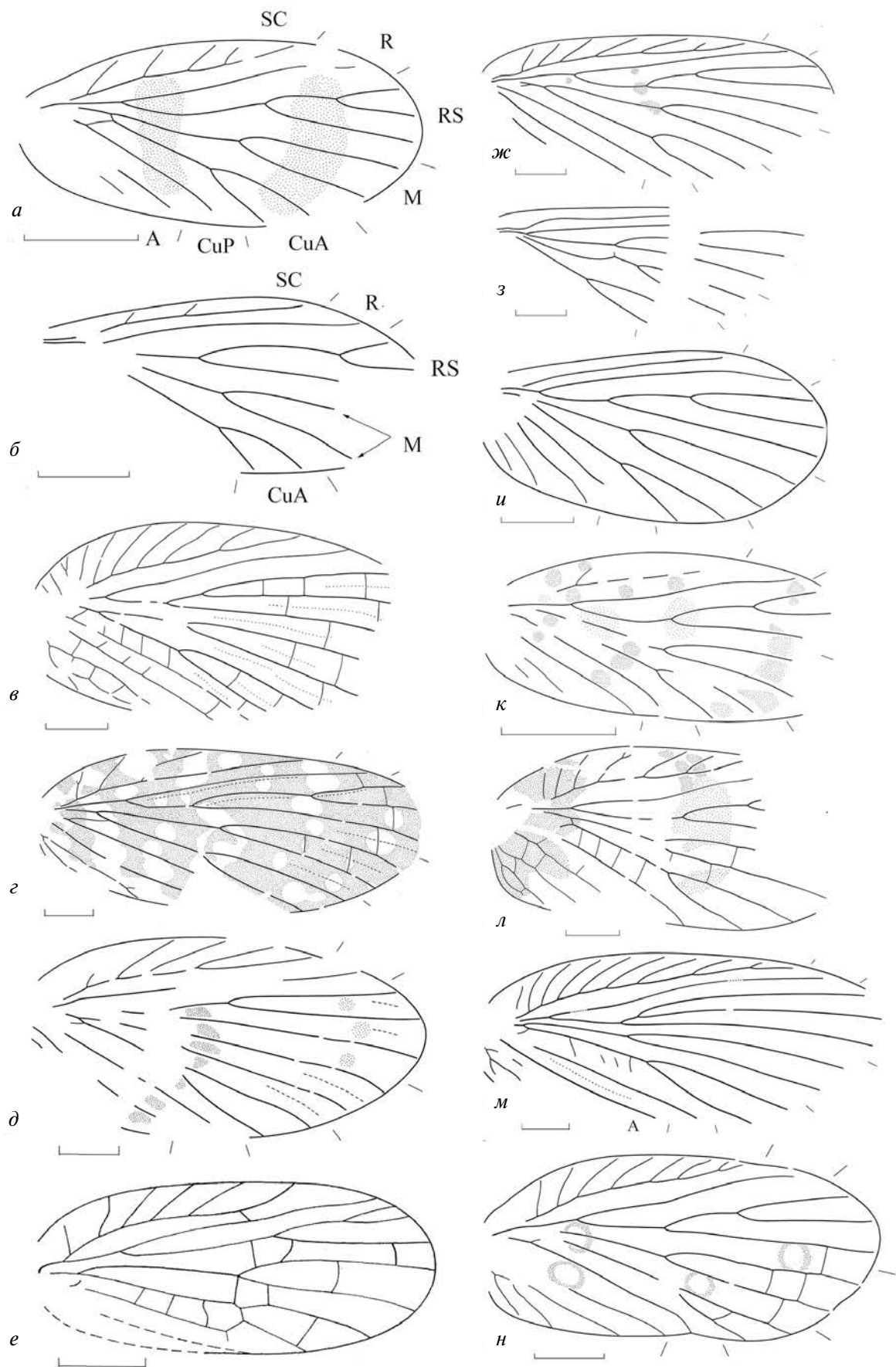


Рис. 1. Виды рода *Permosialis* Martynov, передние крылья (если не сказано иначе): *a, б* — *P. paucinervis* Martynov, 1928: *a* — переднее крыло, экз. ПИН, № 94/798 (голотип *P. cauleoides* O. Martynova, 1952), *б* — заднее крыло, экз. ПИН, № 117/1756 (голотип *P. brevifurcata* O. Martynova, 1952); *в* — *P. asiatica* O. Martynova, 1961, экз. ПИН, № 966/16 (голотип *P. sibirica* O. Martynova, 1961); *г* — *P. bayda* Aristov et Rasnitsyn, 2022, голотип ПИН, № 3701/2; *д* — *P. belebei* Aristov et Rasnitsyn, 2022, голотип ПИН, № 1366/379; *е* — *P. belmontensis* Riek, 1968, голотип F-40700; *ж, з* — *P. frivola* (Storozhenko, 1991), экз. ПИН, № 2781/241: *ж* — переднее крыло, *з* — заднее крыло; *и* — *P. latiformis* O. Martynova, 1952, голотип ПИН, № 117/1153, заднее крыло; *к* — *P. martynovae* Aristov et Rasnitsyn, 2023, голотип ПИН, № 3353/811; *л* — *P. matutina* O. Martynova, 1961, экз. ПИН, № 1197/412; *м* — *P. mongolica* (Storozhenko, 1992), голотип ПИН, № 4305/286; *н* — *P. perfecta* Martynova, 1952, голотип ПИН, № 117/1772. Длина масштабной линейки соответствует 3 мм.

Голотип — ПИН, № 1197/415, отпечаток и противоотпечаток почти полного переднего крыла; Россия, Кемеровская обл., Кузедеевский р-н, р. Кондома у д. Б. Калтан; средняя пермь, верхнеказанский подъярус, кузнецкая свита.

Описание (рис. 1, *в*). Переднее крыло с широко округленной вершиной. Передний край крыла выпуклый. Ветви SC много длиннее расстояния между ними. R почти до вершины выпуклый, четкий. Стволы RS и RS₁₊₂, короткие, вместе много короче развилка RS₁₊₂, слабоизогнутые. Развилки RS, M и CuA почти на одном уровне перед серединой крыла. Развилка RS₁₊₂ очень длинный (около двух третей всего RS). RS₁ много длиннее расстояния от его вершины до вершины R. M и CuA близ основания слиты на коротком протяжении (M₅ нет). Развилка CuA в основании не уже развилка M. Ветви CuA и CuP без излома. Окраска крыла не сохранилась. Заднее крыло сходно с передним по коротким стволам RS, RS₁₊₂, M и CuA (все далеко перед серединой крыла).

Размеры в мм: длина переднего крыла 18.8–19.3, ширина соответственно 9.5–10.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип, экз. № 966/16 (18) (голотип *P. sibirica*) и еще 5 экз. из типового местонахождения.

***Permosialis bayda* Aristov et Rasnitsyn, 2022**

Permosialis bayda: Aristov, Rasnitsyn, 2022, с. 21, рис. 7, 8.

Голотип — ПИН, № 3701/2, обратный отпечаток переднего крыла; Россия, Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, Байдаевский участок, обр. 32/1611, скв. 1711, гл. 506 м.; средняя пермь, уржумский ярус, ускатская свита.

Описание (рис. 1, *г*). Переднее крыло с широкоокругленной вершиной. Передний край крыла выпуклый. Ветви SC не длинные (соизмеримы с расстоянием между ними). R почти до вершины выпуклый, четкий. Ствол RS вдвое

короче ствола RS₁, сильноизогнутый в основании. Первый развилка RS явственно перед серединой крыла, проксимальнее развилков M и CuA. Ствол RS₁₊₂ явственно изогнутый, длиннее развилка RS₁₊₂. RS₁ много длиннее расстояния от его вершины до вершины R. M₅ развита. CuA и CuP без излома, развилка CuA в основании шире развилка M. Крыло темное, с многочисленными круглыми и овальными светлыми пятнами, образующими пять–шесть нечетких поперечных перевязей.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 25.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип.

***Permosialis belebei* Aristov et Rasnitsyn, 2022**

Permosialis ualentovae: Novokshonov, Zhuzhgova, 2004, с. 183, рис. 6b (part., только паратипы 1366/379, 1366/463).

Permosialis belebei: Aristov, Rasnitsyn, 2022, с. 19, рис. 3–6.

Голотип — ПИН, № 1366/379, обратный отпечаток переднего крыла; Россия, Кировская обл., Малмыжский р-н, левый берег р. Китяк напротив с. Б. Китяк; средняя пермь, верхнеказанский подъярус, белебеевская свита.

Описание (рис. 1, *г*). Переднее крыло сравнительно сильно сужено к вершине. Передний край крыла выпуклый. Ветви SC гораздо длиннее расстояний между ними. R почти до вершины выпуклый, четкий. Ствол RS не длиннее ствола RS₁, слабоизогнутый. Первый развилка RS явственно перед серединой крыла, на уровне или проксимальнее развилков M и CuA. Развилка RS₁₊₂ значительно длиннее половины длины RS. RS₁ много длиннее расстояния от его вершины до вершины R. M₅ развита. CuA и CuP без излома, развилка CuA в основании гораздо уже развилка M. На крыле голотипа заметна дуговидная серия небольших пятен от середины ствола RS₁₊₂ к вершине анальной области и три слабых пятна между RS₁ и M₁.

Размеры в мм: длина переднего крыла: голотип 22, паратип длина фрагмента 13.5, предполагаемая полная длина около 16.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип и паратип № 1366/463 из типового местонахождения.

***Permosialis belmontensis* Riek, 1968**

Permosialis belmontensis: Riek, 1968, с. 304, рис. 2; 1976, с. 772.

Голотип — Австралийский музей, Сидней, F-40700; отпечаток переднего крыла; Австралия, Новый Южный Уэльс близ г. Бельмонт; верхняя пермь, чангсинский ярус, Upper Newcastle Coal Measures (не изучен).

Описание (рис. 1, е). Переднее крыло с широкоокругленной вершиной. Передний край крыла в двух средних четвертях практически прямой. Ветви SC вдвое длиннее расстояния между ними. R до вершины четкий. Ствол RS длиннее развилка, почти прямой. Развилки M и CuA почти на одном уровне за серединой крыла, проксимальнее развилка RS. Ствол RS_{1+2} короткий, заметно изогнутый, развилка RS_{1+2} очень короткий (не длиннее ветвей SC). RS_1 много длиннее расстояния от его вершины до вершины R. M_5 , по-видимому, развита. Развилка CuA в основании не уже развилка M, CuA_1 и CuA_2 близ основания и CuP перед вершиной с изломом при впадении соответствующих поперечных. Окраска неизвестна.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 13.5, ширина 5.7.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип.

***Permosialis frivola* (Storozhenko, 1991)**

Sarbalopterodes frivulus: Storozhenko, 1991, с. 112.

Permosialis frivola: Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 691; Аристов, Расницын, 2023б, с. 69, рис. 2, а–е, 3, табл. XI, фиг. 1–5.

Голотип — ПИН, № 2494/31; прямой отпечаток неполного переднего крыла; Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., р. Караунгир у устья руч. Майчат; верхняя пермь, чансиньский ярус, майчатская свита.

Описание (рис. 1, ж, з). Передний край крыла почти прямой. Ветви SC не длинные (соизмеримы с расстоянием между ними). R почти до вершины выпуклый, четкий. Ствол RS длиннее ствола RS_1 , от сильно до слабо изогнутого. Развилки RS, M и CuA более или менее на одном уровне близ середины крыла. Ствол RS_{1+2} яв-

ственно изогнутый, короткий. RS_1 много длиннее расстояния от его вершины до вершины R. M и CuA слиты на некотором протяжении, M_5 не развита. CuA и CuP без излома, развилка CuA в основании шире развилка M. Окраска переднего крыла, если сохранилась, разнообразная и изменчивая, часто яркая; имеются крупные окаймленные пятна, темные пятна, затемнение или осветление по поперечным жилкам, и т.п. Заднее крыло также с укороченным стволом RS_{1+2} , но и с укороченным развилком M и со стволом M с изломом при впадении поперечной, соединяющей M с первым развилком RS.

Размеры в мм: длина единственного достаточно полного переднего крыла 21.6, ширина 10.8.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип и 28 паратипов из типового местонахождения (Аристов, Расницын, 2023б).

***Permosialis latiformis* Martynova, 1952**

Permosialis latiformis: Мартынова, 1952, с. 231, рис. 27; Аристов, Расницын, 2023а, с. 72, рис. 1, к, табл. VIII, фиг. 10.

Голотип — ПИН, № 117/1153, отпечаток заднего крыла; Россия, Архангельская обл., местонахождение Сояна; средняя пермь, казанский ярус, нижеказанский подъярус, ивагорская свита.

Описание (рис. 1, и). Длина заднего крыла вдвое больше ширины. Развилка RS_{1+2} много длиннее ствола RS_{1+2} . Развилки RS, M и CuA перед серединой крыла, но дистальнее его первой трети. Ствол M без излома.

Размеры в мм: длина заднего крыла 14.

Сравнение. Отличается от известных задних крыльев других видов *Permosialis*: от *P. paucinervis* — длинным развилком RS_{1+2} , от *P. frivola* — прямым (без излома) стволом M и более длинным развилком M, от *P. triassica* — более дистальным положением основных развилков. У *P. paucinervis* развилка RS_{1+2} короче половины ствола RS_{1+2} ; у *P. frivola* ствол M с изломом на уровне основания первого развилка RS и развилка M укорочен (расположен много дистальнее развилков RS и CuA); у *P. triassica* все основные развилки расположены в пределах базальной трети или даже четверти крыла.

Материал. Голотип.

***Permosialis martynovae* Aristov et Rasnitsyn, 2023**

Permosialis martynovae: Аристов, Расницын, 2023а, с. 74, рис. 2, з, табл. IX, фиг. 5.

Голотип — ПИН, № 3353/811, отпечаток переднего крыла; Россия, Архангельская обл., Мезенский р-н, берег р. Сояна у Шеймо Горы, местонахождение Сояна; средняя пермь, казанский ярус, нижеказанский подъярус, ивагорская свита.

Описание (рис. 1, к). Переднее крыло с широкоокругленной вершиной. Передний край крыла выпуклый. Ветви SC не длинные (соизмеримы с расстоянием между ними). R почти до вершины выпуклый, четкий. Ствол RS длиннее ствола RS_{1+2} , сильно выгнут назад. Первый развилочек RS у середины крыла, на одном уровне с развилками M и CuA. Ствол RS_{1+2} слабодуговидно изогнут вперед. Развилочек RS_{1+2} короткий, составляющий менее трети общей длины RS. RS_1 много длиннее расстояния от его вершины до вершины R. Развилки M и CuA в основании приблизительно равной ширины. CuA и CuP без изломов. Окраска в виде пятен разной ширины и интенсивности, образующих три нечетких косых ряда перед основанием RS, перед его первым развилком и перед вершиной крыла.

Размеры в мм: длина переднего крыла 10.2.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип и паратип ПИН, № 117/1444(2652) (голотип *Permosialis quadriramosa* Martynova, 1952) из типового местонахождения.

***Permosialis matutina* O.Martynova, 1961**

Permosialis matutina: Мартынова, 1961, с. 473, рис. 420, табл. 33, фиг. 234.

Голотип — ПИН, № 1197/453, отпечаток и противоотпечаток неполного переднего крыла; Россия, Кемеровская обл., Кузедеевский р-н, р. Кондома у д. Б. Калтан; средняя пермь, верхнеказанский подъярус, кузнецкая свита.

Описание (рис. 1, л). Переднее крыло с широкоокругленной вершиной. Передний край крыла слабовыпуклый. Ветви SC много длиннее расстояния между ними. R почти до вершины выпуклый, четкий. Ствол RS составляет почти половину RS, сильно изогнутый. Развилки RS, M и CuA почти на одном уровне близ середины крыла. Развилочек RS_{1+2} немного длиннее своего развилка, заметно изогнут. RS_1 много длиннее расстояния от его вершины до вершины R. M_5 развита. Развилочек CuA в основании немного уже развилка M. Ветви CuA и CuP без излома. Крыло с затемненным основанием и перевязью от развилков RS, M и CuA до развилка RS_{1+2} .

Размеры в мм: длина отпечатка 10.3, вероятная полная длина переднего крыла 11.3, ширина 5.4.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип.

***Permosialis mongolica* (Storozhenko, 1992)**

Toloptera mongolica: Storozhenko, 1992, с. 126, рис. 4, а–д, табл. XXXII, фиг. 2; Storozhenko, Novokshonov, 1999, с. 4, рис. 2.

Permosialis mongolica: Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 691; Аристов, Расницын, 2023б, с. 67, рис. 1, а–г, табл. X, фиг. 1–4.

Голотип — ПИН, № 4305/286, прямой и обратный отпечаток неполного переднего крыла; Монголия, Южногобийский аймак, 16 км к ю.-в. от сомона Цогт-Цеций, урочище Бор-Тологой в 20 км к в.-с.-в. от карьера Табун-Тологой, местонахождение Бор-Тологой; верхняя пермь, учапиньский ярус, цанхинская свита.

Описание (рис. 1, м). Передний край крыла сильновыпуклый. Ветви SC много длиннее расстояний между ними. R в дистальной трети слабый, часто едва заметный. Ствол RS короткий, слабо изогнутый. Первый развилочек RS и развилки M и CuA перед серединой крыла. Ствол RS_{1+2} очень короткий, развилочек RS_{1+2} перед серединой крыла. RS_1 много длиннее расстояния от его вершины до вершины R. M_5 развита. CuA и CuP без излома, развилки M и CuA в основании приблизительно одной ширины. Окраска крыла, если заметна, в виде широких поперечных перевязей.

Размеры в мм: длина переднего крыла 25.2–26.5, ширина 11.3–11.8.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип, 10 паратипов и два экз. вне типовой серии из типового местонахождения (Аристов, Расницын, 2023б).

***Permosialis perfecta* O.Martynova, 1952**

Permosialis perfecta: Мартынова, 1952, с. 232, рис. 28; Novokshonov, Zhuzhgova, 2004, с. 177; Аристов, Расницын, 2023а, с. 72, рис. 2, а, б, табл. IX, фиг. 1, 2.

Голотип — ПИН, № 117/1772, отпечаток переднего крыла; Россия, Архангельская обл., местонахождение Сояна; средняя пермь, казанский ярус, нижеказанский подъярус, ивагорская свита.

Описание (рис. 1, н). Переднее крыло с широкоокругленной вершиной. Передний край крыла выпуклый. Ветви SC длиннее расстояния между ними. R почти до вершины выпуклый, четкий. Первый развилочек RS у середины крыла, на одном уровне с развилками M и CuA.

Ствол RS длиннее ствола RS₁, слабо выгнут назад. Ствол RS₁₊₂ на треть короче RS₁, не изогнут резко горбовидно. М₅ развита. CuA и CuP без изломов. Развилка CuA в основании много уже развилка М. Мембрана крыла темная, окраска в виде небольших светлых окаймленных пятен.

Размеры в мм: длина переднего крыла 15–18.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип и экз. ПИН, №3353/808 из типового местонахождения.

***Permosialis postuma* Aristov et Rasnitsyn, 2023**

Tolgoptera nana: Стороженко, 1992 (part., только паратип № 4305/321).

Permosialis postuma: Аристов, Расницын, 2023б, с. 67, рис. 1, д–ж, табл. X, фиг. 5–7.

Голотип – ПИН, № 4305/321, прямой и обратный отпечатки неполного переднего крыла; Монголия, Южногобийский аймак, местонахождение Бор-Тологой; верхняя пермь, цанхинская свита.

Описание (рис. 2, а). Передний край крыла выпуклый. Ветви SC не длинные (менее чем вдвое длиннее расстояния между ними). R четкий почти до вершины. Ствол RS короткий, слабоизогнутый. Развилки RS, М и CuA более или менее на одном уровне перед серединой крыла. Ствол RS почти прямой, приблизительно равной длины со стволом RS₁₊₂. RS₁ много длиннее расстояния от его вершины до вершины R. CuA и CuP без излома, развилка CuA в основании не уже развилка М. Окраска крыла не сохранилась.

Размеры в мм: длина переднего крыла голотипа 11.4–14.6, ширина 5.1–5.9.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип и два паратипа из типового местонахождения.

***Permosialis punctimaculosa* Novokshonov et Rasnitsyn, 2001**

Permosialis punctimaculosa: Новокшенов, Расницын, 2001, с. 111, рис. 1, 2; Novokshonov, Zhuzhgov, 2004, рис. 3а–д.

Голотип – ПИН, № 4987/56 (ПУ 2/336), отпечаток и противоотпечаток почти полного насекомого (без головы); Россия, Пермский край, Суксунский р-н, р. Сылта у д. Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус.

Описание (рис. 2, б). Переднее крыло с широко округленной вершиной. Передний край крыла выпуклый. Ветви SC не длинные (соизмеримы с расстоянием между ними). R почти до вершины выпуклый. Ствол RS умеренно короткий, изогнутый. Развилка RS немного дистальнее развилки М и CuA, расположенных на одном уровне близ середины крыла. Ствол RS₁₊₂ явно длиннее ствола RS и вдвое длиннее развилка RS₁₊₂. RS₁ едва длиннее расстояния от его вершины до вершины R. Развилка CuA в основании немного уже развилка М. Ветви CuA и CuP без излома. Крыло в многочисленных мелких округлых темных пятнах.

Размеры в мм: длина переднего крыла 7.5–9 у мелких экземпляров (самцов), 13.5 у крупных (самок).

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип и 14 паратипов из типового местонахождения.

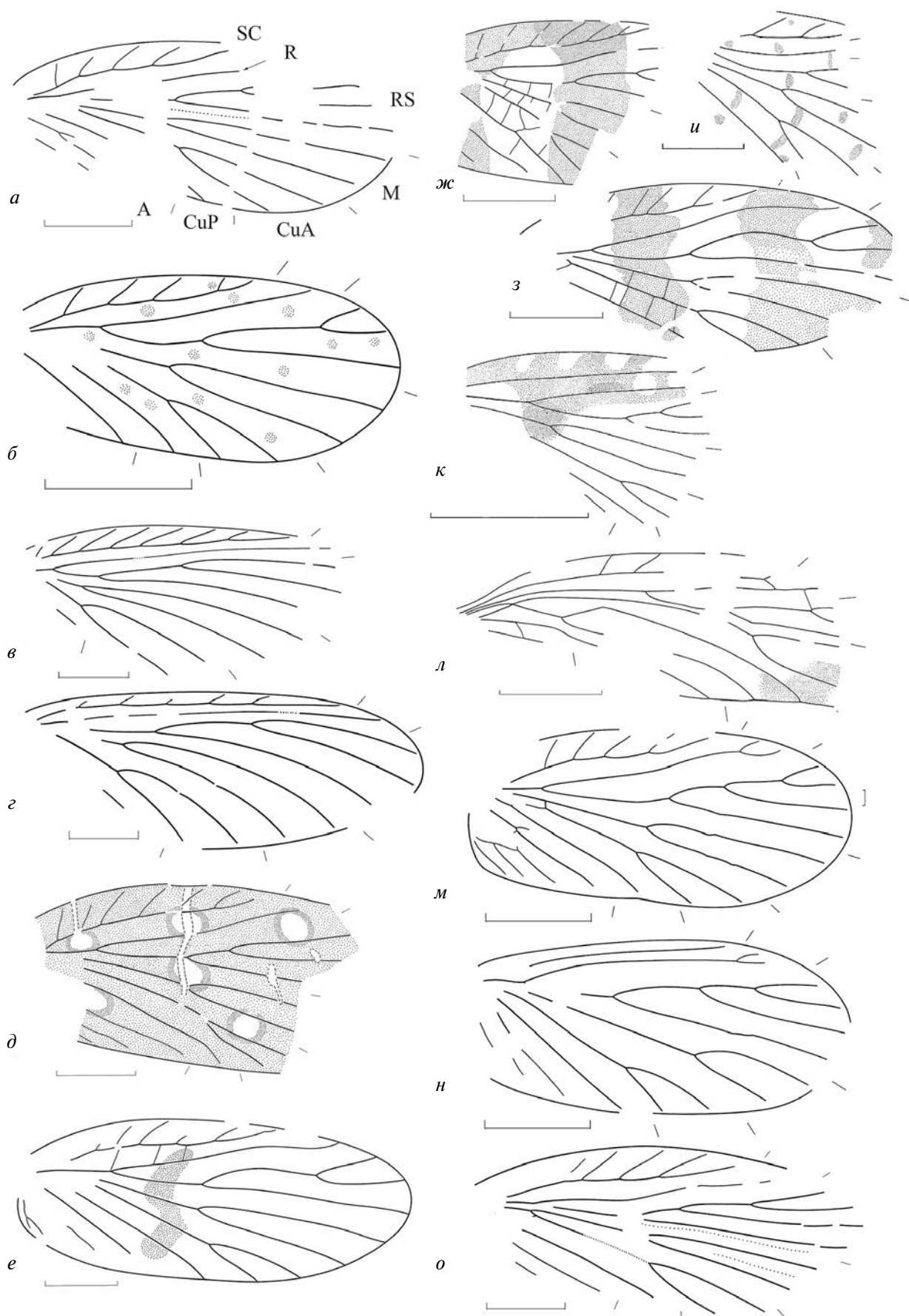
***Permosialis triassica* Novokshonov et Zhuzhgov, 2004**

Permosialis triassica: Novokshonov, Zhuzhgov, 2004, с. S183; Аристов, Расницын, 2023б, с. 70, рис. 4.

Голотип – ПИН, № 2555/2066; прямой и обратный отпечатки неполного переднего крыла; Кыргызстан, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Мадыген; средний или верхний триас, ладинский или карнийский ярус, мадыгенская свита.

Описание (рис. 2, в, г). Передний край крыла слабо выпуклый или почти прямой. Ветви SC не длинные (соизмеримы с расстоянием между ними). R почти до вершины выпуклый, четкий. Ствол RS короткий. Развилки RS, М и CuA в пределах базальной четверти или трети крыла.

Рис. 2. Виды родов *Permosialis* Martynov (а–и), *Balymotikha* Rasnitsyn et Aristov (к), *Onthomastax* Rasnitsyn et Aristov (л) и *Palaeomantopsis* Martynov (м–о), передние крылья (если не указано иначе): а – *P. postuma* Aristov et Rasnitsyn, 2023, голотип ПИН, № 4305/321; б – *P. punctimaculosa* Novokshonov et Rasnitsyn, 2001, паратип ПИН, № 4987/57; в, г – *P. triassica* Novokshonov et Zhuzhgov, 2004: в – переднее крыло, голотип ПИН, № 2555/2066, г – заднее крыло, экз. ПИН, № 2555/743; д – *P. ualentovae* Novokshonov et Zhuzhgov, 2004, голотип ПИН, № 1366/349; е – *P. udmurtensis* Rasnitsyn et Aristov, 2013, экз. ПИН, № 3286/283; ж – *P. virgata* Aristov et Rasnitsyn, 2023, голотип ПИН, № 4305/279; з – *P. vizzya* Aristov et Rasnitsyn, 2023, голотип ПИН, № 1631/503; и – *P. zavialovensis* Rasnitsyn et Aristov, 2013, голотип ПИН, № 3286/124; к – *B. deterior* Rasnitsyn et Aristov, 2013, голотип ПИН, № 5103/20; л – *O. coprinus* Rasnitsyn et Aristov, 2013, голотип ПИН, № 3286/146; м, н – *P. fucatella* Martynov, 1928: м – переднее крыло, экз. ПИН, № 3353/807, н – заднее крыло, экз. ПИН, № 117/1444 (2652), (голотип *Permosialis quadriramosa* O. Martynova, 1952); о – *P. nana* (Storozhenko, 1992), голотип ПИН, № 4305/319. Длина масштабной линейки соответствует 3 мм.



Ствол RS_{1+2} длиннее ствола R, но короче RS_1 . RS_1 много длиннее расстояния от его вершины до вершины R. CuA и CuP без излома, развилок CuA в основании шире развилка M. Окраска не сохранилась. Заднее крыло со сходным жилкованием, но ствол RS_{1+2} обычно длиннее.

Размеры в мм: длина неполного переднего крыла голотипа 14.7, ширина 7.1, длина экз. № 2785/3343 17.6, ширина 6.9.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип и 6 паратипов из типового местонахождения (Аристов, Расницын, 2023б).

***Permosialis ualentovae* Novokshonov et Zhuzhgova, 2004**

Permosialis ualentovae: Novokshonov, Zhuzhgova, 2004, с. 183, рис. 6а, табл. 10, фиг. 2; Aristov, Rasnitsyn, 2022, с. 2, рис. 1, 2.

Голотип – ПИН, № 1366/349, обратный отпечаток переднего крыла без основания и вершины; Россия, Кировская обл., Малмыжский р-н, левый берег р. Китяк напротив с. Б. Китяк; средняя пермь, верхнеказанский подъярус, белебеевская свита.

Описание (рис. 2, д). Передний край крыла выпуклый. Ветви SC не длинные (соизмеримы с расстоянием между ними). R почти до вершины выпуклый, четкий. Ствол RS длиннее ствола RS_{1+2} , явственно выгнут назад. Первый развилок RS за серединой крыла, дистальнее развилков M и CuA. Развилка RS_{1+2} очень длинная. RS_1 явственно длиннее расстояния от его вершины до вершины R. Развилка M у середины крыла. CuA и CuP без излома, развилка CuA в основании гораздо уже развилка M. Крыло затемнено, с шестью крупными окаймленными пятнами, образующими три ряда на уровне вершины ствола RS, вершины ствола RS_{1+2} и проксимальнее вершины R.

Размеры в мм: длина фрагмента переднего крыла 12.6, предполагаемая полная длина около 16.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип.

***Permosialis udmurtensis* Rasnitsyn et Aristov, 2013.**

Permosialis udmurtensis: Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 691, рис. 13d, 15c.

Голотип – ПИН, № 3286/123, отпечаток и противоотпечаток неполного переднего крыла; Россия, Удмуртия, Завьяловский р-н, р. Рассоха близ д. Чепаниха; средняя пермь, уржумский ярус.

Описание (рис. 2, е). Переднее крыло сильно сужено к вершине. Передний край крыла выпуклый. Ветви SC не длинные (соизмеримы с расстоянием между ними). R почти до вершины выпуклый, четкий. Ствол RS много короче ствола RS_{1+2} , почти прямой. Развилки RS, M и CuA почти на одном уровне близ середины крыла. Ствол RS_{1+2} длинный, сильноизогнутый в базальной половине, развилка RS_{1+2} очень короткий (около четверти длины RS). RS_1 много длиннее расстояния от его вершины до вершины R. Развилка CuA в основании, по-видимому, не уже развилка M. Окраска крыла плохо сохранилась.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 17, ширина 7.8.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип.

***Permosialis virgata* Aristov et Rasnitsyn, 2023**

Tolgoptera mongolica: Стороженко, 1992 (part., только паратип № 4305/279)

Permosialis virgata: Аристов, Расницын, 2023б, с. 69, рис. 1, 3, табл. X, фиг. 8.

Голотип – ПИН, № 4305/279, прямой и обратный отпечатки неполного переднего крыла; Монголия, Южногобийский аймак, местонахождение Бор-Тологой; верхняя пермь, цанхинская свита.

Описание (рис. 2, ж). Передний край крыла выпуклый. Ветви SC не длинные (соизмеримы с расстоянием между ними). R дистально (от уровня развилка RS_{1+2}) слабый, вогнутый. Ствол RS длиннее ствола RS_1 , оба они изогнутые. Первый развилка RS приблизительно на одном уровне с развилками M и CuA. CuA без излома, развилка CuA в основании уже развилка M. В интеркубитальном поле мощная косая поперечная к развилке CuA, CuP при ее отхождении надломлена. Крыло с затемненным основанием, передним краем и поперечной полосой через ствол RS_{1+2} и далее через базальную половину развилка M и развилка CuA.

Размеры в мм: длина фрагмента переднего крыла около 6.3, ширина 5.4, предполагаемая полная длина 12–13.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип.

***Permosialis vizzya* Aristov et Rasnitsyn, 2023**

Permosialis vizzya: Аристов, Расницын, 2023а, с. 74, рис. 2, в, табл. IX, фиг. 4.

Голотип – ПИН, № 1631/503, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Россия, ре-

спублика Коми, Воргашорское месторождение, скв. ВК-1349, глуб. 487 м; нижняя пермь, кунгурский ярус (Аристов и др., 2021), печорская серия, лекворкутская свита, рудницкая подсвита.

Описание (рис. 2, з). Переднее крыло с широко округленной вершиной. Передний край крыла выпуклый. Ветви SC не длинные (соизмеримы с расстоянием между ними). R почти до вершины выпуклый, четкий. Ствол RS короче ствола RS₁, заметно выгнут назад. Первый развилок RS перед серединой крыла, на одном уровне с развилками M и CuA. Ствол RS₁₊₂ резко дуговидно изогнут вперед. Развилки RS₁₊₂ короткий, близ вершины крыла. RS₁ явственно длиннее расстояния от его вершины до вершины R. Развилки M и CuA в основании приблизительно равной ширины. M₅ развита. CuA и CuP без изломов. Крыло с двумя перевязями или светлое, перевязи не заходят в костальное поле, основание крыла светлое.

Размеры в мм: длина переднего крыла 10.5.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип.

Permosialis zavialovensis Rasnitsyn et Aristov, 2013

Permosialis zavialovensis: Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 691, рис. 13c, 15b.

Голотип — ПИН, № 3286/124, отпечаток и противоотпечаток фрагмента переднего крыла; Россия, Удмуртия, Завьяловский р-н, р. Рассоха близ д. Чепаниха; средняя пермь, уржумский ярус.

Описание (рис. 2, и). Ветви SC не длинные (соизмеримы с расстоянием между ними). Ствол RS длинный, изогнутый. Первый развилок RS немного проксимальнее развилков M и CuA. CuA и CuP без излома, развилки M и CuA в основании сходной ширины. Окраска в виде ярких удлиненных темных пятен, собранных в поперечные ряды вдоль не сохранившихся поперечных жилок.

Размеры в мм: длина фрагмента крыла 6.4; ширина 5.7.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип.

Под Balymotikha Rasnitsyn et Aristov, 2013.

Balymotikha: Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 694.

Типовой вид — *Balymotikha deterior* Rasnitsyn et Aristov, 2013.

Диагноз. В переднем крыле передние ветви SC не развиты или слабые, развилки M расположен близ основания RS, развилки CuA на уровне первого развилка RS, RS не менее чем с тремя ветвями.

Видовой состав. Типовой вид из верхней перми России.

Сравнение. См. определительную таблицу родов.

Balymotikha deterior Rasnitsyn et Aristov, 2013

Balymotikha deterior: Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 694, рис. 14a, 15f.

Голотип — ПИН, № 5103/20, отпечаток фрагмента переднего крыла посредственной сохранности, без основания и вершины; Россия, Владимирская обл., г. Вязники, местонахождение Балымотиха; верхняя пермь, вятский ярус.

Описание (рис. 2, к). См. диагноз рода.

Размеры в мм: длина фрагмента переднего крыла 6.5; вероятная длина крыла около 11.

Материал. Голотип.

Под Onthomastax Rasnitsyn et Aristov, 2013

Onthomastax: Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 605.

Типовой вид — *Onthomastax coprinus* Rasnitsyn et Aristov, 2013.

Диагноз. Передний край переднего крыла слабывыпуклый. Ветви SC короче расстояния между ними. M и CuA слиты на коротком отрезке (M₅ нет). Развилки M немного дистальнее первого развилка RS. Развилки CuA далеко базальнее основания RS.

Видовой состав. Типовой вид из средней перми России.

Сравнение. См. определительную таблицу родов.

Onthomastax coprinus Rasnitsyn et Aristov, 2013

Onthomastax coprinus: Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 605, рис. 14b, 15g.

Голотип — ПИН, № 3286/146, прямой и обратный отпечатки неполного и несколько смятого переднего крыла в рыбьем копролите; Россия, Удмуртия, Завьяловский р-н, р. Рассоха близ д. Чепаниха; средняя пермь, уржумский ярус.

Описание (рис. 2, л). См. диагноз рода.

Размеры в мм: длина фрагмента крыла 11.3; ширина 4.3; вероятная полная длина крыла 13.

Материал. Голотип.

Род *Palaeomantopsis* Martynov, 1928

Palaeomantopsis: Martynov, 1928, с. 83; Carpenter, 1992, с. 133; Аристов, Расницын, 2023а, с. 74.

Типовой вид — *Palaeomantopsis furcatella* Martynov, 1928.

Диагноз. Переднее крыло с четырехветвистым RS. Развилки M и CuA близ или дистальнее основания RS.

Видовой состав. Типовой вид и *Palaeomantopsis nana* (Storozhenko, 1992) из средней и поздней перми России и Монголии.

Сравнение. См. определительную таблицу родов.

Замечания. Род был описан как *Miomoptera incertae sedis* (Martynov, 1928), затем отнесен к *Protorthoptera family uncertain* (Carpenter, 1992) и далее включен в *Permosialidae* в качестве самостоятельного рода (Аристов, Расницын, 2023а). Рассмотрению его представителей как аберраций видов рода *Permosialis* с дополнительным развилком RS препятствует то обстоятельство, что оба вида этого рода слишком существенно отличаются от сопоставимых видов из соответствующих местонахождений и вряд ли могут быть их аберрантными формами. *P. furcatella* отличается от *P. paucinervis* почти прямым стволом RS (сильно изогнут у *P. paucinervis*), у *P. nana* R явственно ослаблен в дистальной трети (четкий почти до вершины у *P. postuma*).

***Palaeomantopsis furcatella* Martynov, 1928**

Palaeomantopsis furcatella: Martynov, 1928, с. 83, табл. XI, фиг. 4; Аристов, Расницын, 2023а, с. 74, рис. 2, е–з, табл. IX, фиг. 6–8.

Permosialis quadriramosa: Мартынова, 1952, с. 229, рис. 24; Аристов, Расницын, 2023а, с. 74 (как синоним *P. furcatella* Martynov, 1928).

Голотип — ПИН, № 2065/23(32), отпечаток и противоотпечаток переднего крыла; Россия, Татарстан, правый берег р. Кама у пристани Тихие Горы, местонахождение Тихие Горы; средняя пермь, казанский ярус, нижеказанский подъярус, байтуганская свита, лингуловые слои.

Описание (рис. 2, м, н). Передний край переднего крыла слабовыпуклый. Ветви SC соизмеримы по длине с расстоянием между ними. R с коротким развилком, RS начинается в базальной четверти крыла. Ствол RS составляет почти половину длины RS, развилки RS на приблизительно равном расстоянии, последний развилок очень короткий. Первый развилок RS немного дистальнее развилков M и CuA, расположенных на одном уровне у середины крыла. M_5 развита.

Развилка CuA немного уже развилка M, ветви CuA и CuP без излома. В заднем крыле R с коротким развилком. RS начинает ветвиться гораздо раньше, чем в переднем, соответственно, ствол RS_{1+2} и развилка RS_{1+2} гораздо длиннее. Развилка M на уровне второго развилка RS. Развилка CuA на уровне первого развилка RS. Окраска отсутствует или не сохранилась.

Размеры в мм: длина переднего крыла 12–15, заднего 11.

Сравнение. Отличается от *P. nana* более редкими ветвями SC, длинным стволом RS и коротким развилком RS_{1+2} .

Распространение. Средняя пермь (нижеказанский подъярус); Россия, Архангельская обл. и Татарстан.

Материал. Кроме голотипа, два отпечатка из ивагорской свиты р. Сояна, Архангельская обл. (Аристов, Расницын, 2023а).

***Palaeomantopsis nana* (Storozhenko, 1992)**

Toloptera nana: Storozhenko, 1992, с. 126, рис. 5, а–в; табл. XXXII, фиг. 3.

Palaeomantopsis nana: Аристов, Расницын, 2023б, с. 71, рис. 2, е–з, табл. XI, фиг. 6, 7.

Голотип — ПИН, № 4305/319, прямой и обратный отпечатки неполного переднего крыла; Монголия, Южнобыйский аймак, местонахождение Бор-Тологой; верхняя пермь, учапинский ярус, цанхинская свита.

Описание (рис. 2, о). Передний край переднего крыла выпуклый. Передние ветви SC почти вдвое длиннее расстояния между ними. R простой, в дистальной трети очень слабый. R с коротким развилком, RS начинается в базальной четверти крыла. Развилки RS, M и CuA более или менее на одном уровне перед серединой крыла. Ствол RS составляет не более трети длины RS, последний развилок длинный (не короче своего ствола). M_5 развита. Ветви CuA и CuP без излома. Развилка CuA не сужен в основании. Окраска отсутствует или не сохранилась.

Размеры в мм: длина переднего крыла 13.6–16.9, ширина 7.1–7.5.

Сравнение. Отличается от *P. furcatella* более частыми ветвями SC, более коротким стволом RS и длинным развилком RS_{1+2} .

Материал. Голотип и два паратипа из типового местонахождения (Аристов, Расницын, 2023б).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристов Д.С., Расницын А.П.* Ревизия Permosialidae (Insecta: Palaeomanteida) конца нижней — начала средней перми европейской части России // Палеонтол. журн. 2023а. № 2. С. 69–76.
- Аристов Д.С., Расницын А.П.* Новые и малоизвестные Permosialidae (Insecta: Palaeomanteida) из верхней перми Монголии и Казахстана и среднего–верхнего триаса Киргизии // Палеонтол. журн. 2023б. № 4. С. 66–73.
- Аристов Д.С., Расницын А.П., Наугольных С.В.* Новые Blattinopsidae (Insecta: Blattinopsida) из пермских отложений Печорского бассейна (республика Коми, Россия) в контексте эволюции ландшафта и растительности // Палеонтол. журн. 2021. № 6. С. 55–62.
- Мартынов А.В.* Пермские ископаемые насекомые Архангельского края. Часть II. Сетчатокрылые, вислокрылые и жуки, с приложением описания двух новых жуков из Тихих гор // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1933. Т. 2. С. 63–96.
- Мартынов А.В.* Лиасовые насекомые Шураба и Кызыл-Кии // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1937. Т. 7. Вып. 1. 231 с.
- Мартынова О.М.* Пермские сетчатокрылые СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1952. Т. 40. С. 197–237.
- Мартынова О.М.* Отряд Megaloptera. Вислокрылые // Основы палеонтологии. Т. 9. Членистоногие — трахейные и хелицеровые / Ред. Родендорф Б.Б. М.: АН СССР, 1962. С. 269–270.
- Новокишонов В.Г., Расницын А.П.* Новый вид насекомых отряда Palaeomanteida = Miomoptera из нижней перми Чекарды (Пермская область) // Вестн. Перм. ун-та. Сер. геол. 2001. № 3. С. 110–114.
- Расницын А.П.* Новые палеозойские и мезозойские насекомые // Палеонтол. журн. 1977. № 1. С. 64–77.
- Расницын А.П.* Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука, 1980а. 192 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 174).
- Расницын А.П.* Отряд Palaeomanteida Handlirsh, 1906 // Историческое развитие класса насекомых / Ред. Родендорф Б.Б., Расницын А.П. М.: Наука, 1980б. 74 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 175).
- Родендорф Б.Б., Беккер-Мигдисова Е.Э., Мартынова О.М., Шаров А.Г.* Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна. М., 1961. С. 469–473 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 85).
- Стороженко С.Ю.* Гриллоблаттидовые насекомые верхней перми Восточного Казахстана // Палеонтол. журн. 1991. № 2. С. 110–114.
- Стороженко С.Ю.* Новые мезозойские гриллоблаттидовые насекомые (Grylloblattida) из Средней Азии // Палеонтол. журн. 1992а. № 1. С. 67–75.
- Стороженко С.Ю.* Новые ископаемые гриллоблаттидовые насекомые (Insecta: Grylloblattida) из Монголии // Новые таксоны ископаемых беспозвоночных Монголии / Ред. Грунт Т.А., Лувсанданзан Б., Татаринов Л.П. М.: Наука, 1992б. С. 122–129 (Тр. Совм. Росс.–Монгол. палеонтол. экспед. Т. 41).
- Aristov D.S.* Classification of order Eoblattida (Insecta: Blattidea) with description of new taxa // Far Eastern Entomol. 2015. № 301. P. 1–56.
- Aristov D.S., Rasnitsyn A.P.* Position and taxonomy of the Permian fossil insect family Permembliidae (Insecta: Palaeomanteida = Miomoptera) // Russ. Entomol. J. 2009 (2008). V. 17. P. 327–334.
- Aristov D.S., Rasnitsyn A.P.* New and little known species of the genus *Permosialis* (Insecta: Palaeomanteida: Permosialidae) from the Middle Permian of Russia // Far Eastern Entomol. 2022. № 467. P. 17–22.
- Carpenter F.M.* The Lower Permian insects of Kansas: Part 8. Additional Megasecoptera, Protodonata, Odonata, Homoptera, Psocoptera, Protelytroptera, Plecoptera and Protoperlaria // Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 1939. V. 73. P. 29–70.
- Carpenter F.M.* Superclass Hexapoda // Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R: Arthropoda 4. Vol. 3 & 4. Boulder, Colorado: Geol. Soc. Amer., Univ. Kansas Press, 1992. 655 p.
- Güthorl P.* Zur Arthropoden-Fauna des Karbons und Perms. 9. Palaeodictyoptera, Mixotermioidea, Miomoptera und Blattariae // Senckenbergiana. 1939. Bd 21. S. 314–329.
- Hong Y.-C., Guo X.-R.* Two new Middle Triassic genera and species of Mesopanorpididae from Shaanxi (Insecta, Mecoptera) // Acta Zootaxonomica Sin. 2003. V. 28. P. 716–720.
- Kukalová J.* Permian insect of Moravia. Part I. Miomoptera // Sborn. Geol. Ved. 1963. V. 1. P. 7–52.
- Martynov A.V.* Über eine neue Ordnung der fossilen Insekten Miomoptera nov. // Zool. Anz. 1927. Bd 72. S. 99–109.
- Martynov A.V.* Permian fossil insects of North-East Europe // Тр. Геол. музея АН СССР. 1928. Т. 4. С. 1–118.
- Novokshonov V.G., Zhuzhgov L.V.* Discussion of the system and phylogeny of the order Palaeomanteida (= Miomoptera) with description of new representatives of the genus *Permosialis* Mart. from the Late Permian of Kirov Region and Triassic of Kyrgyzstan // Paleontol. J. 2004. V. 38. Suppl. 2. P. 173–184.
- Prokop J., Pecharová M., Garrouste R. et al.* Redefining the extinct orders Miomoptera and Hypoperlida as stem acarian insects // BMC Evol. Biol. 2017. V. 17(205). P. 1–20. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-1039-3>
- Rasnitsyn A.P.* Order Palaeomanteida Handlirsch, 1906 // History of Insects / Eds. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 161–164.

Rasnitsyn A.P., Aristov D.S. New fossil insects (Insecta: Caloneurida, Hypoperlida, Palaeomanteida, Jurinida) from the Middle and Upper Permian of European Russia // *Paleontol. J.* 2013. V. 47. № 7. P. 678–704.

Riek E.F. Undescribed fossil insects from the Upper Permian of Belmont, New South Wales (with an appendix listing the described species) // *Rec. Austral. Mus.* 1968. V. 27. № 15. P. 303–310.

Riek E.F. Upper Permian Insects from Natal, South Africa // *Ann. Natal Mus.* 1976. V. 22. P. 755–789.

Storozhenko S.Yu., Novokshonov V.G. To the knowledge of the fossil family Permosialidae (Insecta: Miomoptera) // *Far Eastern Entomol.* 1999. № 76. P. 1–5.

Tillyard R.J. Kansas Permian insects. Part 12. The family Delopteridae, with a discussion of its ordinal position // *Amer. J. Sci.* 1928. V. 16. P. 469–484.

Tillyard R.J. Kansas Permian insects. Part 17. The order Megasecoptera and additional to the Palaeodictyoptera, Odonata, Protoperlaria Copeognatha and Neuroptera // *Amer. J. Sci.* 1937. V. 33. P. 81–110.

Permosialidae (Insecta: Palaeomanteida): Composition, System and Relationships

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

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

²*Natural History Museum, London, SW7 5BD UK*

The composition of the Order Miomoptera is considered at the family level, and the system of the family Permosialidae is revised. Keys to families of the order and to genera and species of the family Permosialidae are provided, as well as the synonymics and unified diagnoses of the genera and species of Permosialidae. Composition of the family is found uniform through its entire time interval, with the type species always prevalent and the only one recorded at its start (late Kungurian) and finish (Triassic). Noteworthy is the space distribution, wide all over Angarida except for a unique record in Australia.

Keywords: Insecta, Palaeomanteida, Permosialidae, Epimastacidae, Permonkidae, Permembidae, Angaraland

УДК 564.53:551.762

К РЕВИЗИИ ПЕРМСКИХ ЛУЧЕПЕРЫХ РЫБ ИЗ ЛЕНИНСКОЙ И ТАЙЛУГАНСКОЙ СВИТ КУЗНЕЦКОГО БАССЕЙНА

© 2024 г. А. С. Бакаев^{a, b, c, *}

^aПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

^bКазанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, 420008 Россия

^cУдмуртский государственный университет, Ижевск, 426034 Россия

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

Поступила в редакцию 31.03.2023 г.

После доработки 23.05.2023 г.

Принята к публикации 23.05.2023 г.

Ревизованы некоторые лучеперые рыбы из пермских пресноводных отложений ленинской (татарский отдел, северодвинский ярус) и тайлуганской (татарский отдел, вятский ярус) свит Кузбасса. Все рассматриваемые в работе таксоны не были формально опубликованы и оставались *nomina nuda*. Описано два новых рода (*Gregarialepis* и *Planalepis*) и два новых вида (*G. binaria* и *P. diserta*). Чешуи *Heterolepis undata* (ныне cf. *Eurynotoides* sp.) и *Mitinolepis surickovens* (ныне *Strelnia* sp.) слишком плохо сохранились; имеющиеся на них признаки недостаточны для выделения новых таксонов, и они могут быть определены только до уровня рода.

Ключевые слова: Actinopterygii, чешуя, пермь, Сибирь, стратиграфия

DOI: 10.31857/S0031031X24010099, **EDN:** FPSZRU

ВВЕДЕНИЕ

Остатки рыб в пермских отложениях Сибири достаточно редки, и, как правило, фрагментарны. А.А. Сергиенко (1974) были описаны остатки рыб из казанково-маркинской свиты Кузбасса (Бакаев, 2023). Через несколько лет была опубликована работа, в которой, помимо описанных видов, было перечислено несколько новых таксонов (Данилов и др., 1978). Эти таксоны не были формально опубликованы, они считаются *nomina nuda*.

Место хранения материала В.И. Данилова и др. не упоминалось в доступной литературе. Но, по аналогии с описанными сборами А.А. Сергиенко (1974), коллекция хранилась в Сибирском научно-исследовательском ин-те геологии, геофизики и минерального сырья (СНИИГГиМС). В связи с сокращением площадей для хранения коллекций в СНИИГГиМС материалы А.А. Сергиенко по палеозойским рыбам были переданы А.О. Иванову в С.-Петербургский университет, который передал коллекцию лучеперых рыб Д.Н. Есину, а после его смерти она оказалась в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН

(ПИН РАН). Во время работы с этой коллекцией автору удалось обнаружить несколько образцов с этикетками, на которых были указаны номера коллекции СНИИГГиМС. Образцы оказались предполагаемыми голотипами некоторых *nomen nudum* таксонов из пермских отложений Кузбасса (Данилов и др., 1978): *Gregarialepis binaria* Sergienko, *Heterolepis undata* Sergienko, *Mitinolepis surickovens* Sergienko, *Planalepis diserta* Sergienko.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал, представленный изолированными чешуями хорошей и удовлетворительной сохранности, обнаружен в двух местонахождениях Новокузнецкого р-на Кемеровской обл.: *Gregarialepis binaria* Sergienko, *Heterolepis undata* Sergienko, *Mitinolepis surickovens* Sergienko происходят из Ерунаково-1 (ленинская свита; Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н), а *Planalepis diserta* Sergienko из местонахождения Бабий Камень-6 (тайлуганская свита; Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н) (Данилов и др., 1978). Местонахождения расположены в двух опорных разрезах, соответственно: разрезе у д. Ерунако-

во и в разрезе Бабий Камень (рис. 1, а, в). Ленинская и тайлуганская свиты принадлежат к ерунаковской подсерии кольчугинской серии; первая традиционно коррелируется с уржумским и нижней частью северодвинского яруса, а вторая — с верхневятским подъярусом Общей стратиграфической шкалы (Яркова, Шестакова, 2015). Местонахождение Ерунаково-1 расположено в верхней части ленинской свиты, поэтому мы считаем его возраст северодвинским. Местонахождение Бабий Камень-6 расположено в терминальной части тайлуганской свиты, в 3 м ниже подошвы тараканихской пачки мальцевской свиты нижнего триаса. Пограничный интервал двух свит относится, по данным радио-

метрических датировок, к терминальной перми (Davydov et al., 2021).

Свиты сложены чередующимися песчаниками, алевролитами, аргиллитами и пластами угля различной мощности, накапливавшимися в пресноводных условиях. Во всех случаях вмещающая порода представлена темно-серым, мощным алевролитом.

Топографическая изменчивость чешуй описана с помощью методики Д.Н. Есина (1990): тело рыбы разделено на несколько зон (рис. 1, б), каждой из которых соответствует определенный морфологический тип чешуи, отличающийся от остальных по характерным признакам. Для опи-

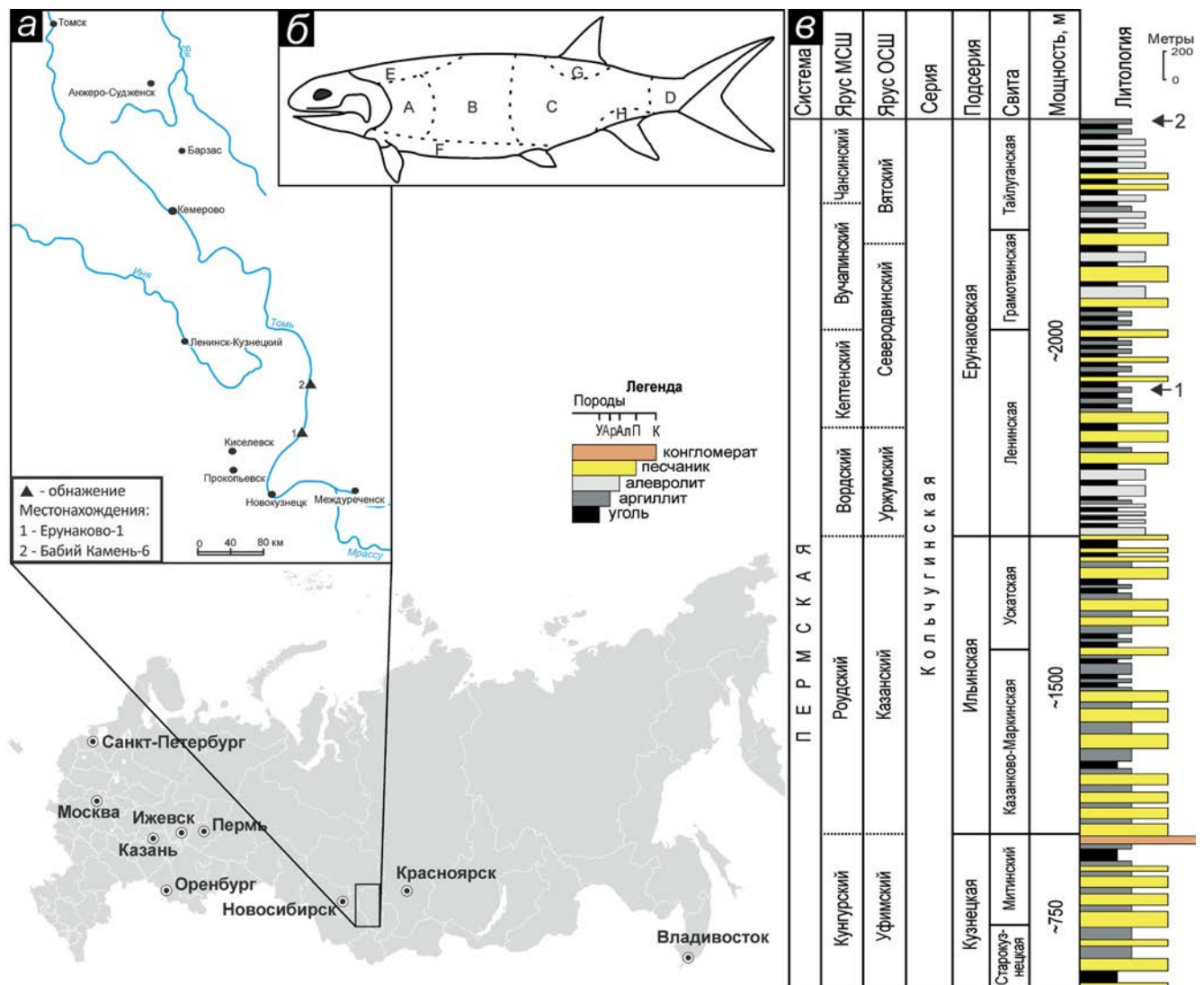


Рис. 1. Географическое и стратиграфическое распространения описываемых рыб: а – карта России с районом исследования; б – зоны топографической изменчивости чешуи; в – сводный разрез кольчугинской серии Кузбасса. Сокращения: МСШ – Международная стратиграфическая шкала; ОСШ – Общая стратиграфическая шкала.

сания видов пригодны только чешуи участков А и В. Несмотря на отсутствие выборки, изученные чешуи отнесены к различным участками чешуйного покрова на основании сравнения с близкими таксонами. Образцы отсняты в кабинете приборной аналитики ПИН РАН на микроскопах TESCAN VEGA-II XMU и TESCAN VEGA-III XMU.

НАДКЛАСС OSTEICHTHYES
КЛАСС ACTINOPTERYGII
ОТРЯД ELONICHTHYIFORMES
FAMILIA INCERTAE SEDIS

Под *Gregarialepis* Bakaev et Sergienko, gen. nov.

Название рода от *gregarius* лат. — простой, обычный, и *λεπίς* (*lepis*) греч. — чешуя.

Типовой вид — *Gregarialepis binaria* sp. nov.

Диагноз. Свободное поле чешуи плоское, языковидные выступы округлые и широкие. Борозды, разделяющие гребни, узкие и короткие, хаотично изгибающиеся.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Из всех пермских лучеперых рыб наибольшее сходство с *Gregarialepis* gen. nov. демонстрирует *Varialepis*, широко распространенный в уржумско-вятских отложениях Европейской России (Миних, Миних, 2009). *Gregarialepis* отличается от всех видов *Varialepis* (сем. *Varialepididae*) значительно более широкими, округлыми языковидными выступами гребней скульптуры свободного поля. Кроме того, разделяющие гребни борозды у *Varialepis* относительно длинные (у чешуи участка В доходят до задней трети свободного поля или далее), и образуют характерный “луковидный рисунок” (термин по: Ørvig, 1978).

Замечания. Сходство *Gregarialepis* и *Varialepis* как в форме чешуи, так и в характере скульптуры свободного поля довольно велико и, возможно, *Gregarialepis* является представителем сем. *Varialepididae*, но для окончательного заключения необходима репрезентативная выборка чешуи.

Gregarialepis binaria Bakaev et Sergienko, sp. nov.

Gregarialepis binaria Sergienko (nom. nud.): Данилов и др., 1978, с. 142.

Название вида *binaria* лат. — двоичная — из-за попарно сливающихся гребней скульптуры у голотипа.

Голотип — ПИН, № 5797/52 [ранее — СНИ-ИГГиМС, обр. 636/78], чешуя участка В, вблизи с участком С; Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, местонахождение Ерунаково-1; верхняя пермь, татарский отдел, северодвинский (?) ярус, кольчугинская серия, ерунаковская подсерия, ленинская свита.

Описание (рис. 2, а, б). Высота чешуи примерно в 1.3 раза меньше длины, антеродорсальный угол оттянут слабо (рис. 2, а, б). Передний и задний края прямые, верхний край вогнутый, нижний край выгнутый. Антеровентральный угол несколько скошен и имеет нижнюю вырезку, но без нижней шпоры; антеродорсальный слабо вытянут вверх, его конец затуплен. Постероventральный угол острый, постеродорсальный — тупой. Сочленовный шип развитый, немного выше антеродорсального угла. Погруженное поле неширокое, менее 1/4 длины чешуи. Передний край свободного поля неровный, окончания языковидных выступов округлые; некоторые несут тонкие и мелкие гребешки второго порядка, но в основном лишены их. Гребни скульптуры плоские, начинаются как от переднего, так и от верхнего края свободного поля. Борозды, разделяющие гребни, узкие и короткие, хаотично изгибающиеся. Остальная часть свободного поля гладкая и несет редкие поры. Задняя часть свободного поля у голотипа осложнена концентрическими складками, являющимися артефактом сохранности. На заднем крае располагается небольшое число (до трех) зубцов (у голотипа обломаны).

Распространение. Кузнецкий басс.; пермская система, татарский отдел, северодвинский (?) ярус, кольчугинская серия, ерунаковская подсерия, ленинская свита.

Материал. Кроме голотипа две чешуи из тайлуганской свиты разреза Бабий Камень-6.

Под *Planalepis* Bakaev et Sergienko, gen. nov.

Название рода от *planus* лат. — плоский, ровный, и *λεπίς* (*lepis*) греч. — чешуя.

Типовой вид — *Planalepis diserta* sp. nov.

Диагноз. Антеродорсальный угол невысокий, сочленовный шип очень мал. Погруженное поле узкое, гребни скульптуры рельефные, выпуклые, округлые в сечении. Борозды, разделяющие гребни, длинные, направлены в основном параллельно нижнему краю чешуи.

Видовой состав. Типовой вид.

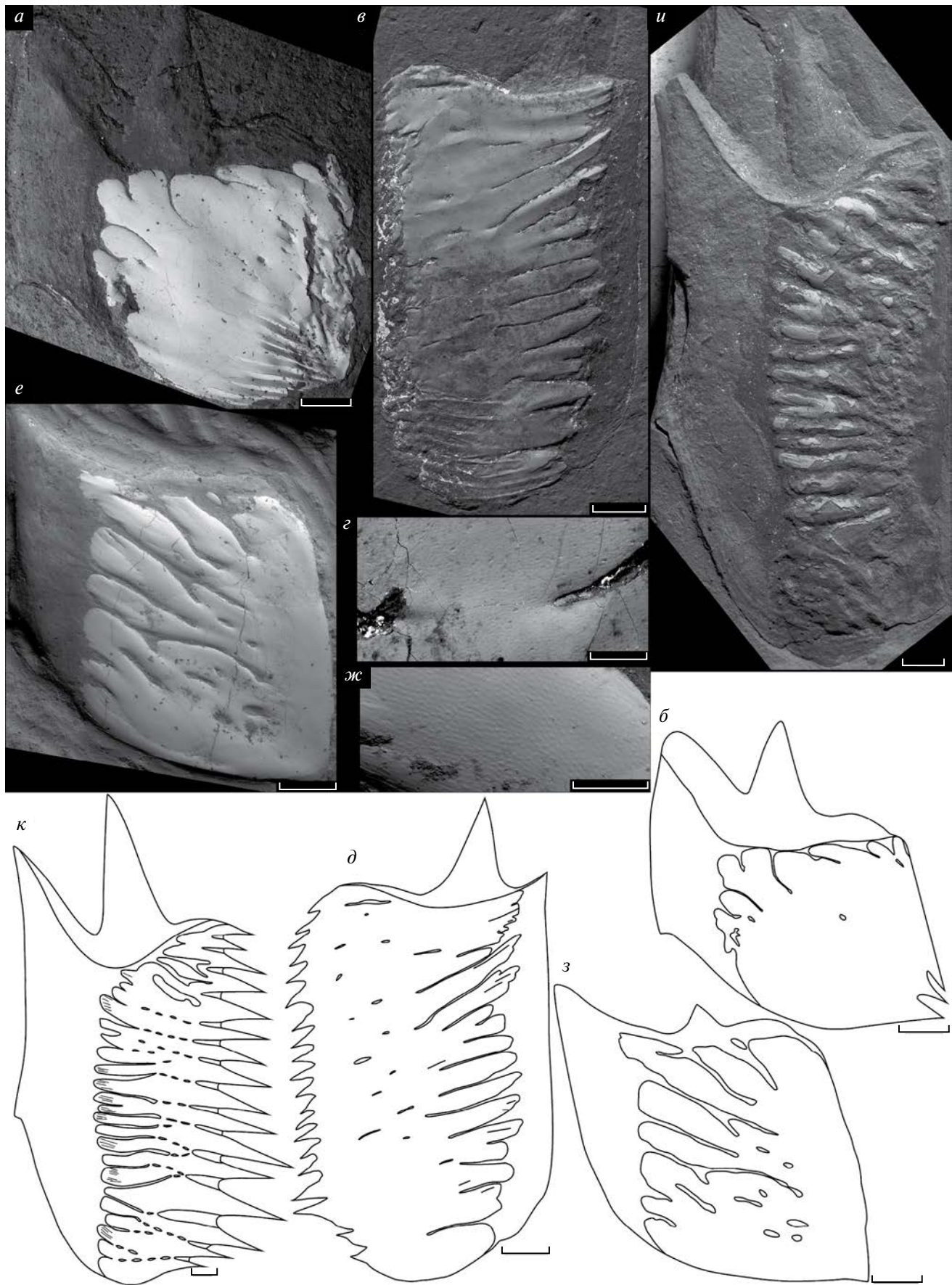


Рис. 2. Чешуи позднепермских лучеперых рыб из ленинской и тайлуганской свит Кузбасса (Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н): *a, б* — *Gregarialepis binaria* Bakaev et Sergienko, sp. nov., чешуя участка В, рядом с участком вблизи с участком С, голотип ПИН, № 5797/52, вид с внешней стороны: *a* — общий вид, *б* — рисунок; местонахождение Ерунаково-1; татарский отдел, северодвинский (?) ярус, кольчугинская серия, ерунаковская подсерия, ленинская свита; *в-д* — cf. *Eugynotoides* sp., чешуя участка А, экз. ПИН, № 5797/53, вид с внешней стороны: *в* — общий вид, *г* — деталь, увеличено, *д* — рисунок; местонахождение Ерунаково-1; татарский отдел, северодвинский (?) ярус, кольчугинская серия, ерунаковская подсерия, ленинская свита; *е-ж* — *Planalepis diserta* Bakaev et Sergienko, sp. nov., чешуя участка В, рядом с участком вблизи с участком С, голотип ПИН, № 5797/49, вид с внешней стороны: *е* — общий вид; *ж* — деталь, увеличено, *з* — рисунок; местонахождение Бабий Камень-6; татарский отдел, вятский ярус, кольчугинская серия, ерунаковская подсерия, тайлуганская свита; *и, к* — *Strelnia* sp., чешуя участка А, экз. ПИН, № 5797/54: *и* — общий вид, *к* — рисунок; местонахождение Ерунаково-1; татарский отдел, северодвинский (?) ярус, кольчугинская серия, ерунаковская подсерия, ленинская свита. Длина масштабной линейки для фиг. *г* и *ж* — 0.1 мм, для остальных — 0.5 мм.

Сравнение. Рельефные гребни скульптуры свободного поля *Planalepis* сходны с гребнями скульптуры чешуй многих *Acrolepididae*. Однако *Planalepis* отличается от всех известных представителей этого семейства невысокими антеродорсальным углом и сочленовным шипом, а также рисунком гребней скульптуры: у *Acrolepididae* они либо направлены диагонально, как у *Acrolepis*, либо образуют характерный “луковидный рисунок”, как у *Acropholis* или *Kazanichthys*.

***Planalepis diserta* Bakaev et Sergienko, sp. nov.**

Planalepis diserta Sergienko (nom. nud.): Данилов и др., 1978, с. 142.

Название вида *diserta* лат. — выразительная, красноречивая — из-за выразительной скульптуры чешуи.

Голотип — ПИН, № 5797/49 [ранее — СНИИГГиМС, обр. 638/8], чешуя участка В, вблизи с участком С; Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, местонахождение Бабий Камень-6 (слой 2); верхняя пермь, татарский отдел, вятский ярус, кольчугинская серия, ерунаковская подсерия, тайлуганская свита.

Описание (рис. 2, *е-з*). Передний и задний края чешуи прямые (рис. 2, *е-з*). Нижний край немного выпуклый, верхний немного вогнутый. Антеродорсальный угол невысокий, с заостренным концом. Антеровентральный угол немного скошен, переход к переднему краю плавный. Постеровентральный угол острый, постеродорсальный — тупой. Сочленовный шип очень мал. Погруженное поле узкое, около 1/5 длины чешуи. Передний край свободного поля прямой, но сильно рассеченный. Языковидные выступы расположены на одной линии, имеют окончания округлой формы. Гребни скульптуры рельефные, выпуклые, округлые в сечении. Борозды, разделяющие гребни, умеренно глубокие и широкие (примерно в три—четыре раза

уже гребней), длинные (доходят до задней трети свободного поля). Они направлены в основном (кроме начинающихся от верхнего края) параллельно нижнему краю. Вдоль края свободного поля иногда образуются отдельные островки ганоина. Задний край не имеет зазубренности. Ультраскульптура свободного поля состоит из микротуберкул (менее 10 мкм в диаметре) (рис. 2, *ж*), в основном округлых, но более вытянутых вдоль края свободного поля.

Материал. Голотип.

Систематическое положение *Heterolepis undata* и *Mitinolepis surickovensis* из ленинской свиты Новокузнецкого р-на Кемеровской обл. пересмотрено.

Чешуя участка В, экз. ПИН, № 5797/53 (рис. 2, *в-д*) (ранее — СНИИГГиМС, обр. 636/122) из местонахождения Ерунаково-1, выделена в качестве голотипа *Heterolepis undata* Sergienko nom. nud., однако доступных признаков недостаточно для выделения самостоятельного рода и вида.

Передний и задний края чешуи прямые. Нижний край выпуклый, верхний вогнутый. Антеродорсальный угол низкий, гораздо ниже сочленовного шипа. Антеровентральный и постеровентральный углы нерезко скошены, переход к переднему и заднему краям плавный. Постеродорсальный угол тупой, несколько приподнят. Сочленовный шип умеренно высокий, расположен ближе к переднему краю чешуи. Погруженное поле очень узкое, занимает менее 1/6 длины чешуи. Передний край свободного поля прямой. Свободное поле слабо скульптурировано. Почти все языковидные выступы расположены на одной линии, имеют окончания заостренной или округлой формы, некоторые несут слабо выраженные гребешки второго порядка. Гребни скульптуры плоские, относительно многочис-

ленные (18) и тонкие. Борозды, разделяющие гребни, прямые и узкие, относительно длинные (доходят до середины свободного поля), направлены почти параллельно друг другу и немного наклонены вниз. Задняя часть свободного поля несет короткие борозды или отдельные поры, “продолжающие” собой борозды переднего края. Задний край поврежден, нес короткие зубцы (несколько сохранилось в верхней части) неравного размера (сerrated). Свободное поле покрыто микротуберкулами (менее 10 мкм в диаметре), в основном продолговатой формы (вытянуты спереди назад) (рис. 2, з).

Описываемый экземпляр морфологически сходен с *Eurynotoides multa* (Sergienko) из казанково-маркинской свиты Кузбасса (Бакаев, 2023), хотя и отличается от него более прямыми, тонкими, параллельными друг другу гребнями скульптуры, а также смещенным к переднему краю сочленовным шипом. Однако чешуя слишком сильно повреждена, поэтому может быть определена только как cf. *Eurynotoides* sp.

Чешуя участка А, экз. ПИН, № 5797/54 (рис. 2, и, к) (ранее – СНИИГГиМС, обр. 636/9) из местонахождения Ерунаково-1, выделена в качестве голотипа *Mitinolepis surickovens* nom. nud., однако доступных признаков недостаточно для выделения самостоятельного рода и вида.

Сочленовный шип высокий, немного наклонен вперед. Передний край немного вогнутый. Антеродорсальный угол сильно вытянут вверх и немного оттянут вперед, превышает сочленовный шип. Антеровентральный угол у чешуи из передней части тела сильно скошен. Постеровентральный угол также срезан под большим углом. Вентральный край чешуи очень выпуклый. Дорсальный край сильно вогнутый. Погруженное поле широкое, составляет немного менее половины длины чешуи. Передний край свободного поля почти прямой. Окончания языковидных выступов округлые или заостренные. Гребни скульптуры относительно тонкие, округло-треугольные в сечении, несут выраженные гребешки второго порядка. Борозды, разделяющие гребни, длинные (доходят как минимум до середины свободного поля), глубокие, несколько уже гребней, вытянуты горизонтально. Задняя часть чешуи повреждена, однако в верхней части чешуи заметно, что задний край нес длинные зубцы.

Описанный образец укладывается в рамки изменчивости видов рода *Strelnia*, описанного из верхнепермских (татарских) отложений

европейской части России (Миних, Миних, 2009; Бакаев, 2022). Рельефность гребней скульптуры и ширина разделяющих их борозд сближают данную форму с позднесеверодвинско-вятским видом *S. certa* Minich, 2009 в большей степени, чем с более ранним видом *S. insolita* (Esin, 1996). Однако сохранность чешуи не позволяет определить ее точнее, чем *Strelnia* sp.

ОБСУЖДЕНИЕ

Присутствие cf. *Eurynotoides* sp. в ихтиокомплексе ленинской свиты может быть свидетельством как преемственности с казанково-маркинским ихтиокомплексом (Бакаев, 2023), так и происходивших в это время миграций рыб между Ангаридой и Еврамерикой. Однако присутствие *Strelnia* sp., очень близкой к *S. certa*, подтверждает наличие миграционных путей между провинциями. Вероятно, данный путь так же, как и раньше (Бакаев, Kogan, 2020; Бакаев, 2023), пролегал через территорию Печорского бассейна. Однако присутствие *Gregarialepis*, не имеющего близкородственных форм среди ихтиокомплексов из перми Восточно-Европейской платформы, свидетельствует о некотором провинциализме фауны. О сохранении провинциализма в конце перми свидетельствует и *Planalepis*, также не имеющий близких родственников в одновозрастных отложениях европейской части России.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-77-10045. Автор выражает признательность А.О. Иванову и В.Н. Глинскому за рецензирование, которое значительно улучшило качество данной работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакаев А.С. К ревизии пермских лучеперых рыб Европейской России. Часть 2 // Палеонтол. журн. 2022. № 6. С. 80–91.
- Бакаев А.С. К ревизии пермских лучеперых рыб из казанково-маркинской свиты Кузбасса // Палеонтол. журн. 2023. № 3. С. 97–104.
- Данилов В.И., Евтушенко В.Е., Меньшикова Л.В. и др. Палеонтологическая характеристика опорного разреза верхнепермских отложений кольчугинской серии Кузнецкого бассейна // Новое в стратиграфии и палеонтологии среднего и верхнего палеозоя Средней Сибири. Новосибирск: СНИИГГиМС, 1978. С. 130–144.
- Есин Д.Н. Чешуйный покров *Amblypterygia costata* (Eichwald) и таксономия палеонисцид по изоли-

рованными чешуям // Палеонтол. журн. 1990. № 2. С. 89–96.

Миних А.В., Миних М.Г. Ихтиофауна перми Европейской России. Саратов: Изд. центр “Наука”, 2009. 244 с.

Сергиенко А.А. Остатки чешуй позднепермских лучеперых рыб в отложениях казанково-маркинской свиты Кузбасса // Материалы по стратиграфии и палеонтологии Сибири. Новосибирск, 1974. С. 63–70 (Тр. СНИГГиМС. Вып. 192).

Яркова Н.М., Шестакова О.Е. Стратиграфия каменноугольно–пермского интервала отложений Кузбасса // Сборник материалов всероссийской научно-технической конференции “Современные проблемы в горном деле и методы моделирования горно-гео-

логических условий при разработке месторождений полезных ископаемых”. Кемерово: Изд-во КузГТУ, 2015. С. 1–5.

Bakaev A., Kogan I. A new species of *Burguklia* (Pisces, Actinopterygii) from the Middle Permian of the Volga Region (European Russia) // *Paläontol. Z.* 2020. V. 94. P. 93–106.

Davydov V.I., Karasev E.V., Nurgalieva N.G. et al. Climate and biotic evolution during the Permian-Triassic transition in the temperate Northern Hemisphere, Kuznetsk Basin, Siberia, Russia // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2021. V. 573. № 1. P. 110432.

Ørvig T. Microstructure and growth of the dermal skeleton in fossil actinopterygian fishes: *Birgeria* and *Scanilepis* // *Zoologica Scripta.* 1978. V. 7. P. 33–56.

Revision of Permian Ray-Finned Fishes from the Leninsk and Tailugan Formations of the Kuznetsk Basin

A. S. Bakaev^{1, 2, 3}

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

²*Kazan Federal University, Kazan, 420008 Russia*

³*Udmurt State University, Izhevsk, 426034 Russia*

Permian ray-finned fishes from freshwater deposits of the Leninsk (Tatarian Series, Severodvinian Stage) and the Tailugan Formations (Tatarian Series, Vyatkian Stage) of Kuznetsk Basin are revised. The taxa considered in the work were not previously formally published and remained *nomina nuda*. Two new genera (*Gregarialepis* and *Planalepis*) and two new species (*G. binaria* and *P. diserta*) are described. Scales of *Heterolepis undata* (reidentified cf. *Eurynotoides* sp.), *Mitinolepis surickovens* (reidentified *Strelnia* sp.), are too poorly preserved, the available features are not sufficient to distinguish new taxa, and they can only be identified to genus-level.

Keywords: Actinopterygii, scales, Permian, Siberia, stratigraphy

УДК 597.9:551.763.1(571.56)

МОРФОЛОГИЯ И ГИСТОЛОГИЯ КОСТЕЙ КОНЕЧНОСТЕЙ СТВОЛОВОЙ САЛАМАНДРЫ *KULGERIHERPETON ULTIMUM* (CAUDATA, KARAUROIDAE) ИЗ НИЖНЕГО МЕЛА ЯКУТИИ

© 2024 г. П. П. Скучас^{а,*}, П. Г. Сабуров^{а,**}, А. В. Ульяхин^{б,***}, В. В. Колчанов^{а,****}

^аСанкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, 199034 Россия

^бПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

*e-mail: p.skutschas@spbu.ru

**e-mail: p.saburov@spbu.ru

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

****e-mail: veniamin.kolchanov@mail.ru

Поступила в редакцию 28.06.2023 г.

После доработки 04.09.2023 г.

Принята к публикации 04.09.2023 г.

В работе описаны морфология и гистологическое строение плечевой и бедренных костей стволовой карауридной саламандры *Kulgeriherpeton ultimum* Skutstchas et al., 2018 из нижнемелового местонахождения Тээтэ, Республика Саха (Якутия). Микроанатомическое и гистологическое строение костей конечностей *K. ultimum* характеризуется наличием толстого компактного первичного кортекса, сформированного параллельно-волокнистым костным матриксом; отсутствием (в плечевой кости) или наличием небольшой (в бедренной кости) медуллярной полости в середине диафиза; наличием расширения медуллярной полости по направлению к эпифизам, которая переходит в проксимальных и дистальных участках в сложную сеть извилистых каналов, частично замещенных полостями эрозии; наличием первичных васкулярных каналов и ростовых меток в первичном кортексе; присутствием остатков нерезорбированного хряща и линии Кашенко; активным вторичным ремоделингом с образованием полостей эрозии, сходным с таковым у крупноразмерных саламандр (других стволовых карауридных саламандр и криптобранхид). Скелетохронологический анализ плечевой кости *K. ultimum* показал, что на момент гибели животного его индивидуальный возраст составлял 13–16 лет, а отсутствие сокращения дистанции между циклическими ростовыми метками в периферической части кортекса свидетельствует о том, что кость принадлежала активно растущей особи, не достигшей максимально возможного размера. Сходство в морфологии плечевой и бедренных костей *K. ultimum* и современных постоянноводных неотенических саламандр [отсутствие дорсального гребня на плечевой кости для крепления *m. subscapularis*, менее высокий, смещенный вперед трохантер бедренной кости, неглубокая вентральная ямка (*fossa trochanterica*) на бедренной кости], а также наличие остатков хряща и сохранение линии Кашенко во внутреннем строении костей конечностей подтверждают выводы о водном образе жизни и неотенической природе стволовых карауридных саламандр.

Ключевые слова: *Kulgeriherpeton*, стволовые саламандры, *Karauroidae*, палеогистология, ранний мел, Якутия

DOI: 10.31857/S0031031X24010103, **EDN:** FPEUAG

ВВЕДЕНИЕ

Изучение стволовых представителей (= stem-group) важно для реконструкции ранних этапов эволюции саламандр, включая появление кроновой группы, а также документирования состояний признаков и паттернов трансформаций состояний признаков внутри *Caudata*. Одной из групп стволовых саламандр являются карау-

риды (*Karauroidae*) – базальные неотенические саламандры, характеризующиеся рядом примитивных особенностей, включая сравнительно крупные размеры (20–40 см), присутствие выраженной скульптуры на костях крыши черепа, наличие скульптурированной дорсальной части чешуйчатой кости, препятствующей мускулатуре внутреннего аддуктора заходить на дорсальную поверхность лобных и теменных костей,

наличие заднелатерального отростка предлобной кости, отсутствие отверстия для выхода спинномозговых нервов в атласе, сильно окостеневающие (= с обширным эндохондральным компонентом) туловищные позвонки (Skutschas, Martin, 2011; Skutschas, 2016; Jones et al., 2022).

Карауридные саламандры включают в себя юрских представителей [напр., среднеюрские *Kokartus* (Кыргызстан), *Marmorerpeton* (Великобритания), *Urupia* (Западная Сибирь, Россия) и позднеюрский *Karaugus* из Казахстана] и более молодых, раннемеловых форм, известных из Западной Сибири (*Caudata indet.*) и Якутии (*Kulgeriherpeton*) (Skutschas, 2016; Skutschas et al., 2018; Jones et al., 2022).

Карауридная саламандра *Kulgeriherpeton ultimum* из нижнемелового местонахождения Тээтэ, Республика Саха (Якутия), представляет особый интерес, поскольку (1) является одной из самых поздних стволовых саламандр в палеонтологической летописи и (2) является компонентом фауны, формировавшейся в области полярных широт раннего мела (Rich et al., 2002; Skutschas et al., 2018). Несмотря на это, многие аспекты биологии *K. ultimum* остаются неизвестными. Для получения данных об образе жизни, характере и скорости роста, индивидуальном возрасте и других биологических особенностях *K. ultimum* был проведен гистологический анализ костей конечностей. Дополнительно было описано морфологическое строение плечевых и бедренных костей этого вида.

Авторы благодарны сотрудникам Ресурсного центра “Рентгенодифракционные методы исследования” (С.-Петербургский государственный ун-т, далее СПбГУ) за помощь в работе на поляризационном микроскопе Leica 2500P,

К.М. Любарову (ООО “ЛИМС”) за подготовку гистологических срезов, а также всем участникам экспедиций, работавшим на местонахождении Тээтэ в 2017–2019 гг.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 23-24-00098; <https://rscf.ru/project/23-24-00098/>).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для выявления деталей внутреннего и внешнего строения наиболее полные изученные образцы (плечевая кость экз. ZIN PH 38/246 и бедренная кость экз. ZIN PH 39/246) были отсканированы на компьютерном томографе Skyscan 1172 (сканирование при 80 кВ и 0.1 мА, разрешение полученных изображений 1.94 мкм на пиксель, размер изображений 1672 × 1672 пикселей) в Ресурсном центре СПбГУ “Рентгенодифракционные методы исследования” и впоследствии визуализированы в программе Amira 6.3.0 (FEI-VSG Company). В дальнейшем для изучения гистологического строения были подготовлены стандартные тонкие петрографические (далее — гистологические) срезы этих двух образцов (плечевая кость экз. ZIN PH 38/246 и бедренная кость экз. ZIN PH 39/246), а также двух дополнительных фрагментов бедренных костей экз. ZIN PH 35/246 и экз. ZIN PH 37/246 (табл. 1).

Все полученные срезы были изучены при помощи оптического поляризационного микроскопа (Leica 4500, Leica Microsystems, Wetzlar, Germany) в Ресурсном центре “Рентгенодифракционные методы исследования” (СПбГУ).

В качестве сравнительных материалов для изучения морфологии плечевых и бедренных костей *Kulgeriherpeton ultimum* использовались

Таблица 1. Перечень и размерные характеристики изученных образцов

№	Скелетный элемент	Общая длина кости, мм	Диаметр центральной части диафиза, мм	Ширина проксимального эпифиза, мм	Ширина дистального эпифиза, мм	Максимальная толщина кортекса, мм	Максимальный диаметр медуллярной полости, мм
ZIN PH 38/246	Плечевая кость	16.5	2.4	5.0	6.5	1.1	—
ZIN PH 35/246	Бедренная кость	—	1.6	—	4.8	0.5	1.0
ZIN PH 37/246	Бедренная кость	—	2.4	4.6	—	0.4	1.5
ZIN PH 39/246	Бедренная кость	24.5	2.4	6.0	7.0	1.8	3.6

скелеты современных представителей родов *Cryptobranchus* (Cryptobranchidae), *Salamandrella* (Hynobiidae), *Ambystoma* (Ambystomatidae) и *Triturus* (Salamandridae), находящиеся в коллекции каф. зоологии позвоночных СПбГУ, а также компьютерные томографии костей конечностей *Necturus* (Proteidae), доступные в репозитории Morphosource (<https://www.morphosource.org>). В работе используется гистологическая терминология из работы Х. Франсильон-Вьелло и др. (Francillon-Vieillot et al., 1990). Для обозначения мускулатуры конечностей и интерпретации мест крепления отдельных мускулов используются терминология и результаты работ Н.Н. Гуртового и др. (1978), М. Эшли-Росс (Ashley-Ross, 1992), Дж. Мольнара и др. (Molnar et al., 2018, 2020). Изученный материал хранится в палеогерпетологической коллекции Зоологического ин-та РАН (ZIN PH), С.-Петербург, Россия.

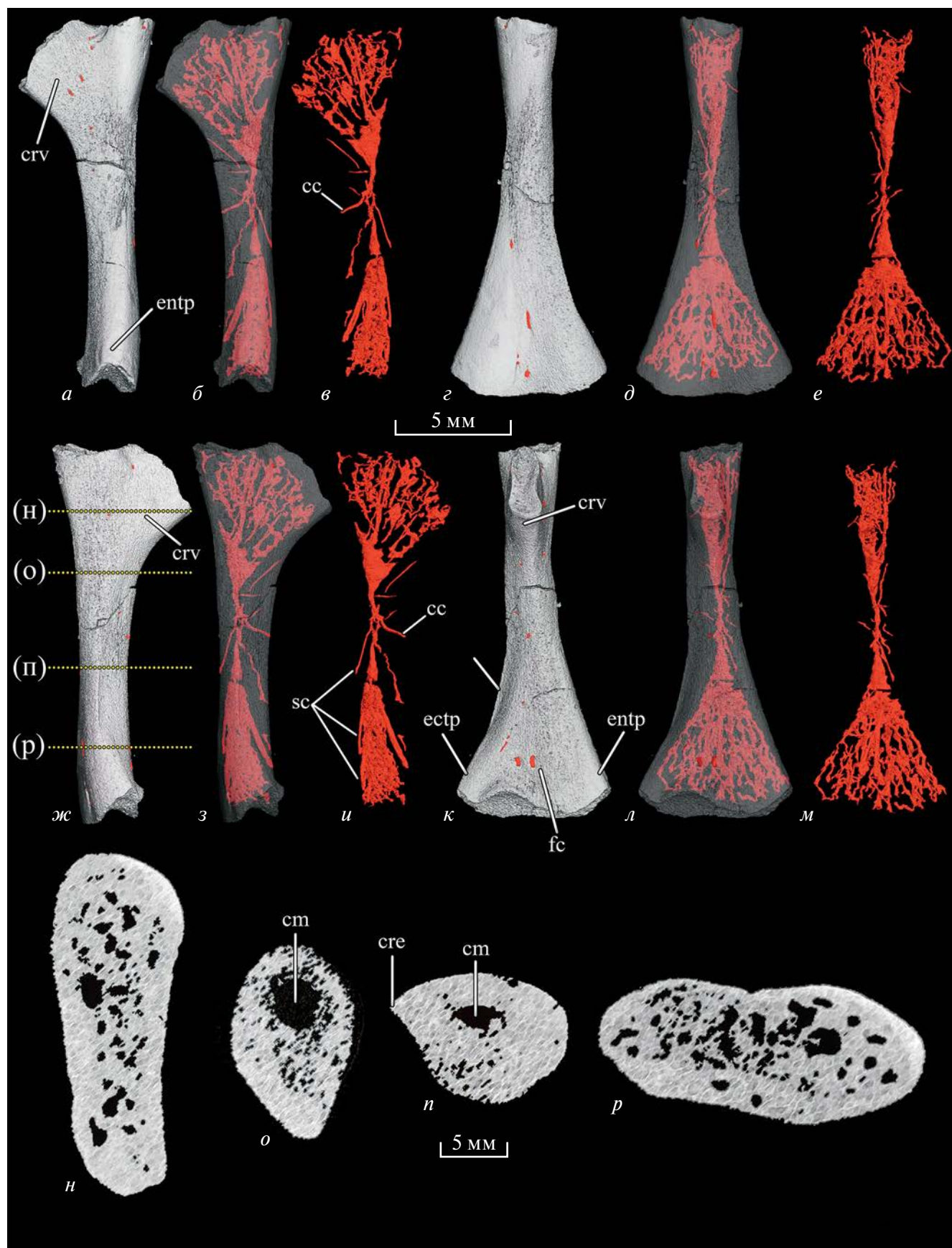
МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ МАТЕРИАЛА

Плечевая кость *Kulgeriherpeton ultimum* (экз. ZIN PH 38/246) массивная, со сравнительно коротким, узким в центральной части диафизом и расширенными проксимальными и дистальными концами, расположенными примерно под углом 90° по отношению друг к другу (рис. 1). На обоих концах присутствуют углубления, в которых при жизни животного находились не окостеневшие хрящевые эпифизы. Проксимальный конец кости несет хорошо выраженный широкий ventральный гребень (*crista ventralis*; *deltopectoral crest*) для крепления значительного числа мышц, управляющих движениями плечевой кости. Главным образом, это грудной (*m. pectoralis*), прокоракоидно-плечевой (*m. procoracohumeralis*), короткий коракоидно-плечевой (*m. coracobrachialis brevis*) и надкоракоидный (*m. supracoracoideus*) мускулы. В области крепления короткого коракоидно-плечевого мускула (в проксимальной части ventрального гребня, на его медиальной стороне) и в области крепления надкоракоидного мускула (в прокси-

мальной части ventрального отростка, на его латеральной стороне) имеются хорошо заметные крупные отверстия каналов кровеносных сосудов. Дорсальный гребень (*crista dorsalis*) отсутствует. Локтевая ямка (*fossa cubitalis*, углубление на ventральной поверхности дистального конца, непосредственно перед эпифизом) относительно небольшая и неглубокая, на ее поверхности открывается несколько каналов кровеносных сосудов. На передней поверхности диафиза имеется невысокий гребень, который тянется примерно от уровня основания ventрального гребня до уровня заднего края локтевой ямки, сливаясь проксимальнее с поверхностью кости в области латерального надмышелка (*ectepicondyle*). Дистальная часть этого гребня заметно более тонкая и высокая; вероятнее всего, в этой области крепились мощные мышцы-разгибатели предплечья (главным образом *m. brachioradialis*). Поверхность кости в области медиального надмышелка (*entepicondyle*) имеет небольшое возвышение треугольной формы, ограниченное дорсально и ventрально небольшими углублениями. В этой области, вероятнее всего, крепились мышцы-сгибатели предплечья.

Бедренная кость *Kulgeriherpeton ultimum* (экз. ZIN PH 39/246) массивная и короткая, с сильно расширенным дистальным концом (рис. 3). Кость сигмоидально изогнута при виде спереди или сзади. Проксимальный конец утолщенный, в сечении имеет форму треугольника, вершина которого направлена каудо-ventрально при нормальном положении конечности (когда она отведена в сторону). Дорсальная поверхность проксимального конца имеет небольшое углубление в задней части, вероятнее всего, для крепления связок или седалищно-бедренного мускула (*m. ischiofemoralis*). На ventральной стороне проксимального конца имеется небольшая ventральная ямка (*fossa trochanterica*), ограниченная спереди трохантером. Трохантер крупный. Гребень трохантера высокий, довольно тонкий, и достигает дистальной части диафиза. Задняя поверхность гребня более плоская, со

Рис. 1. *Kulgeriherpeton ultimum* Skutstchas et al., 2018, 3D-реконструкция правой плечевой кости (экз. ZIN PH 38/246) и реконструкция каналов ее кровеносной системы: *a* — реконструкция плечевой кости, вид с медиальной стороны; *б, в* — реконструкция кровеносной системы, вид с медиальной стороны; *г* — реконструкция плечевой кости, вид с дорсальной стороны; *д, е* — реконструкция кровеносной системы, вид с дорсальной стороны; *жс* — реконструкция плечевой кости, вид с латеральной стороны с указанием мест виртуальных срезов; *з, и* — реконструкция кровеносной системы, вид с латеральной стороны; *к* — реконструкция плечевой кости, вид с ventральной стороны; *л, м* — реконструкция кровеносной системы, вид с ventральной стороны; *н-р* — внутреннее строение плечевой кости на виртуальных срезах. Обозначения: *сс* — центральный канал, *sc* — косые каналы, выходящие на поверхность кости, *ст* — медуллярная полость, *сге* — гребень для крепления мышц-разгибателей предплечья, *сгв* — ventральный гребень, *естр* — латеральный надмышелок, *ентр* — медиальный надмышелок, *лс* — локтевая ямка.



слабо выраженной скульптурой в виде небольших гребней в проксимальной части, вероятно, для крепления дистальных участков внешнего лобково-седалищно-бедренного мускула (*m. rubroischiofemoralis externus*). Дистальный конец сильно расширен, в поперечном сечении имеет бобовидную форму. На переднем крае его дорсальной поверхности имеется выраженное углубление, в которое открываются многочисленные каналы кровеносных сосудов; вероятнее всего — это место крепления сухожилия большеберцового разгибателя голени (*m. extensor cruris tibialis*). Сходное углубление, вероятно, для крепления бедренно-малоберцового мускула (*m. femorofibularis*), имеется и на вентральной стороне; на поверхности этого углубления также открываются многочисленные каналы кровеносных сосудов.

МИКРОАНАТОМИЧЕСКОЕ И ГИСТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ МАТЕРИАЛА

Внутреннее строение плечевой кости (экз. ZIN PH 38/246) характеризуется наличием сложной системы разветвленных васкулярных каналов и полостей, связанных с медуллярной полостью (рис. 1, *о, п*). Медуллярная полость в центральной области диафиза небольшая, но заметно расширяется в дистальном и проксимальном направлении, постепенно переходя в разветвленную сеть извилистых каналов, частично преобразованных в полости эрозии. С поверхностью кости эта сеть сообщается через несколько косых каналов, выходящих на вентральную и дорсальную стороны в дистальной части, и на латеральную и медиальную стороны в проксимальной. На каждой из сторон кости данные каналы идут почти параллельно друг другу по направлению в сторону эпифиза, под острым углом относительно длины кости (рис. 1, *sc*). В центральной части диафиза, на вентральной стороне, на поверхность кости выходит еще один крупный канал, расположенный более вертикально (рис. 1, *cc*). Вероятнее всего, данный канал является местом вхождения сосуда, питающего кость, в то время как косые каналы, выходящие на поверхность в области эпифизов, являются его терминальными участками, питающими надкостницу, связки и прилегающие к плечевой кости мышцы.

Гистологическое строение плечевой кости на уровне середины диафиза характеризуется утолщенным первичным периостелиальным кортексом и отсутствием выраженной медул-

лярной полости (рис. 2, *б, в*). Первичный кортекс компактный, практически аваскулярный (присутствуют единичные васкулярные каналы в глубоких частях кортекса), сформированный параллельно-волокнистым костным матриксом. В первичном кортексе присутствуют многочисленные циклические ростовые метки, представленные линиями замедления (*annuli*) и остановки (*lines of arrested growth, LAGs*) роста (см. “Скелетохронологический анализ” ниже). Встречаются двойные и тройные LAGs (рис. 2, *б*).

Костный ремоделинг выражен в присутствии полостей эрозии и вторичных остеонов в центральной части кости (рис. 2, *в, д*).

Лакуны остеоцитов крупные, округлой формы в первичном кортексе (рис. 2, *г*) и овальные в ламеллярной кости вторичных остеонов (рис. 2, *д*). Лакуны остеоцитов в первичном кортексе расположены упорядоченно, циклически, в зонах между ростовыми метками.

Бедренная кость (экз. ZIN PH 39/246) обладает сходным с плечевой костью паттерном внутреннего строения, который характеризуется наличием медуллярной полости (в т.ч. и в середине диафиза), расширяющейся по направлению к эпифизам и переходящей в проксимальных и дистальных участках в сложную сеть извилистых каналов, частично замещенных полостями эрозии (рис. 3). Как и в случае с плечевой костью, данная сеть открывается на поверхность бедренной кости через косые каналы, направленные в стороны эпифизов и идущие с каждой отдельно рассматриваемой стороны кости параллельно друг другу (рис. 3, *sc*). В области диафиза данные каналы имеют значительно меньший диаметр и направлены более вертикально. Интересной особенностью является наличие в области дистального эпифиза крупных уплощенных полостей эрозии, расположенных друг над другом на относительно равном расстоянии (рис. 3, *eb*). Образование данных структур может быть связано с циклическими остановками роста кости, наличие которых подтверждается гистологическим строением. В таком случае, данные полости могут соответствовать положению, где находилась эпифизарная пластинка в периоды приостановки роста кости.

Все изученные гистологически бедренные кости (экз. ZIN PH 35/246, ZIN PH 37/246 и ZIN PH 39/246) на уровне диафиза характеризуются наличием толстого, компактного первичного кортекса (рис. 4, 5). Первичный периостели-

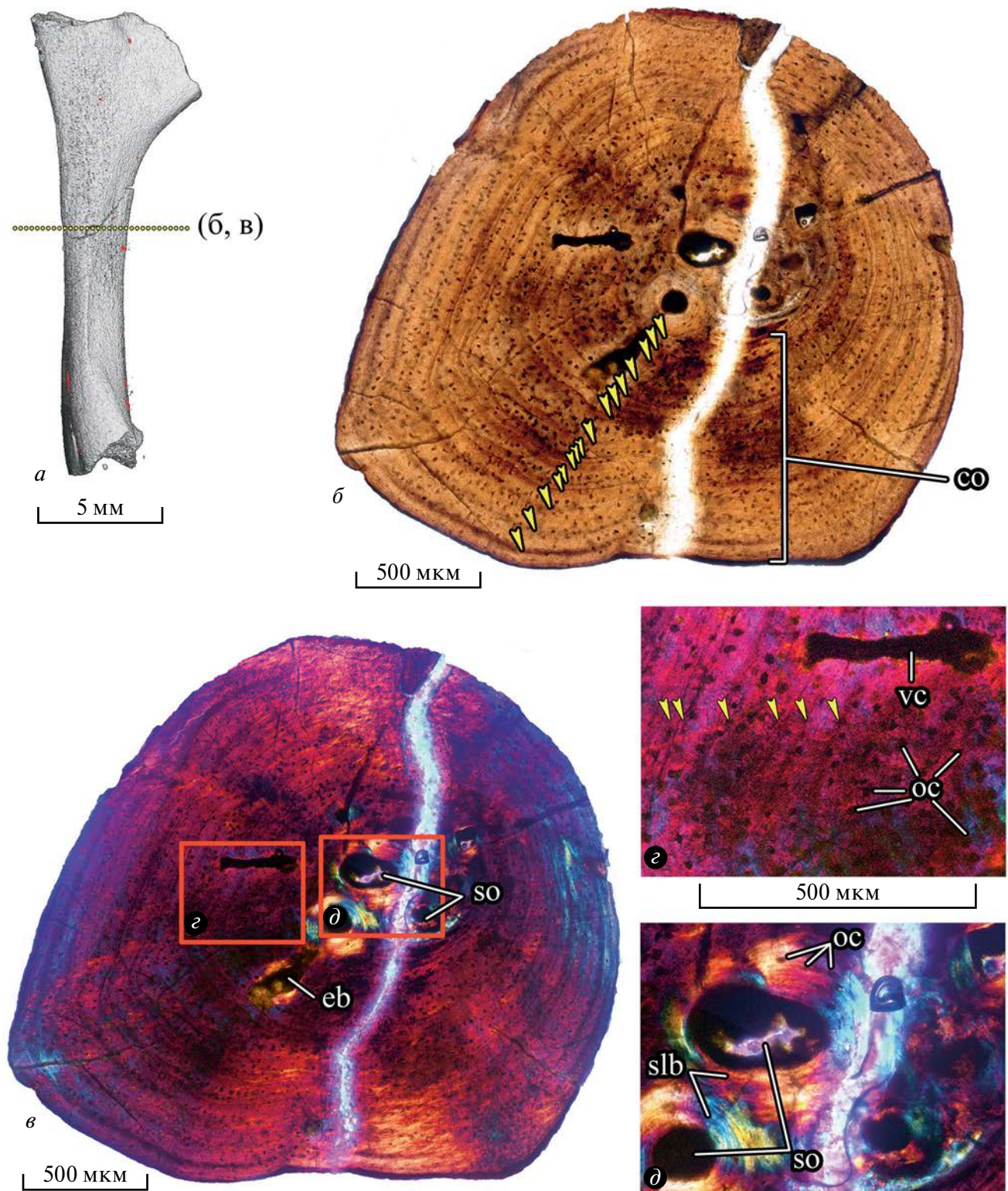


Рис. 2. *Kulgeriherpeton ultimum* Skutstchas et al., 2018, поперечный гистологический срез плечевой кости на уровне середины диафиза (экз. ZIN PH 38/246): *а* – реконструкция плечевой кости, вид с латеральной стороны с указанием места среза; *б* – срез плечевой кости в проходящем свете; *в* – срез плечевой кости в поляризованном свете с указанием границ участков, приведенных под большим увеличением; *г*, *д* – участки среза в поляризованном свете под большим увеличением. Обозначения: со – кортекс, eb – полость эрозии, oc – остециты, slb – вторичная ламеллярная кость, so – вторичный остеон, vc – васкулярный канал. Желтыми стрелками обозначены линии остановки роста (LAGs).

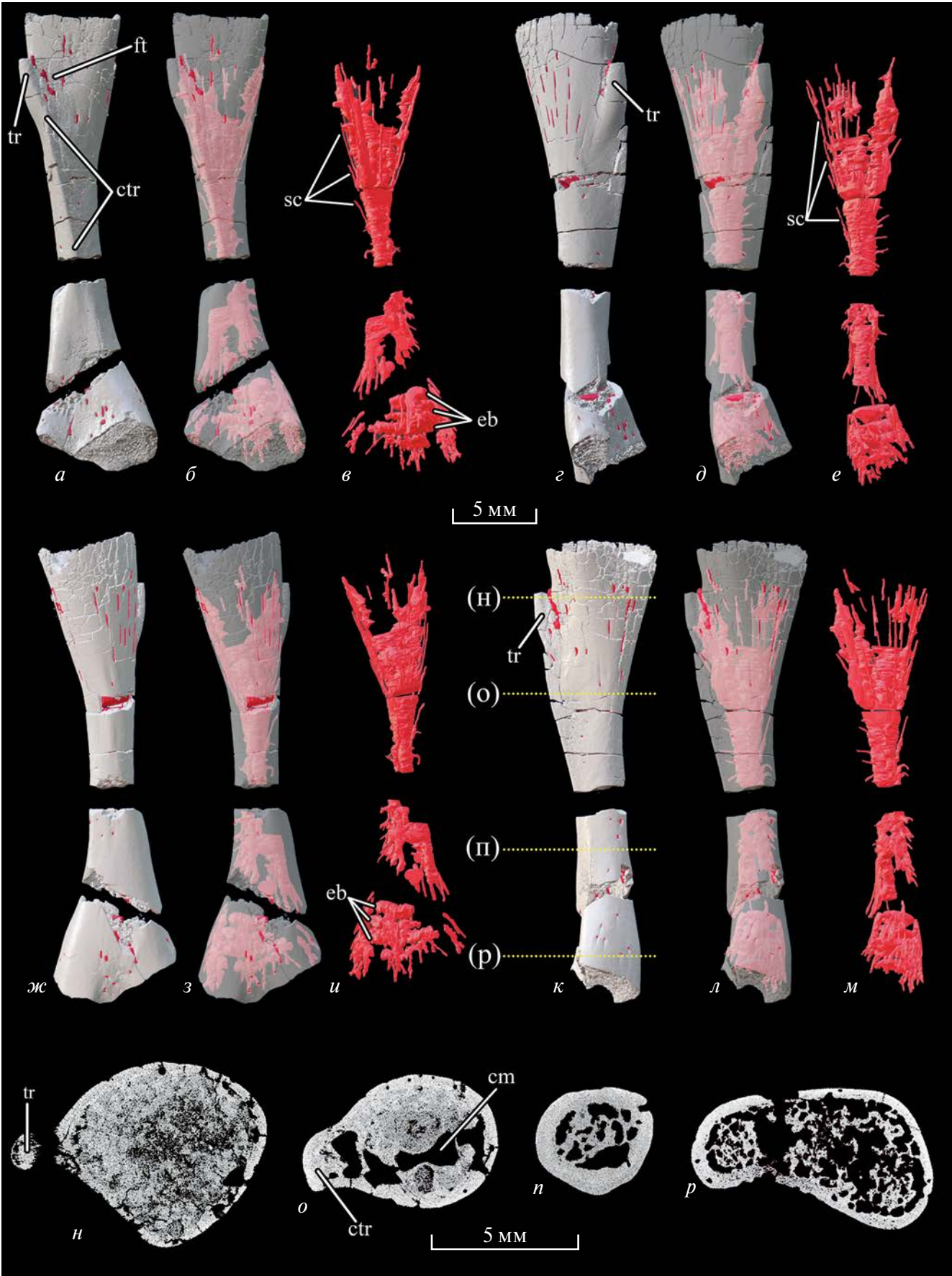


Рис. 3. *Kulgeriherpeton ultimum* Skutschas et al., 2018, 3D-реконструкция правой бедренной кости (экз. ZIN PH 39/246) и реконструкция каналов ее кровеносной системы: *a* — реконструкция бедренной кости, вид с вентральной стороны; *b*, *e* — реконструкция кровеносной системы, вид с вентральной стороны; *z* — реконструкция бедренной кости, вид спереди; *d*, *e* — реконструкция кровеносной системы, вид спереди; *ж* — реконструкция бедренной кости, вид с дорсальной стороны; *з*, *и* — реконструкция кровеносной системы, вид с дорсальной стороны; *к* — реконструкция бедренной кости, вид сзади с указанием мест виртуальных срезов; *л*, *м* — реконструкция кровеносной системы, вид сзади; *н-р* — внутреннее строение бедренной кости на виртуальных срезах. Обозначения: *ctr* — гребень трохантера, *cm* — медуллярная полость, *eb* — полости эрозии, *ft* — вентральная ямка, *sc* — косые каналы, выходящие на поверхность кости, *tr* — трохантер.

альный кортекс практически аваскулярный (на некоторых срезах присутствуют редкие, продольные первичные васкулярные каналы). Первичный кортекс сформирован параллельно-волокнистым костным матриксом. В первичном кортексе присутствуют циклические ростовые метки, представленные линиями замедления роста (*annuli*).

Вокруг медуллярной полости (= перимедуллярно) сохраняются участки нерезорбированного кальцифицированного хряща (рис. 5, *car*). Между хрящом и периостелиальной костью присутствует линия Кашенко. Поверх хряща может присутствовать слой эндостелиальной ламеллярной кости.

Костный ремоделинг выражен в присутствии полостей эрозии (в периостелиальном кортексе, на границе первичного кортекса и хряща и в самом хряще), в присутствии вторичных остеон в перимедуллярной части (начальные этапы формирования вторичного остеона представлены на рис. 4, *з*), а также в резорбции глубоких слоев первичного кортекса с расширением медуллярной полости и последующим откладыванием эндостелиальной кости. В медуллярной полости формируются эндохондральные костные трабекулы, сформированные ламеллярной костью.

Лакуны остеоцитов крупные, округлой и овальной формы в первичном кортексе (рис. 4, *д*) и овальные во вторичной ламеллярной кости (рис. 4, *ж*).

СРАВНЕНИЕ

Микроанатомическое и гистологическое строение костей конечностей *Kulgeriherpeton ultimum* сходно с таковым у других стволовых карауридных саламандр (*Kokartus*, *Marmorperpeton*; см. Buffrénil et al., 2015; Skutschas, Stein, 2015) по следующим чертам: (1) наличие толстого компактного первичного кортекса, сформированного параллельно-волокнистым костным

матриксом; (2) медуллярная полость в районе середины диафиза узкая или не выражена; (3) наличие ростовых меток в первичном кортексе; (4) присутствие остатков нерезорбированного хряща и линии Кашенко; (5) присутствие первичных васкулярных каналов; (6) активный вторичный ремоделинг с образованием полостей эрозии. Кроме этого, общими гистологическими особенностями строения длинных костей *Kulgeriherpeton ultimum* и *Kokartus honorarius* является наличие вторичных остеон и формирование эндостелиальной перимедуллярной кости, сформированной ламеллярным костным матриксом (Skutschas, Stein, 2015).

Среди кроновых саламандр сходными чертами микроанатомического и гистологического строения костей конечностей, а именно толстым компактным первичным кортексом, сформированным параллельно-волокнистым костным матриксом, наличием ростовых меток и первичных васкулярных каналов, наличием полостей резорбции (вторичного ремоделинга), обладают представители исполинских саламандр (криптобранхид) (Canoville et al., 2018; Skutschas et al., 2019; Buffrénil, Laurin, 2021). Данное сходство, вероятно, связано с относительно крупными размерами карауридных стволовых саламандр и криптобранхид (см. Skutschas et al., 2019). У мелкогазменных саламандр первичный кортекс, даже если он утолщенный, аваскулярный и обычно не имеет следов ремоделинга (полостей резорбции) (Canoville et al., 2018; Buffrénil, Laurin, 2021).

СКЕЛЕТОХРОНОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Сохранение ростовых циклических меток (*annuli*, *LAGs*) в первичном кортексе плечевой кости *Kulgeriherpeton ultimum* (экз. ZIN PH 38/246) позволило произвести их прямой подсчет и определить индивидуальный возраст и особенности роста животного. На уровне середины диафиза наблюдаются 16 ростовых цикли-

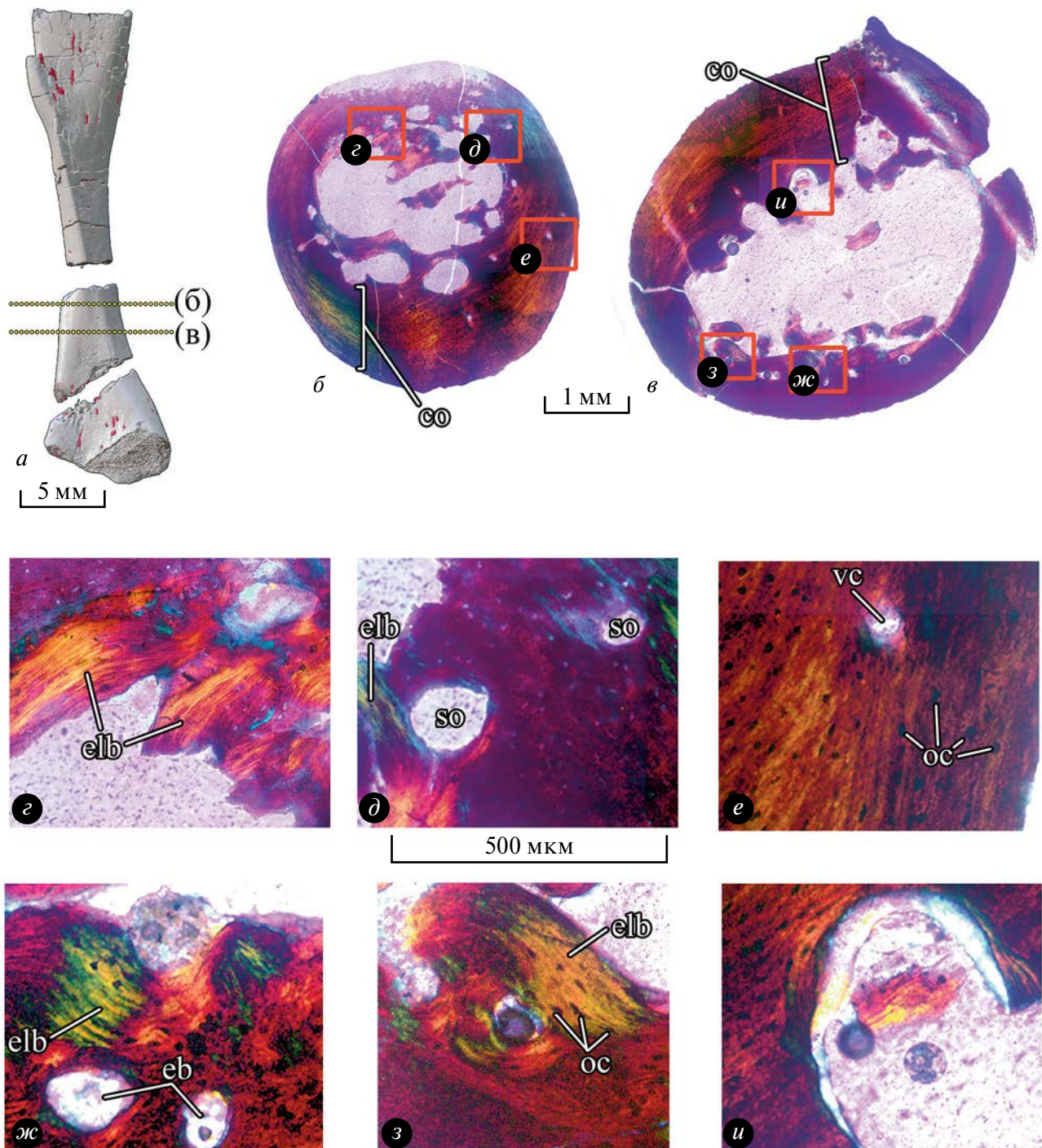


Рис. 4. *Kulgeriherpeton ultimum* Skutstchas et al., 2018, поперечный гистологический срез бедренной кости на уровне середины диафиза (экз. ZIN PH 39/246): *а* – реконструкция бедренной кости, вид с вентральной стороны с указанием мест срезов, *б, в* – срезы бедренной кости в поляризованном свете с указанием границ участков, приведенных под большим увеличением; *г–и* – участки срезов в поляризованном свете под большим увеличением. Обозначения: *co* – кортекс, *eb* – полость эрозии, *elb* – эндостелиальная ламеллярная кость, *oc* – остециты, *slb* – вторичная ламеллярная кость, *so* – вторичный остеон, *vc* – васкулярный канал.

ческих меток, в основном представленных линиями замедления роста (*annuli*). В двух случаях формировались сближенные двойные и тройные линии остановки роста (*LAGs*). Большая

дистанция между циклическими ростовыми метками во внешних частях кортекса свидетельствует о том, что на момент смерти (минимум 13 лет) животное продолжало расти.

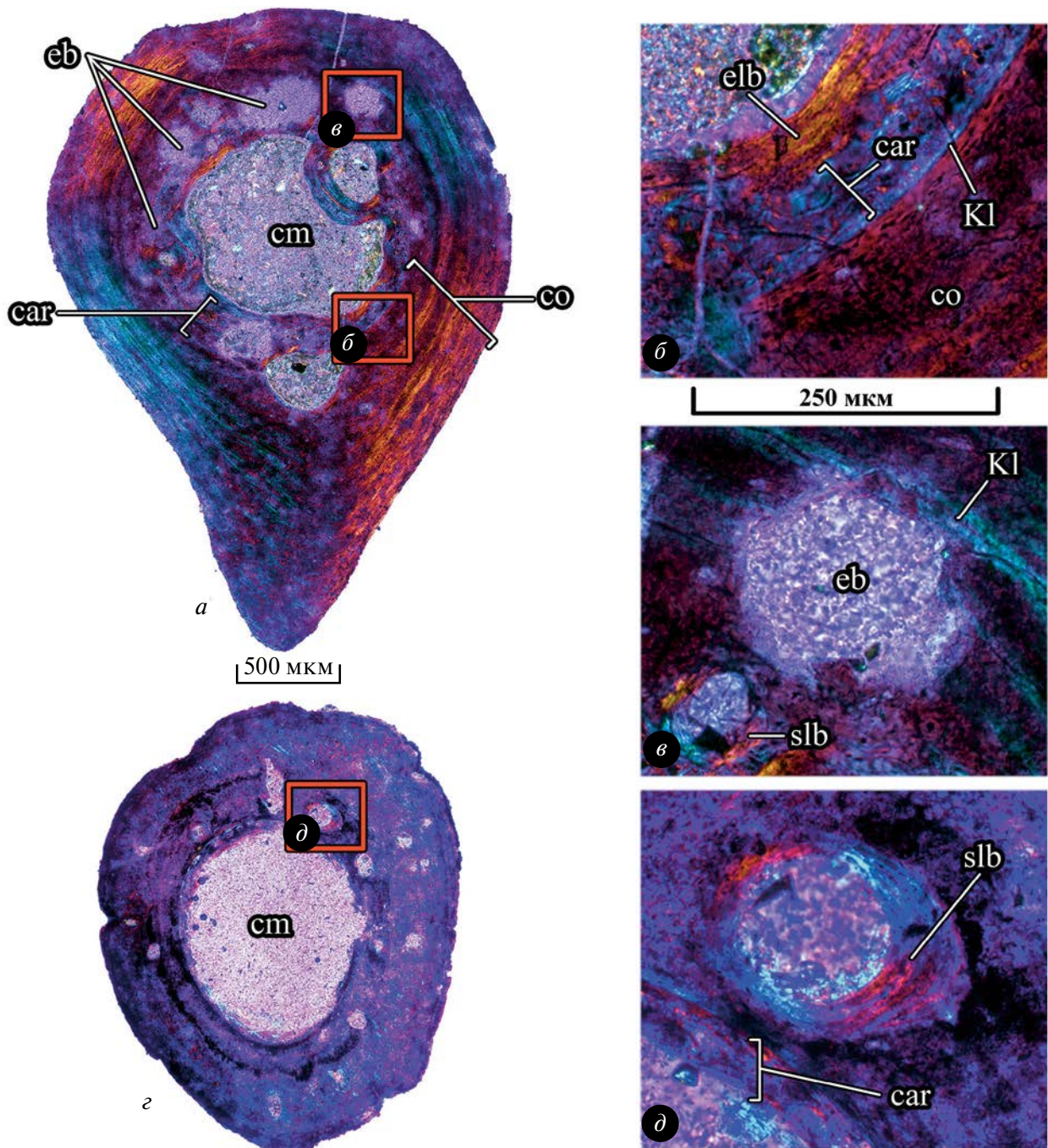


Рис. 5. *Kulgeriherpeton ultimum* Skutstchas et al., 2018, поперечные гистологические срезы бедренных костей: *a–в* – экз. ZIN PH 37/246: *a* – срез в проксимальной части диафиза в поляризованном свете с указанием границ участков, приведенных под большим увеличением; *б, в* – участки среза в поляризованном свете под большим увеличением; *г, д* – экз. ZIN PH 35/246: *г* – срез на уровне середины диафиза в поляризованном свете с указанием границ участка, приведенного под большим увеличением; *д* – участок среза в поляризованном свете под большим увеличением. Обозначения: *car* – кальцифицированный хрящ, *co* – кортекс, *cm* – медуллярная полость, *eb* – полость эрозии, *elb* – эндостелиальная ламеллярная кость, *slb* – вторичная ламеллярная кость, *Kl* – линия Кашенко.

Ростовые метки наблюдаются и в кортексе бедренных костей (рис. 5), но из-за особенностей сохранности произвести точный их подсчет невозможно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Данные по морфологии, микроанатомии и гистологии костей конечностей *Kulgeriherpeton ultimum* позволяют реконструировать некото-

рые палеобиологические особенности как этой саламандры, так и в целом карауридных стволовых саламандр.

Плечевая кость *Kulgeriherpeton ultimum* обладает морфологией, характерной для постоянноводных неотенических саламандр (напр., криптобранхида *Cryptobranchus*, протеида *Necturus*) или личиночных стадий представителей более наземных групп. Отсутствие дорсального гребня, к которому у наземных саламандр крепится увеличенный подкоракоидно-лопаточный мускул (*m. subcoracoscapularis*), оттягивающий конечность назад при ходьбе, указывает на неспособность данной саламандры эффективно передвигаться по суше. Наличие выраженного гребня (или скульптуры, в случае с *Cryptobranchus*) в области латерального надмышцелка и проксимальнее него указывает на наличие мощных мускулов-разгибателей предплечья, которые крепятся в этой области. Развитость этой группы мышц указывает на их активное использование, вероятнее всего, при плавании.

Морфология бедренной кости также сходна с таковой у современных водных саламандр наличием менее высокого трохантера, смещенного на переднюю поверхность кости, и меньшими размерами вентральной ямки (*fossa trochanterica*), в сравнении с более наземными саламандрами. Смещение трохантера, вероятнее всего, связано с характерно измененным положением конечности у водных саламандр в состоянии покоя (конечности отведены назад и приподняты), а небольшие размеры вентральной ямки могут указывать на слабое развитие мышц (в частности, *m. puboischiofemoralis externus*), которые используются для поддержания тела над поверхностью во время передвижения по суше. В то же время, крупные размеры углублений в области дистального конца кости и значительная васкуляризация этих участков может свидетельствовать о наличии развитых мышц разгибателей и сгибателей голени, которые могли активно использоваться при плавании.

Наличие остатков хряща и сохранение линии Кашенко являются признаками неотении (= “скелетной неотении”; см., напр., Buffrénil, Laurin, 2021), и подтверждают выводы о неотенической природе стволовых карауридных саламандр (Buffrénil et al., 2015; Skutschas, Stein, 2015).

Скелетохронологический анализ показал наличие 16 циклических ростовых меток (*annuli*, LAGs) в кортексе крупной плечевой кости

Kulgeriherpeton ultimum (экз. ZIN PH 38/246). Большинство из этих циклических ростовых меток представлено линиями замедления роста (*annuli*), в середине кортекса встречаются сближенные (двойные или тройные) линии остановки роста (LAGs).

Циклические ростовые метки формируются ежегодно и могут использоваться для определения индивидуального возраста животного. Сближенные линии остановки роста формируются при наличии неблагоприятных условий и замедлении роста. Соответственно, животное в течение жизни неоднократно испытывало стрессовые ситуации, в результате которых рост замедлялся и остеогенез прекращался полностью.

Наличие двойных LAGs часто указывает на две фазы роста в течение года (и на две фазы прекращения остеогенеза), связанные с колебаниями окружающей среды, как, например, климатическими изменениями с ярко выраженной сезонностью (Caetano et al., 1985). На примере изучения современных амфибий, таких как саламандры *Triturus marmoratus*, частота встречаемости двойных LAGs возрастает с увеличением высокогорности популяции (Caetano, Castanet, 1993). У лягушек *Scaphiopus coachi* наблюдается корреляция двойных LAGs с количеством муссонных осадков (Tinsley, Tocque, 1995). Также присутствие двойных LAGs может быть связано с нехваткой пищевых ресурсов (Sagor et al., 1998).

Двойные LAGs часто отмечают у лиссамфибий (Caetano, Castanet, 1993; Smirina, 1994), но они также известны у амфибий перми и триаса — темноспондил *Apateon* и *Rhinesuchus* (Sanchez et al., 2010; McNHugh, 2014), а также *Doleserpeton* (Gee et al., 2020).

На данный момент неясно, формировались ли двойные и тройные LAGs у *Kulgeriherpeton* в течение одного года (тогда возраст животного соответствовал 13 годам), либо каждая из них формировалась ежегодно (в этом случае индивидуальный возраст — 16 лет).

Важной особенностью, отмеченной на срезе плечевой кости (экз. ZIN PH 38/246), является отсутствие сокращения дистанции между циклическими ростовыми метками во внешнем кортексе. Резкое сокращение дистанции между ростовыми метками в периферической части кортекса и формирование внешней фундаментальной системы (*external fundamental system*) соответствуют прекращению фазы активного роста

(Woodward et al., 2011). Отсутствие сближенных ростовых меток в периферической части кортекса свидетельствует о том, что крупная плечевая кость (экз. ZIN PH 38/246) принадлежала активно растущему животному, еще не достигшему максимального индивидуального возраста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Дзержинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных. Земноводные. Пресмыкающиеся. М.: Высшая школа, 1978. 407 с.
- Ashley-Ross M.A. The Comparative myology of the thigh and crus in the salamanders *Ambystoma tigrinum* and *Dicamptodon tenebrosus* // J. Morphol. 1992. V. 211. № 2. P. 147–163.
- Caetano M.H., Castanet J. Variability and microevolutionary patterns in *Triturus marmoratus* from Portugal: age, size, longevity and individual growth // Amphibia-Reptilia. 1993. V. 14. P. 117–129.
- Caetano M.H., Castanet J., Francillon H. Détermination de l'âge de *Triturus marmoratus marmoratus* (Latreille, 1800) du Parc National de Peneda Gerês (Portugal) // Amphibia-Reptilia. 1985. V. 6. P. 117–132.
- Canoville A., Laurin M., de Buffrénil V. Quantitative data on bone vascular supply in lissamphibians: comparative and phylogenetic aspects // Zool. J. Linn. Soc. 2018. V. 182. P. 107–128.
- De Buffrénil V., Canoville A., Evans S.E., Laurin M. Histological study of karaurids, the oldest known (stem) urodeles // Hist. Biol. 2015. V. 27. № 1. P. 109–114.
- De Buffrénil V., Laurin M. Lissamphibia // Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology / Eds. de Buffrénil V., de Ricqlès A.J., Zylberberg L. et al. Boca Raton; L.: CRC Press, 2021. P. 345–362.
- Francillon-Vieillot H., de Buffrénil V., Castanet J. et al. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues // Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends. V. 1 / Ed. Carter J.G. N.Y.: Van Nostrand Reinhold, 1990. P. 471–530.
- Gee B.M., Haridy Y., Reisz R.R. Histological skeletochronology indicates developmental plasticity in the early Permian stem lissamphibian *Doloserpeton annectens* // Ecol. and Evol. 2020. V. 10. P. 2153–2169.
- Jones M.E.H., Benson R.B.J., Skutschas P. et al. Middle Jurassic fossils document an early stage in salamander evolution // PNAS. 2022. V. 119. № 30. P. 1–12.
- McHugh J.B. Paleohistology and histovariability of the Permian stereospondyl *Rhinesuchus* // J. Vertebr. Paleontol. 2014. V. 34. № 1. P. 59–68.
- Molnar J.L., Diogo R., Hutchinson J.R., Pierce S.E. Reconstructing pectoral appendicular muscle anatomy in fossil fish and tetrapods over the fins-to-limbs transition // Biol. Rev. Camb. Phil. Soc. 2018. V. 93. P. 1077–1107.
- Molnar J.L., Diogo R., Hutchinson J.R., Pierce S.E. Evolution of hindlimb muscle anatomy across the tetrapod water-to-land transition, including comparisons with forelimb anatomy // Anat. Rec. 2020. V. 303. № 2. P. 218–234.
- Rich T.H., Vickers-Rich P., Gangloff R.A. Polar dinosaurs // Science. 2002. V. 295. № 5557. P. 979–980.
- Sagor E.S., Ouellet M., Barten E., Green D.M. Skeletochronology and geographic variation in age structure in the wood frog, *Rana sylvatica* // J. Herpetol. 1998. V. 32. № 4. P. 469–474.
- Sanchez S., de Ricqlès A., Schoch R., Steyer S. Developmental plasticity of limb bone microstructural organization in *Apaton*: histological evidence of paedomorphic conditions in branchiosaurs // Evol. & Devel. 2010. V. 12. № 3. P. 315–328.
- Skutschas P.P. A relict stem salamander: evidence from the Early Cretaceous of Siberia // Acta Palaeontol. Pol. 2016. V. 61. № 1. P. 119–123.
- Skutschas P.P., Kolchanov V.V., Averianov A.O. et al. A new relict stem salamander from the Early Cretaceous of Yakutia, Siberian Russia // Acta Palaeontol. Pol. 2018. V. 63. № 3. P. 519–525.
- Skutschas P., Martin T. Cranial anatomy of the stem salamander *Kokartus honorarius* (Amphibia: Caudata) from the Middle Jurassic of Kyrgyzstan // Zool. J. Linn. Soc. 2011. V. 161. P. 816–838.
- Skutschas P.P., Saburov P.G., Boitsova E.A., Kolchanov V.V. Ontogenetic changes in long-bone histology of the cryptobranchid *Eoscapheperpeton asiaticum* (Amphibia: Caudata) from the Late Cretaceous of Uzbekistan // C. R. Palevol. 2019. V. 18. № 3. P. 306–316.
- Skutschas P., Stein K. Long bone histology of the stem salamander *Kokartus honorarius* (Amphibia: Caudata) from the Middle Jurassic of Kyrgyzstan // J. Anat. 2015. V. 226. № 4. P. 334–347.
- Smirina E.M. Age determination and longevity in amphibians // Gerontol. 1994. V. 40. P. 133–146.
- Tinsley R.C., Tocque K. The population dynamics of a desert anuran, *Scaphiopus couchii* // Austral. J. Ecol. 1995. V. 20. P. 376–384.
- Woodward H.N., Horner J.R., Farlow J.O. Osteohistological evidence for determinate growth in the American alligator // J. Herpetol. 2011. V. 45. № 3. P. 339–342.

**Long Bone Morphology and Histology of the Stem Salamander
Kulgeriherpeton ultimum (Caudata, Karauridae)
from the Lower Cretaceous of Yakutia**

P. P. Skutschas¹, P. G. Saburov¹, A. V. Uliakhin², V. V. Kolchanov¹

¹*Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, 199034 Russia*

²*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

The morphology and histological structure of the humerus and femur of the stem karaurid salamander *Kulgeriherpeton ultimum* Skutschas et al., 2018, from the Lower Cretaceous Teete locality, Republic of Sakha (Yakutia) is described. The microanatomical and histological structure of *K. ultimum* is characterized by the presence of a thick compact primary cortex formed by a parallel-fibred bone; the absence (in the humerus) or presence of a small medullary cavity in the middle of the diaphysis; the presence of a medullary cavity expanding toward the epiphyses, which passes in the proximal and distal parts into a complex network of sinuous canals, partially replaced by erosion bays; the presence of primary vascular canals and growth marks in the primary cortex; the presence of remnants of unresorbed cartilage and the Kaschenko's line; active secondary remodeling with the formation of erosion bays similar to those in large-sized salamanders (other stem karaurid salamanders and cryptobranchids). Skeletochronological analysis of the humerus of *K. ultimum* showed that at the time of the animal's death, its individual age was 13–16 years, and the absence of a reduction in the distance between cyclic growth marks in the periphyric part of the cortex indicates that it belonged to an actively growing individual that had not reached its maximum possible size. The similarity in the morphology of the humerus and femur of *K. ultimum* and modern aquatic neotenic salamanders (absence of a dorsal crest on the humerus for the attachment of m. subcoracoscapularis, less high, displaced forward trochanter of femur, shallow ventral fossa (fossa trochanterica) on the femur), as well as the presence of remnants of cartilage and preservation of Kashchenko's line in the internal structure of limb bones confirm conclusions about aquatic life style and neotenic nature of stem karaurid salamanders.

Keywords: Kulgeriherpeton, stem salamanders, Karauridae, paleohistology, Early Cretaceous, Yakutia

УДК 551.792:551.89:568.28:598.261.6

ТЕТЕРЕВИНЫЕ ПТИЦЫ (PHASIANIDAE: TETRAONINI) РАННЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА КРЫМА И СТАТУС “LAGORUS” ATAVUS

© 2024 г. Н. В. Зеленков*

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

*e-mail: nzelen@paleo.ru

Поступила в редакцию 04.04.2023 г.

После доработки 28.04.2023 г.

Принята к публикации 28.04.2023 г.

Из нижнего плейстоцена пещеры Таврида (Крым) описаны остатки тетеревиных птиц (Tetraonini, Phasianidae, Galliformes) — это древнейшие находки группы в Евразии за пределами Центральной Европы (Венгрия и Польша) и Болгарии. Находка примитивного тетерева *Lyrurus partium* Kretzoi, 1962 свидетельствует о том, что в раннеплейстоценовое время тетерева входили в состав саванноподобных фаунистических ассоциаций Северного Причерноморья наряду с дрофами и страусами. Обсуждается происхождение и эволюционная история современного кавказского тетерева *L. mlokosiewiczii* Taczanowski, 1875. Особенности строения хорошо сохранившегося полного тарсометатарсуса “*Lagopus*” atavus Jánossy, 1974 из пещеры Таврида указывают на отдельный родовой статус этой плохо изученной плио-плейстоценовой европейской формы, которая выделена в род *Paralyra* gen. nov. Таким образом, не подтверждается присутствие белых куропаток *Lagopus* в доледниковых плио-плейстоценовых фаунах Восточной Европы.

Ключевые слова: ископаемые птицы, Galliformes, эволюция; ранний плейстоцен, гелазий, Северное Причерноморье

DOI: 10.31857/S0031031X24010118, EDN: FPDPLYL

Тетеревиные в узком смысле (триба Tetraonini s.s., семейство Phasianidae, отряд Galliformes) — компактная (19 современных видов в составе девяти родов; Dickinson, Remsen, 2013) и морфологически хорошо очерченная группа довольно крупных или среднего размера наземных птиц, населяющих преимущественно бореальную и субарктическую, а также северную часть умеренной географических зон Голарктики (Потапов, 1985; de Juana, 1994). В широком смысле триба Tetraonini также включает в себя два вида современных индеек (род *Meleagris*; Dickinson, Remsen, 2013), сильно отличающихся от остальных тетеревиных морфологически. Tetraonini s.s. (далее “тетеревиные” или “Tetraonini”) как группа морфологически адаптированы к переживанию морозных зим (Потапов, 1985; Kuzmina, 1992; Богданович, 1997), их изолированные ареалы в южных регионах приурочены преимущественно к горным системам (*Lyrurus mlokosiewiczii* Taczanowski, 1875 в Закавказье; *Tetrastes sewerzowi* Przewalski, 1876 в Тибете). В то же время, североамериканские степные тетерева (род *Tympanuchus*) проникают и в субтро-

пическую климатическую зону, населяя прерии и лесостепи северных окраин Мексиканского залива (Потапов, 1985).

Выраженная специализация к обитанию в высоких широтах обуславливает морфологическую специфику тетеревиных относительно других курообразных, в результате чего их долгое время рассматривали в ранге самостоятельного семейства Tetraonidae (Потапов, 1985; Kuzmina, 1992; Богданович, 1997; см. также обзор: Sibley, Ahlquist, 1990). В то же время молекулярно-генетические филогенетические исследования однозначно реконструируют тетеревиных, как довольно продвинутой субкладу семейства Phasianidae, сестринскую к индейкам (Lucchini et al., 2001; Dimcheff et al., 2002; Drovetski, 2002; Kimball et al., 2021a, b).

Тетеревиные, по-видимому, имеют североамериканское происхождение (Short, 1967; Lucchini et al., 2001; Persons et al., 2016; Wang et al., 2017; Cai et al., 2018; но см. Потапов, 1985), при этом базальная диверсификация трибы должна была иметь место на североамериканском кон-

тиненте в среднем—позднем миоцене (Persons et al., 2016; Cai et al., 2018). Линия Tetraonini+Meleagris генетически связана с фазановыми ориентальной (Сино-Гималайской) зоогеографической области (Wang et al., 2017; Cai et al., 2018), что, несомненно, объясняет представления некоторых авторов (Потапов, 1985) о происхождении тетеревиных от азиатских высокогорных фазановых. В то же время, недавно из верхнего миоцена Северной Америки был описан ископаемый род фазановых *Centuriavis* Ksepka et al., 2022, реконструируемый как представитель клады *Pucrasia* + *Meleagris* + *Tetraonini*, т.е., близкий к дивергенции индейковых и тетеревиных (Ksepka et al., 2022). Более древние ранне- и среднемиоценовые находки предполагаемых тетеревиных из Северной Америки остаются неподтвержденными (Olson, 1985; Drovetski, 2003; Mayr, 2017).

Формирование родов тетеревиных, в настоящее время населяющих Евразию (дикуши *Falci-pennis*, белые куропатки *Lagopus*, глухари *Tetrao* и тетерева *Lyrurus*; последние ранее иногда объединялись в один род *Tetrao*), оценивается второй половиной позднего миоцена — ранним плиоценом (Persons et al., 2016; Cai et al., 2018). В палеонтологической летописи Евразии *Tetraonini* появляются в нижнем плиоцене (зоны MN 14–15) Центральной Европы и Балкан (местонахождения Мусилиево и Дорково в Болгарии; Венже в Польше и Чарнота-2 в Венгрии), где представлены предполагаемой ископаемой белой куропаткой *Lagopus atavus* Jánossy, 1974, ископаемыми глухарем *Tetrao macropus* Jánossy, 1976 и, по-видимому, тетеревами “*Tetrao*” *conjgens* Jánossy, 1974 и “*T.*” *rhodopensis* Boev, 1998 (Jánossy, 1974, 1976; Bocheński, 1991; Boev, 1998, 2002). Более поздние позднеплиоценовые — раннеплейстоценовые находки тетеревиных Евразии также приурочены к указанному региону (см. Bocheński, 1991; Boev, 2002; Mlíkovský, 2002; Tyrberg, 1998), но в середине гелазия (местонахождение Сенез; MN 17) ископаемый тетерев *Lyrurus cf. partium* Kretzoi, 1962 также обнаружен на территории Франции (Mourer-Chauviré, 1993; Tyrberg, 1998). Находка *Lyrurus cf. partium* в позднем миоцене Венгрии (Kessler, 2009) не может быть подтверждена (см. ниже); также, по-видимому, ошибочны указания на присутствие этого плейстоценового вида и в плиоцене Венгрии (Kessler, 2009, 2013; Kessler, Horváth, 2022). Из самых верхов нижнего плейстоцена (верхов калабрия) Испании и Франции описаны *Lagopus lagopus* и *Lyrurus tetrrix* (Mourer-Chauviré, 1993; Sanchez Marco, 2009), неопределенные тетеревиные

(*Tetraonini* indet.) указаны из позднекалорийского местонахождения Ногайск в Северном Причерноморье (Горобец, 2018). Других находок тетеревиных древнее среднего плейстоцена в Евразии не описано, за исключением, вероятно, ошибочного указания на *Lyrurus cf. tetrrix* в верхнем миоцене Внутренней Монголии (Rich et al., 1986; см. ниже). Два ископаемых европейских плейстоценовых вида тетеревиных были синонимизированы: *Lagopus balcanicus* Boev, 1995 — с современным *Lyrurus tetrrix*, *Lagopus voinstvenskii* Ganea, 1972 — с современным *Tetrastes bonasia* L., 1758 (Mlíkovský, 2002).

Ниже приведено описание костных остатков тетеревиных, собранных в 2018–2022 гг. на местонахождении пещера Таврида в Центральном Крыму, датируемом серединой раннего плейстоцена (1.5–1.8 млн л. н.; Лопатин и др., 2019; Оксиненко, Лавров, 2021). Ранее из этого богатого местонахождения ископаемых позвоночных (Лопатин, 2019) были подробно описаны гигантский страус и утиные птицы (Zelenkov et al., 2019; Зеленков, 2022). Среди других представителей авифауны кратко упоминался тетерев “*Tetrao*” sp. (Лопатин и др., 2019; Zelenkov et al., 2019), который здесь отнесен к ископаемому виду *Lyrurus partium*, характерному для раннего — низов среднего плейстоцена Европы (Bocheński, 1991; Mourer-Chauviré, 1993; Tyrberg, 1998; Boev, 1999, 2002; Bocheński et al., 2012). Кроме того, в сборах из пещеры Таврида обнаружены единичные остатки предполагаемой древнейшей белой куропатки *Lagopus atavus* Jánossy, 1974. Этот вид до настоящего времени оставался очень плохо изученным; отмечалось, что он имел необычные по сравнению с современными белыми куропатками пропорции конечностей (Jánossy, 1974; Bocheński, 1991). Полный тарсометатарсус из пещеры Таврида указывает на выраженное морфологическое своеобразие *L. atavus* и свидетельствует об обособленном родовом статусе этого ископаемого вида, который здесь выделен в род *Paralyra* gen. nov.

Использованные сокращения: ПИН РАН — Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, Москва; ISEZ — Ин-т систематики и эволюции животных Польской академии наук, Краков.

Автор признателен акад. А.В. Лопатину, А.В. Лаврову (ПИН РАН), Д.О. Гимранову (Ин-т экологии растений и животных Уральского отделения РАН) и Д.Б. Старцеву (Крымский федеральный ун-т им. В.И. Вернадского) за сбор

и передачу на изучение ископаемых остатков птиц из пещеры Таврида, а также З. Бохеньски (Краков), Л. Макади (Будапешт) за доступ к коллекциям ископаемых птиц, З. Боеву (София) за фотографии ископаемых Tetraonini, и З. Боеву и А.В. Пантелееву за рецензии. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда, № 22-14-00214, <https://rscf.ru/project/22-14-00214/>.

КЛАСС AVES

ОТРЯД GALLIFORMES

СЕМЕЙСТВО PHASIANIDAE HORSFIELD, 1821

Т р и б а Tetraonini Leach, 1820

Род *Paralyra* Zelenkov, gen. nov.

Название рода от пара *лат.* — около и *lyra лат.* — лира, отсылка к родовому названию тетеревов *Lygurus*; ж.р.

Типовой вид — *Lagopus atavus* Jánossy, 1974; плиоцен — нижний плейстоцен Центральной и Восточной Европы.

Диагноз. Стержень тарсометатарсуса заметно расширен, лишь незначительно сужается в центральной части; медиальная кромка *cotyla medialis* слабо загнута проксимально; *fossa parahypotarsalis medialis* мелкая, ее дорсальный край протягивается в проксимальном направлении косо относительно длинной оси кости и оканчивается практически на уровне дорсального края стержня; *crista hypotarsalis medialis* оканчивается на одном уровне с *crista hypotarsalis lateralis* и резко обрывается дистально; проксимолатеральная часть дорсальной поверхности стержня непосредственно дистальнее *cotyla lateralis* формирует плоскую поверхность; *trochlea metatarsi IV* выдвинут дистально (его дистальный край приближен к дистальному краю *trochlea metatarsi III*) и слабо отставлен латерально (его проксимолатеральный край полого переходит на стержень); *trochlea metatarsi III* при виде с плантарной стороны не формирует заостренного проксимального “язычка”; *foramen vascularis distalis* приближено к *incisura intertrochlearis lateralis* на вентральной поверхности.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение (рис. 1). От *Lagopus* тарсометатарсус отличается расширенным стержнем; слабо загнутой проксимально медиальной кромкой *cotyla medialis*; протягивающимся практически до дорсального края стержня дорсальным краем *fossa parahypotarsalis medialis*; уплощенной

дорсальной поверхностью стержня непосредственно дистальнее *cotyla lateralis*; слабо отставленным латерально (рис. 1, s1) и сильно выдвинутым дистально (рис. 1, g1) *trochlea metatarsi IV*; отсутствием заостренного язычка в проксимальной части плантарной поверхности *trochlea metatarsi III* (этот признак варьирует у *Lagopus*). От *Lygurus* отличается большей робустностью проксимального эпифиза и стержня, слабо отставленным латерально относительно стержня и выдвинутым дистально *trochlea metatarsi IV* (у *Lygurus*, как и у *Lagopus*, переход латеральной кромки стержня на *trochlea metatarsi IV* более резкий, а сам *trochlea* оставлен проксимальнее), субквадратным *trochlea metatarsi III* при виде с дистальной стороны (прямоугольный и высокий дорсовентрально у *Lygurus*), а также приближенным к *incisura intertrochlearis lateralis* вентральной апертурой *foramen vascularis distalis*.

З а м е ч а н и я . Некрупная тетеревиная птица *Lagopus atavus* была описана из верхнего плиоцена Южной Польши (Jánossy, 1974) в качестве ископаемого подвида современной белой куропатки *L. lagopus* (L., 1758), а затем была поднята до ранга вида (Jánossy, 1976) и позднее — вновь включена в синонимы современного *L. lagopus* (Mlíkovský, 2002). Отнесение этого вида к роду *Lagopus* (белые куропатки) во многом основывается на размерах (крупнее *Tetrastes* и мельче *Lygurus*). При этом различие родов *Lagopus* и *Lygurus* по посткраниальной остеологии представляется во многих случаях проблематичным — мною не было обнаружено однозначных критериев различения этих родов (за исключением размеров), которые могли бы быть прослежены на описанных материалах по *L. atavus*. Современный *Lygurus mlokosiewiczzi* по размерам костей передней конечности несущественно отличается от наиболее крупных *Lagopus* (но имеет заметно более длинную цевку), а опора на размеры при определении родовой принадлежности ископаемых плио-плейстоценовых представителей линии и вовсе выглядит необоснованной. При этом важно, что для типовой серии *L. atavus* характерны отличные от современных *Lagopus* пропорции конечностей (Bocheński, 1991).

Для плечевой кости *L. atavus*, являющейся голотипом этого вида, характерно наличие желоба на месте отпечатка *m. latissimus dorsi posterior* (Jánossy, 1974), однако подобный желоб обнаружен нами и у *Lygurus mlokosiewiczzi*, в то время как у *Lagopus* этот желоб, напротив, обычно не выражен (Bocheński, 1991; наши данные). Вогнутость на проксимальной поверхности *tuberculum*

ventrale, отмеченная для *L. atavus* (Jánossy, 1974), также имеется у тетеревов как индивидуальная вариация, но у *Lagopus* она (если имеется) развита все же сильнее — этот признак можно считать единственным, сближающим этот ископаемый вид с родом *Lagopus*.

Но наиболее примечательно строение тарсометатарсуса *L. atavus* — по этому элементу скелета *Lagopus* и *Lygurus*, а также другие роды тетеревиных, хорошо различимы (рис. 1). Ранее был известен только один дистальный фрагмент (рис. 1, в), по которому предыдущими авторами не было сделано содержательных замечаний. Полный тарсометатарсус из пещеры Таврида (о видовой принадлежности этого экз. см. ниже) указывает на выраженную морфологическую специфичность *L. atavus* по сравнению с современными *Lagopus*. От современных видов *Lagopus* тарсометатарсус *L. atavus* отличается выраженной утолщенностью стержня, а также заметно выдвинутым дистально и несколько слабее оставленным латерально *trochlea metatarsi* IV. По размеру проксимальной суставной поверхности тарсометатарсус *L. atavus* соответствует таковому *L. lagopus*, но существенно короче.

Несмотря на относительно небольшие размеры, строение цевки сближает *L. atavus* с современными *Lygurus*. В связи с этим отнесение *L. atavus* к роду *Lagopus* выглядит необоснованным. С учетом неясности филогенетической близости *L. atavus* по отношению к современным родам *Lagopus* и *Lygurus* и специфичности устройства тарсометатарсуса, здесь принимается отдельный родовой статус для этого вида. Отличия от современных видов *Lagopus* в строении дистальной суставной поверхности, заключающиеся в выраженном дистальном сдвиге и менее выраженной латеральной отставленности *trochlea metatarsi* IV, указывают на иной характер взаимодействия с субстратом у обитавшей в саваннах или степных ландшафтах виллафранкской *Paralyra atavus* (Jánossy, 1976) *comb. nov.* по сравнению с современными видами *Lagopus*, населяющими преимущественно субарктику.

Тарсометатарсус *Paralyra* по общим пропорциям сходен с таковым североамериканских *Dendragapus obscurus* (рис. 1, е), но отличается широким и невысоким *trochlea metatarsi* III при виде с дистальной стороны. *Trochlea metatarsi* IV имеет хорошо выраженный, хотя и неглубокий желоб на дистальной и дорсальной сторонах блока — как у *Lagopus*, в то время как у *Dendragap-*

pus этот желоб исчезает в средней части *trochlea*. Виды рода *Falcipennis* имеют зауженный стержень тарсометатарсуса с расширенным дистальным эпифизом, в чем сходны с *Lagopus*, но отличаются от *Dendragapus* и *Paralyra*. От *Tympanuchus* тарсометатарсус *Paralyra* отличается дорсоплантарно низким *trochlea metatarsi* III и дорсально расположенным *trochlea metatarsi* IV при виде с дистальной стороны, приближенной к *incisura intertrochlearis lateralis* вентральной апертуре *foramen vasculare distale*, отсутствием выраженного проксимального “язычка” на латеральном крае *trochlea metatarsi* III при виде с плантарной стороны; менее развитой *fossa parhypotarsalis lateralis*. Таким образом, несмотря на пропорциональное сходство с *Dendragapus*, по структуре плюсно-фаланговых суставов *Paralyra* все же ближе к *Lagopus* и *Lygurus*. Отнесение *P. atavus* к эволюционной линии тетеревов — белых куропаток также косвенно подтверждается отсутствием представителей таежных фаун (к которым относится *Dendragapus*) в комплексе позвоночных из Тавриды, для которого характерен саванно-лесостепной экологический облик (Лопатин, 2019).

Коракоид из типового местонахождения Рембеллицы Крулевски 1, отнесенный к *L. atavus* (Jánossy, 1974), подтверждает отдельный родовой статус этой формы (рис. 1). Экз. ISEZ, № AF/16-RK1:12 (краниальный фрагмент левого коракоида) схож с *Lagopus* формой *facies articularis clavicularis*, но заметно отличается более укороченным и не выдвинутым медиально *processus acrocoracoideus*, в чем более схож с *Lygurus*.

Пересмотр систематического положения плиоценовой *L. atavus* требует ревизии и других предполагаемых находок белых куропаток в плиоцене Восточной Европы. Так, *Lagopus aff. L. atavus* была определена на основании, главным образом, размеров по очень фрагментарной плечевой кости из раннего плиоцена местонахождения Муселиево в Болгарии (Воев, 2001). Строение сохранившегося участка кости едва ли позволяет определять близкие роды тетеревиных, однако, исходя из размерного сходства и возраста, этот экземпляр можно предварительно обозначать как *Paralyra sp.*

Тибиотарсус *Lagopus* из Венже, по замечаниям Бохеньски (Bocheński, 1991), демонстрирует морфологию, промежуточную между современными *Lagopus* и *Lygurus* и, таким образом, подтверждает отдельный родовой статус плиоцен—раннеплейстоценовых восточноевропейских

белых куропаток. Принадлежность этой находки к тетеревиным (в качестве *Paralyra* sp.) здесь подтверждается.

Paralyra atavus (Jánossy, 1974), comb. nov.

Lagopus lagopus atavus: Jánossy, 1974, с. 534, табл. 24.

Lagopus avatus: Jánossy, 1976, с. 33; Bocheński, 1991, с. 570; Bocheński et al., 2012, с. 58.

Lagopus lagopus (part.): Mlíkovský, 2002, с. 168.

Голотип — ISEZ, № AF/26-RK1:22, проксимальный фрагмент плечевой кости; Польша, местонахождение Рембелицы Крулевски 1; верхний плиоцен.

Описание (рис. 1, б, г, м, ж, и, к, п, р). См. диагноз рода, а также первоописание вида (Jánossy 1974).

Размеры, в мм. Тарсометатарсус: общая длина — 36.5; ширина проксимального эпифиза — 8.1; минимальная ширина стержня — 3.6; высота стержня в средней части — 2.8; ширина дистального эпифиза — 8.3; высота trochlea metatarsi III — 4.2. Тибиотарсус: ширина дистального эпифиза ~ 7.7.

Сравнение. В роде *Paralyra* один вид.

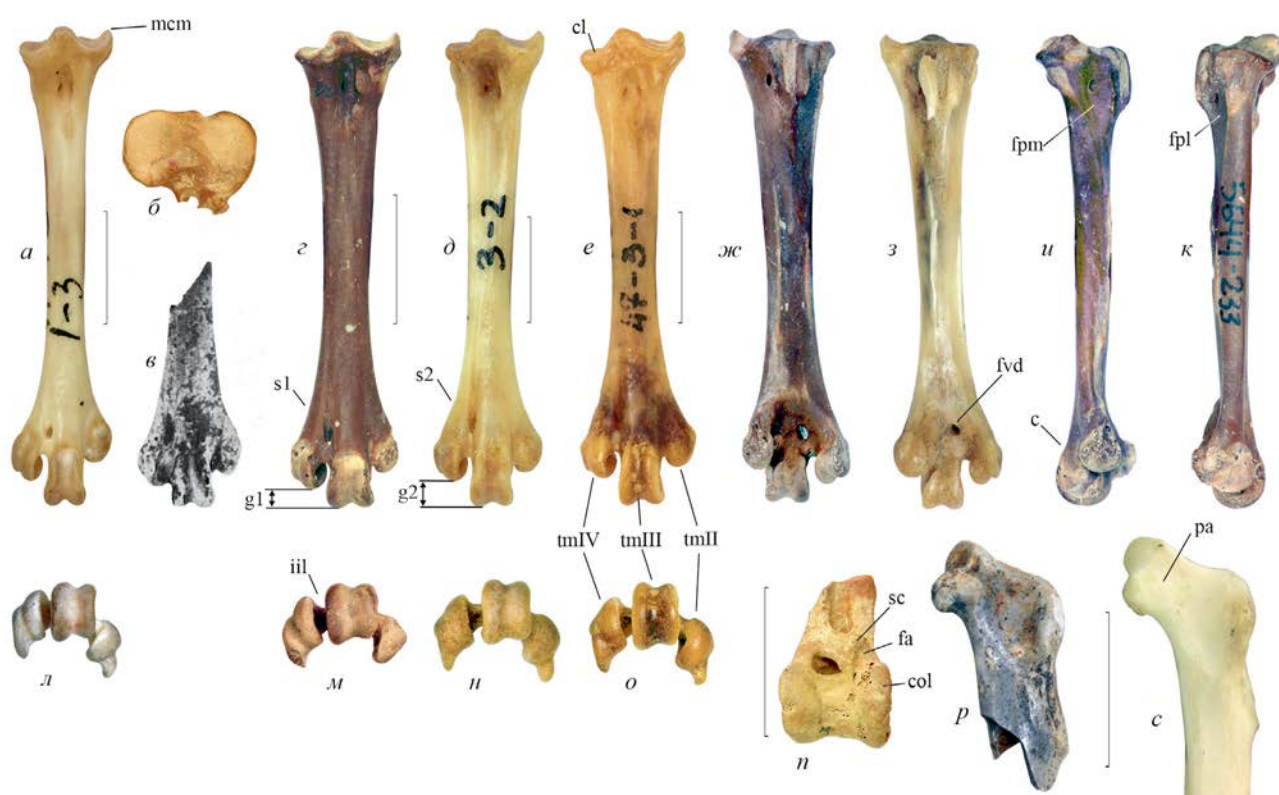


Рис. 1. Тарсометатарсусы (а–о), тибиотарсус (п) и коракоиды (р, с) *Paralyra atavus* (Janossy, 1974) из верхнего плиоцена — нижнего плейстоцена Восточной Европы в сравнении с избранными современными Tetraonini: а, л, с — *Lagopus lagopus* (L., 1758), экз. остеол. коллекции ПИН 47-4-3, современный; б–г, ж, и, к, м, п, р — *Paralyra atavus*; б, г, ж, и, к, м — экз. ПИН, № 5644/233, Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен; в — экз. б/н в колл. ISEZ (Jánossy, 1974), Польша, Рембелицы Крулевски 1; верхний плиоцен; н — экз. ПИН, № 5644/232, Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен; р — экз. ISEZ, № AF/16-RK1:12, Польша, Рембелицы Крулевски 1; верхний плиоцен; д, з, н — *Lyrurus tetrix* (L., 1758), экз. остеол. коллекции ПИН 47-8-2, современный; е, о — *Dendragapus obscurus* (Say, 1823), экз. остеол. коллекции ПИН 47-3-1, современный. а, в–е — с дорсальной стороны; б — с проксимальной стороны; ж, з — с плантарной стороны; и — с медиальной стороны; к — с латеральной стороны; л–о — с дистальной стороны; п — с краниальной стороны; р, с — с вентральной стороны. Обозначения: с — trochlea metatarsi III при виде с медиальной стороны выступает краниально; cl — cotyla lateralis; col — condylus lateralis; fa — площадка, отделяющая сухожильный шрам от condylus lateralis; fpl — fossa parahypotarsalis lateralis; fpm — fossa parahypotarsalis medialis; fvd — foramen vasculare distale; g1 — trochlea metatarsi IV сильно выдвинут дистально, приближен к trochlea metatarsi III; g2 — trochlea metatarsi IV слабо выдвинут дистально, удален от trochlea metatarsi III; iil — incisura intertrochlearis lateralis; mcm — медиальная кромка cotyla medialis; pa — processus acrocoracoideus; sc — сухожильный шрам (apophysis externum ligamenti obliqui); s1 — слабо оставленный латерально (постепенно расширяющийся) trochlea metatarsi IV у *Paralyra atavus*; s2 — резко (сильно) оставленный латерально trochlea metatarsi IV; tm II–IV — trochleae metatarsorum II–IV. Длина масштабной линейки 10 мм.

Замечания. Тарсометатарсус из пещеры Таврида (экз. ПИН, № 5644/233) характеризуется общей укороченностью и, таким образом, надежно отличается от такового подавляющего большинства Phasianidae, в т.ч. Alectoris, с которым он сходен размером суставных поверхностей. Этот экземпляр также отличается от Alectoris (самого близкого по пропорциям представителя тетеревиных Phasianidae) следующими признаками: trochlea metatarsi III имеет сильно выпуклую дорсальную поверхность и при виде с медиальной и латеральной сторон выступает краниально (рис. 1, с; Богданович, 1997, с. 27); trochlea metatarsi IV развернута дорсальным краем наружу (латерально), в результате чего incisura intertrochlearis lateralis (рис. 1, iil) расширена дорсально; fossa parahypotarsalis lateralis не расширяется дорсально при виде с латеральной стороны (ее дорсальный край субпараллелен длинной оси кости) — по этим чертам тарсометатарсус из Тавриды сходен с таковым Tetraonini. У Alectoris trochlea metatarsi III находится на одном уровне с дорсальной кромкой стержня, trochlea metatarsi IV не развернута (incisura intertrochlearis lateralis имеет одинаковую ширину при виде с дистальной стороны); fossa parahypotarsalis lateralis отчетливо расширяется дорсально при виде с латеральной стороны (ее дорсальный край скошен).

По размеру экземпляр из Тавриды соответствует самым мелким *L. lagopus* или самым крупным *L. muta* (см. Stewart, 2007) и, таким образом, сопоставим с ископаемым *L. atavus*, известным из позднего плиоцена — раннего плейстоцена (MN 16–MN 17) Польши и, предположительно, раннего плиоцена Болгарии (Jánossy, 1974; Bocheński, 1991; Bovey, 2001, 2002; Bocheński et al., 2012). Полные тарсометатарсусы для *L. atavus* не были описаны, поэтому пропорции цевки для этого вида оставались неизвестными. В то же время, фрагментарный дистальный тарсометатарсус из Рембелиц Крулевских 1, отнесенный к *L. atavus* (см. Jánossy, 1974), сходен с экз. ПИН, № 5644/233 слабо отставленным латерально и сильно сдвинутым дистально trochlea metatarsi IV, а также, судя по сохранившемуся фрагменту, утолщенным (расширенным) стержнем. Это (и в особенности необычная для тетеревиных морфология trochlea metatarsi IV) позволяют относить экз. ПИН, № 5644/233 к *L. atavus*.

Дистальный фрагмент тибиотарсуса (экз. ПИН, № 5644/232) по абсолютным размерам сходен с таковыми *L. lagopus* и *Alectoris graeca* и также соответствует по размерам суставной ча-

сти дистальному тарсометатарсусу экз. ПИН, № 5644/233. Тибиотарсус из пещеры Таврида (экз. ПИН, № 5644/232) сходен с таковым *Lagopus* и отличается от *Alectoris* следующими признаками: pons supratendineus неширокий и ориентирован под небольшим углом к длинной оси кости (у *Alectoris* он заметно шире и ориентирован косо); дистальная апертура canalis extensorius ориентирована в значительной степени субперпендикулярно длинной оси кости (косо у *Alectoris*; связано с предыдущим признаком); canalis extensorius и pons supratendineus приближены к латеральному краю кости (к медиальному у *Alectoris*); condylus lateralis слабо выдается дистально относительно condylus medialis при виде с краниальной и каудальной сторон (у *Alectoris* латеральный мыщелок выдается значительно дистальнее медиального, в результате чего дистальный край тибиотарсуса выражено асимметричный); incisura intercondylaris довольно широкая (шире каждого из мыщелков) при виде с дистальной стороны (узкая у *Alectoris*; уже мыщелков). По всем указанным признакам экз. ПИН, № 5644/233 отличается и от *P. perdix*, к тому же имеющего более мелкие размеры. Очень характерной особенностью описываемого экземпляра является наличие удлиненного сухожильного шрама (apophysis externum ligamenti obliqui), располагающегося на латеральном крае pons supratendineus и отделенного от condylus lateralis площадкой (рис. 1, fa), как у *Lagopus* и *Lyrurus*. У *Alectoris*, *Perdix* и других фазановых этот шрам имеет форму бугристости и приближен или сливается с condylus lateralis. Экз. ПИН, № 5644/232 по абсолютным размерам схож с тибиотарсусом “*Francolinus*” *caepiki* Lambrecht, 1933, от которого отличается отмеченной выше морфологией шрама, краниокаудально узким эпифизом при виде с дистальной стороны и краниально невысоким condylus lateralis.

Тибиотарсус куропатки из пещеры Таврида (экз. ПИН, № 5644/232) отличается от такового *P. atavus* из типового местонахождения некоторой краниокаудальной укороченностью при виде с дистальной стороны, а также тем, что мускульный отпечаток на латеральной части pons supratendineus отодвинут от проксимальной кромки этого мостика (у *P. atavus* из Рембелиц Крулевских 1 — сильнее приближен к этой кромке). По строению sulcus intercondylaris экз. ПИН, № 5644/232 сближается с *P. atavus* из Польши и современными *Lagopus muta*, у которых выражен перегиб при переходе от sulcus к condylus lateralis; у *L. lagopus* перегиб в этой области отсутствует и sulcus intercondylaris плавно переходит на лате-

ральный мыщелок при виде с краниальной стороны. Не исключено, что форма из пещеры Таврида может представлять отдельный вид, однако плохая сохранность всех известных тибиотарсусов *P. atavus* (в т.ч. описываемого экземпляра) не позволяет делать заключения об отдельном видовом статусе крымской формы.

Распространение. Верхний плиоцен — нижний плейстоцен Польши (Bocheński, 1991; Bocheński et al., 2012), нижний плейстоцен Крыма.

Материал. Экз. ПИН, №№ 5644/1522, краниальный фрагмент грудины; 5644/232, дистальный фрагмент левого тибиотарсуса; 5644/233, правый тарсометатарсус; пещера Таврида, Крым; нижний плейстоцен.

Род *Lyrurus* Swainson, 1832

Lyrurus partium Kretzoi, 1962

Lyrurus partium: Kretzoi, 1962, с. 171; Jánossy, 1976, с. 20, табл. II, фиг. 5–7.

Tetrao partium: Brodkorb, 1964, с. 322; Boev, 1999, с. 85, рис. 1; Bocheński et al., 2012, с. 60.

Tetrao tetrrix (part.): Mlíkovský, 2002, с. 167.

Голотип — NMB G-50.155/1, правый тарсометатарсус; Румыния, местонахождение Бетфия 2; средняя часть калабрия, нижний плейстоцен.

Описание (рис. 2, а, в–ж, к). В коракоиде *impressio bicipitalis* выставлен медиально; плечевая и локтевая кости массивные; olecranon широкий. См. также: Kretzoi, 1962; Jánossy, 1976.

Размеры, в мм. Плечевая кость: максимальная (косая) ширина дистального эпифиза — 17.0 (экз. ПИН, № 5644/238), 15.7 (экз. ПИН, № 5644/1508); поперечная (дорсовентральная) ширина дистального эпифиза — 16.6 (экз. ПИН, № 5644/238), 15.2 (экз. ПИН, № 5644/1508); краниокаудальная высота condylus dorsalis — 9.6 (экз. ПИН, № 5644/238), 8.6 (экз. ПИН, № 5644/1508); ширина стержня на уровне проксимального края fossa brachialis — 10.6 (экз. ПИН, № 5644/238), 9.6 (экз. ПИН, № 5644/1508). Локтевая кость: дорсовентральная высота проксимального эпифиза — 10.7 (экз. ПИН, № 5644/1740); максимальная ширина дистального эпифиза — 11.2 (экз. ПИН, № 5644/1508).

Сравнение. Коракоид отличается от такового *L. conjugens* из нижнего плиоцена Венже (Польша) заметно выставленным медиально *impressio bicipitalis* (у *L. conjugens* этот отпечаток расположен практически на линии медиального края стержня) — по этому признаку *L. partium* не отличим от современных *Lyrurus*. Плечевая и



Рис. 2. Ископаемый раннеплейстоценовый тетерев *Lyrurus partium* Kretzoi, 1962 в сравнении с современным луговым тетеревом *L. tetrrix* (L., 1758): а, в–ж, к — *L. partium*; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен: а — экз. ПИН, № 5644/237, левая локтевая кость; в–д — экз. ПИН, № 5644/1521, дистальный фрагмент левой локтевой кости; е — экз. ПИН, № 5644/1507, неполная правая лопатка; ж — экз. ПИН, № 5644/1508, дистальный фрагмент левой плечевой кости; к — экз. ПИН, № 5644/236, краниальный фрагмент правого коракоида; б, з, и — *L. tetrrix*, экз. остеол. коллекции ПИН, № 47-8-5, самец, современный. а–в, и, к — с вентральной стороны; г — с дорсальной стороны; д — с дистальной стороны; е — с латеральной стороны; ж, з — с краниальной стороны. Обозначения: cd — condylus dorsalis; cv — condylus ventralis; fb — fossa m. brachialis; ib — impressio bicipitalis; ibr — impressio brachialis; ol — olecranon. Длина масштабной линейки 10 мм.

локтевая кости несколько мощнее и крупнее таковых *L. tetrrix*, локтевой отросток локтевой кости более широкий, чем у *L. tetrrix*. Значительно крупнее *L. mlokosiewiczii*.

Замечания. К *L. partium* относят ранне- и среднеплейстоценовых тетеревов Европы, близких к *L. tetrix* (Jánossy, 1976). При этом взаимоотношения *L. partium* и современных видов тетеревов остаются неясными. Судя по молекулярным данным (Persons et al., 2016; Cai et al., 2018), дивергенция современных видов датируется ранним плейстоценом; таким образом, *L. partium* может представлять собой общего предка *L. tetrix* и *L. mlokosiewiczii*. Более поздние (среднеплейстоценовые) популяции *L. partium* уже, несомненно, должны относиться к *L. tetrix*.

Древнейшие находки *L. aff. partium* указаны из гелазия (MN 17) местонахождения Выршец в Болгарии (~2.23 млн л. н.; Boev, 1999; Spassov, 2003) и Виллань-3 (*L. cf. partium*) в Венгрии (~1.8 млн л.н.; Jánossy, 1976; Tyrberg, 1998). Типичные материалы по *L. partium* происходят из более молодых (~1.2 млн л.) калабрийских местонахождений Острамош 2 и 8 в Венгрии (Jánossy, 1976). Вид также предположительно отмечен в местонахождении Жабя в Польше (Bocheński et al., 2012). Более древние находки из миоцена—плиоцена Венгрии, указанные Е. Кесслером, представляются ошибочными. Так, к *L. partium* была отнесена фрагментарная локтевая кость из позднемиоценового местонахождения Польгарди (Kessler, 2009), которая, в действительности, не принадлежит Phasianidae и может представлять совообразных (наши данные). Требуют подтверждения и другие определения *L. partium* из нижнего и верхнего плиоцена Венгрии и Румынии (Kessler, 2009, 2013; Kessler, Horváth, 2022), которые здесь не принимаются.

3. Боев (Boev, 2002) отметил сосуществование *L. partium* и *L. tetrix* в среднем плейстоцене Европы, но это утверждение требует подтверждения — вероятно, все или большинство среднеплейстоценовых указаний на *L. partium* в действительности представляют *L. tetrix*. Так, например, статус тетерева из местонахождения Вертешцёлёш (Vértesszőlős) в Венгрии, указанного как *L. partium*, не ясен даже Д. Яноши, который изучал эти остатки и первоначально определил их как *L. tetrix* (см. Bocheński, 1991). Остатки *L. partium* из местонахождения Тарко (низы среднего плейстоцена Венгрии) представлены костями стопы и кисти (преимущественно фаланги: Jánossy, 1976), имеющим очень ограниченную диагностичность у птиц. С другой стороны, требуют подтверждения определения *T. tetrix* из местонахождений Бетфия 3 и 13 в Венгрии, выполненные Кесслером (Tyrberg, 1998; см. также Kessler, 2013). Но даже если тетерева с морфотипом *L. partium* действительно дожили

до начала среднего плейстоцена в Центральной или Восточной Европе, это не отрицает возможного аллопатрического видообразования, в целом характерного для тетеревиных (Потапов, 1985), с формированием *L. tetrix* в одной из частей предкового ареала. Несомненные *L. tetrix* известны, начиная со второй половины среднего плейстоцена Франции и Польши (местонахождение Монтоуссе 3; слои 19—18 пещеры Бишник; Mourer-Chauviré, 1993; Tyrberg, 1998; Bocheński et al., 2012; Tomek et al., 2012).

Ранее остатки тетерева из пещеры Таврида были предварительно определены как *Tetrao sp.* (Лопатин и др., 2019). Здесь эти находки отнесены к *L. partium* на основании геологического возраста, больших размеров элементов крыла и общего морфологического сходства с таковыми современных *Lyrurus*. Дистальный фрагмент плечевой кости (экз. ПИН, № 5644/238) отличается от таковых современных *L. tetrix* большими размерами (у последних ширина дистального эпифиза не превышает 16.5; Erbersdobler, 1968). Локтевая кость из пещеры Таврида может быть отнесена к *Lyrurus* по наличию округлого проксимокаудального края *impressio brachialis*, который у *Tetrao* скошен. Локтевая кость также крупнее и заметно робустнее, чем у *L. tetrix* — при этом по длине существенно короче таковых самок *T. urogallus* и не может представлять глухарей. Ранее крупные размеры элементов крыла, превышающие таковые современных тетеревов, уже отмечались для материалов по *L. partium* из калабрийских (~1.2 млн л.) местонахождений Острамош 2 и 8 (Венгрия; Jánossy, 1976). Важно отметить, что более молодая популяция из среднеплейстоценового (~0.7 млн л.) местонахождения Странска Скала (Чехия) характеризуется меньшими размерами, не превышающими таковые современных *L. tetrix* (Jánossy, 1976).

Материал. Экз. ПИН, №№ 5644/235, 236, краниальные (плечевые) фрагменты правых коракOIDов; 5644/1507, правая лопатка; 5644/238, дистальный фрагмент правой плечевой кости; 5644/1508, дистальный фрагмент левой плечевой кости; 5644/237, левая локтевая кость, 5644/1521, дистальный фрагмент левой локтевой кости; пещера Таврида, Крым; нижний плейстоцен.

ОБСУЖДЕНИЕ

Куропатка *Paralyra atavus* и тетерев *Lyrurus partium* из пещеры Таврида в Крыму — это первые диагностичные находки тетеревиных птиц в раннем плейстоцене Евразии к востоку от Польши, Венгрии и Болгарии. Достаточно хорошая

сохранность материалов по ископаемым *Tetraonini* из Тавриды и их древний возраст имеют важное значение для реконструкции эволюции этой специализированной группы птиц. Согласно общепринятым представлениям (Потапов, 1985; Potapov et al., 2003; Persons et al., 2016; Cai et al., 2018), тетеревиные должны были иметь длительный период эволюции в Северной Евразии, однако достоверных находок этой группы за пределами Восточной Европы в плиоцене – раннем плейстоцене нет. Указание на *Lyrurus* cf. *tetrix* из позднего миоцена местонахождения Эртемте во Внутренней Монголии (Китай) выглядит крайне сомнительным (Bate, 1931; Potapov et al., 2003): в хорошо изученной и представительной фауне птиц из свиты хиргис-нур (Западная Монголия), сходной по возрасту с фауной Эртемте (Вангенгейм и др., 2005), тетеревиные отсутствуют (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2010; Zelenkov, 2013, 2016). Тетеревиных нет в позднеплиоценовых фаунах Северной Монголии и Забайкалья (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2009, 2010; Zelenkov, 2013, 2016), а также в представительной фауне раннего и среднего плейстоцена Чжоукоудяня в окрестностях Пекина (Hou, 1993).

Замечания о ранней эволюции *Tetraonini* и рода *Lagopus*. Тетеревиные по своему происхождению – несомненно, лесная группа (Потапов, 1985; Kuzmina, 1992; de Juana, 1994; Богданович, 1997; Lucchini et al., 2001). Экологический тип лесных (таежных) представителей, рябчиков и дикуш, наиболее близкий к предковому типу для трибы, характеризует базальные роды *Tetrastes* и *Bonasa*, но также сохраняется у родов *Dendragapus* и *Falcipecten*, входящих в состав двух продвинутых клад тетеревиных. При этом в обеих субкладах тетеревиных лесные *Dendragapus* и *Falcipecten* занимают довольно продвинутое положение, что указывает на независимое освоение открытых ландшафтов как минимум два раза в истории каждой из субгрупп. Так, в исключительно североамериканской кладе, включающей в себя роды *Tympanuchus*, *Dendragapus* и *Centrocercus*, первыми (в позднем миоцене; Persons et al., 2016) в открытые ландшафты вышли предки современных полынных тетеревов *Centrocercus*, а затем (в плиоцене) – степные тетерева *Tympanuchus*. Во второй, североамериканско-евроазиатской кладе, впервые в открытые ландшафты вышли представители рода *Lagopus* (также в позднем миоцене; Persons et al., 2016), а затем (в плиоцене) – тетерева *Lyrurus*.

Таким образом, первый исторический эпизод выхода тетеревиных в открытые местообитания, очевидно, имел место в позднем миоцене Северной Америки и/или Берингии. Истинным реликтом этого эволюционного этапа являются североамериканские полынные тетерева *Centrocercus*. Морфологически хорошо обособленные (Богданович, 1997) белые куропатки (род *Lagopus*) также исторически связаны своим происхождением с этим хронологическим эпизодом, однако, судя по распространению наиболее примитивного вида *Lagopus leucura* (Потапов, 1985), они первоначально освоили совсем иные, чем полынные перепела, местообитания – субальпийский и альпийский ландшафтные пояса. Выраженная связь с каменистыми местообитаниями (альпийского и тундрового типа) сохраняется и у тундряной куропатки *L. muta*, предполагаемого потомка *L. leucura* (Потапов, 1985; Potapov et al., 2003), и только у *L. lagopus* экологическая зона расширена до полуоткрытых кустарниковых и лесных ландшафтов в умеренной зоне Голарктики. При этом *L. leucura* и *L. muta* схожи не только по ландшафтной приуроченности, но и по морфологическим признакам, что позволяет считать их морфологический тип отчасти примитивным для рода *Lagopus*, а таковой *L. lagopus* – продвинутым (Потапов, 1985; Богданович, 1997; Potapov et al., 2003). По представлениям молекулярной биологии, основанным на распространении исключительно современных форм, род *Lagopus* произошел в Северной Америке, а последующая диверсификация могла происходить в Северной Евразии (Lucchini et al., 2001; Drovetski, 2003; Persons et al., 2016; Cai et al., 2018). В то же время, более вероятным выглядит гипотеза происхождения рода *Lagopus* в альпийской области Берингии с последующей изоляцией *L. leucura* на западе Северной Америки (Кишинский, 1974; Потапов, 1985; Potapov et al., 2003).

Белые куропатки исключительно хорошо адаптированы к жизни в условиях снежных зим и, в целом, высоко специализированы к холодным условиям (Потапов, 1985; Potapov et al., 2003). В связи с этим не удивительно, что представители рода *Lagopus* становятся обычны в палеонтологической летописи среднего и, особенно, позднего плейстоцена Евразии, входя в состав холодных тундростепных ассоциаций (см. Mourer-Chauviré, 1993; Tyrberg, 1998; Potapov et al., 2003; Stewart, 2007). Они, в частности, обитали и в позднем плейстоцене Крыма

(Baryshnikov, Potapov, 1992; Цвельх, 2016), в то время как сейчас приурочены к значительно более северным или высокогорным территориям (Потапов, 1985; Potapov et al., 2003). Примечательно, что в палеонтологической летописи Евразии первым появляется более теплолюбивый вид *L. lagopus*, известный, начиная с самого конца раннего плейстоцена (позднего калабрия), в то время как арктоальпийский *L. muta* известен только с конца среднего плейстоцена (Mourer-Chauviré, 1993; Potapov et al., 2003). В Северной Америке *Lagopus* известны, начиная со среднего плейстоцена, причем наиболее древние находки представлены базальным видом *L. leucura* (Emslie, 2004; Harington, 2011).

Находки предполагаемых белых куропаток в плиоцене Центральной Европы (Jánossy, 1974, 1976; Bocheński, 1991; Boev, 1998) поставили под сомнение устоявшиеся представления о формировании морфологического типа *Lagopus* в условиях холодного субальпийского климата Северной Голарктики и даже позволили высказать предположения о лесостепном (саванном) происхождении рода или тетеревиных в целом (Boev, 1995, 2016). Древнейшие тетеревиные, относимые к родам *Lagopus* и *Tetrao* s.l., сосуществовали в плиоцене Юго-Восточной Европы с павлинами *Pavo* и другими представителями субтропической авифауны, что с позиции неонтолога выглядит необъяснимым (Potapov et al., 2003). В то же время, стоит отметить, что все ранее описанные материалы по плиоценовым белым куропаткам из Центральной и Юго-Восточной Европы представлены единичными и крайне фрагментарными костными остатками (обломками эпифизов длинных костей), которые, по-видимому, не позволяют корректно оценить систематическое положение ископаемых форм. “*Lagopus*” *atavus* была отнесена к современному роду *Lagopus* исключительно на основании размеров (Jánossy, 1974). Последующая ревизия (Bocheński, 1991) также в основном ориентировалась на размеры и пропорции, при этом исчерпывающее детальное сравнение с другими родами тетеревиных не проводилось. В связи с этим родовая принадлежность этого и других плиоценовых видов тетеревиных Евразии справедливо ставилась под сомнение (Потапов, 1985; Potapov et al., 2003).

Полный тарсометатарсус из пещеры Таврида однозначно указывает на неправомочность отнесения “*Lagopus*” *atavus* к роду *Lagopus*; здесь этот вид трактуется в составе отдельного рода

Paralyra. Тарсометатарсус — элемент скелета, в первую очередь отражающий экологические взаимодействия организма с окружающей средой и субстратом (Kuzmina, 1992; Богданович, 1997; Proveni, Höfling, 2020; De Mendoza, Gomez, 2022), поэтому выраженные различия между *Paralyra atavus* и видами рода *Lagopus* не позволяют сопоставлять экологические предпочтения этих таксонов. Судя по строению тарсометатарсуса, *P. atavus* была морфологически намного ближе к тетеревам и *Dendragapus*, чем к *Lagopus*.

Paralyra atavus, скорее всего, является автохтонным европейским представителем тетеревиных, независимо освоившим лесостепные ландшафты уже на территории Евразии, но этот вид также теоретически может представлять собой вселенцев из Северной Америки — потомков первой позднемиоценовой волны тетеревиных открытых ландшафтов (правда, пока нет палеонтологических данных, подтверждающих эту гипотезу). При этом едва ли можно считать *Paralyra* непосредственной предковой формой современных тетеревов *Lyrurus*, поскольку оба рода сосуществуют длительное время в плио-плейстоценовых фаунах Восточной Европы. Более вероятно, что *Paralyra* представляет собой боковую ветвь эволюции тетеревиных, филогенетически близкую к *Lyrurus* и *Tetrao*, но экологически связанную с местообитаниями саванного типа юга Восточной Европы. В таком случае *Paralyra* могут быть частичными экологическими аналогами североамериканских степных тетеревов *Tympanuchus*. Примечательно, что исторические местообитания степных тетеревов *Tympanuchus cupido* в лесостепной зоне Северной Америки также были приурочены к зоне так называемых дубовых саванн (Потапов, 1985).

Эволюция *Lyrurus* в плио-плейстоцене Европы. Тетерева — эволюционно молодая палеарктическая группа с не полностью выясненной эволюционной историей (Потапов, 1985, 2008, Drovetski, 2003; Potapov, 2005; Джамирзоев, 2009, 2013; Persons et al., 2016). Предполагаемый древнейший представитель тетеревов и глухарей — “*Tetrao*” *rhodopensis* Boev, 1998 из нижнего плиоцена (MN 14) Болгарии (Boev, 1998). Эта крупная птица была синонимизирована с современными глухарем *T. urogallus* (Mlíkovský, 2002), однако ее таксономическая принадлежность (и, в частности, принадлежность к тетеревиным) остается неясной, поскольку этот вид известен только по крайне фрагментарному дистальному эпифизу плечевой кости, имеющему невысокую

диагностическую ценность у фазановых. Для всех тетеревиных характерен сильно выступающий и несколько заостренный *condylus ventralis*, в то время как у голотипа *T. rhodopensis* он более закруглен (Boev, 1998).

Несколько лучше известен “*Tetrao*” *conjungens* из нижнего и верхнего (MN 15–16) плиоцена Венгрии и Польши, описанный как остеологически промежуточный между глухарями и тетеревами, но метрически сходный с последними (Jánossy, 1974). В верхах нижнего плиоцена (верхи зоны MN 15; местонахождение Чарнота 2; Венгрия) появляется еще один крупный представитель группы — “*Tetrao*” *macropus*. Последние два вида последовательно синонимизировались с *T. urogallus* (Mlíkovský, 2002) и с *L. tetrix* (Sanchez Marco, 2009), однако с учетом несомненной плейстоценовой дивергенции современных видов *Lygurus* и *Tetrao* (Drovetski, 2003; Persons et al., 2016) синонимизация плиоценовых форм с рецентными выглядит необоснованной, поскольку противоречит филогенетической концепции биологического вида. Кроме того, строение, по меньшей мере, коракоида подтверждает таксономическую самостоятельность *T. conjungens* (наши данные), хотя родовая принадлежность этого вида неочевидна.

Палеонтологическая летопись ископаемых плиоценовых крупных тетеревиных Восточной Европы не противоречит результатам недавних молекулярно-генетических исследований, согласно которым именно к раннему плиоцену (менее 5 млн л. н.) была приурочена как дивергенция линии тетеревов (*Lygurus*) и глухарей (*Tetrao*) от *Falcipecten*-подобного предка, так и последовавшее вскоре расхождение современных родов *Tetrao* и *Lygurus* (Persons et al., 2016; Cai et al., 2018; Chen et al., 2021). Предыдущая оценка дивергенции линии *Falcipecten*–*Tetrao*–*Lygurus* относительно других тетеревиных в позднем плиоцене — раннем плейстоцене (3.2–1.9 млн л. н.) и расхождение родов *Tetrao* и *Lygurus* в конце раннего плейстоцена (1.4–0.9 млн л. н.; Drovetski, 2003) палеонтологической летописью не подтверждается. В раннем плейстоцене (гелазии) уже появляются остатки ископаемого тетерева *Lygurus partium*, который морфологически очень сходен с современным *L. tetrix* (Jánossy, 1976) и, несомненно, является непосредственным предком или ближайшим родственником современных видов тетеревов (лугового *L. tetrix* и кавказского *L. mlokosiewiczii*). Появление *L. partium* в целом соответствует времени расхождения со-

временных видов, которое оценивается интервалом 2.0–1.7 млн л. (Persons et al., 2016).

Находка тетерева в пещере Таврида, датированная интервалом 1.5–1.8 млн л. н., — одна из древнейших для *L. partium* и самая восточная. Кроме того, это первое свидетельство присутствия этого вида в равнинных или, по меньшей мере, низкогорных ландшафтах Северного Причерноморья — все отмеченные выше находки, так или иначе, приурочены к горным массивам Балкан или Карпат. Крымская находка впервые показывает, что в раннеплейстоценовое время тетерева населяли лесостепные биомы и входили в состав саванноподобных фаунистических ассоциаций вместе с дрофами и страусами (Лопатин, 2019; Zelenkov et al., 2019) — это, наряду с отсутствием ископаемых остатков тетеревов в плиоцене — раннем плейстоцене Греции и Анатолии, в целом поддерживает гипотезу о северном (предкавказском) пути проникновения на Большой Кавказ предков современного кавказского тетерева *L. mlokosiewiczii* (Джамирзоев, 2009, 2013). Ранее именно отсутствие тетеревов в плио–плейстоценовых фаунах саванного типа Причерноморья являлось аргументом против возможного северного (лесостепного) происхождения кавказского тетерева (Potapov, 2005; Потапов, 2008). При этом пока палеонтологическая летопись указывает не на восточный (contra: Джамирзоев, 2009), но скорее на западный путь проникновения тетеревов на Кавказ — из их предполагаемого плиоценового центра диверсификации в Восточной Европе через Крым и Предкавказье, которые составляли единый массив суши в раннем плейстоцене (Krijgsman et al., 2019). Более древняя доакчагыльская дисперсия тетеревов на Кавказ из Западной Сибири (Джамирзоев, 2009) теоретически возможна, но пока не подтверждается палеонтологической летописью и выглядит менее вероятной, чем в эпоху широкого распространения степей в Предкавказье в позднем гелазии — калабрии (Naidina, Richards, 2016). В среднем плейстоцене специализированный высокогорный кавказский тетерев уже известен в ископаемом состоянии (Potapov, 2005).

Эволюционное становление адаптивного типа кавказского тетерева, по-видимому, можно связать со значительным поднятием Большого Кавказа (более 2000 м), имевшим место с конца калабрии, и формированием, начиная с этого времени, выраженной высотной поясности (Trifonov et al., 2019). В предшествующую эпоху позднего гелазия — раннего калабрии (в т.ч. во

время формирования тафоценоза пещеры Таврида) рельеф понто-каспийской географической области был значительно более ровным, а горы Большого Кавказа вздымались только на высоту до 2000 м (Trifonov et al., 2019). Относительно теплый климат раннего плейстоцена (напр., Miller et al., 2020) не позволяет предполагать широко распространения в этой области субальпийских и альпийских поясов (см. также Potarov, 2005). Альтернативная точка зрения, согласно которой кавказский тетерев имеет более древнюю историю и сформировался еще в плиоцене в горных системах Восточной Европы (Potarov, 2005, Потапов, 2008) и лишь в среднем плейстоцене проник на Кавказ через Анатолию, пока не подтверждается палеонтологической летописью. Древнейшие тетерева с территории горных областей Западной Болгарии уже существовали в составе теплолюбивых фаун саванного типа (Воев, 2016), как и тетерев из крымской пещеры Таврида, и не были высокогорными обитателями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В фауне раннего плейстоцена пещеры Таврида в Крыму присутствуют две формы тетеревиных: примитивный крупный тетерев *Lyrurus pectus* Kretzoi, 1962 и средних размеров куропатка *Paralyra atavus* (Jánossy, 1974), ранее относившаяся к роду *Lagopus*. Это первые находки обоих ископаемых видов в Северном Причерноморье и самые древние для *Tetraonini* из обширного региона Евразии к востоку от Польши, Венгрии и Болгарии. Для *P. atavus* это, кроме того, самая молодая находка в палеонтологической летописи. Строение тарсометатарсуса указывает на отдельный родовой статус *P. atavus* и не позволяет включать этот вид в род белых куропаток *Lagopus*, как считалось ранее. Таким образом, существование специализированных субарктических тетеревиных *Lagopus* в саваннах фауны Юго-Восточной Европы в плио-плейстоцене не подтверждается. По всей видимости, род *Paralyra* представляет собой особую группу лесостепных плиоценовых тетеревиных — возможных экологических аналогов североамериканских степных тетеревов *Tympanuchus*. Находка в пещере Таврида остатков *Lyrurus pectus* подтверждает присутствие ископаемых тетеревов в фаунистических ассоциациях саванного типа в Северном Причерноморье наряду со страусами *Rachystruthio* и дрофами; предполагается, что потомки этих тетеревов могли проникнуть на

Большой Кавказ, где позднее (в позднем калабрии — среднем плейстоцене) дали начало современному кавказскому тетереву *L. mlokosiewiczii*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богданович И.А. Аппарат наземной локомоции тетеревиных (*Tetraonidae*, *Galliformes*) и других курообразных. Морфо-экологическая характеристика // Вестн. Зоол. 1997. Отд. вып. № 3. С. 1–152.
- Вангенгейм Э.А., Певзнер М.А., Тесаков А.С. Возраст границ и положение в магнитохронологической шкале русциния и нижнего виллафранка // Стратигр. Геол. корреляция. 2005. Т. 13. № 5. С. 78–95.
- Горобец Л. Птахи як індикатори палеоекологічних змін екосистем півдня східної Європи (на прикладі еоцен-голоценових авіфаун). Дисс... д.б.н. Киев: Київ. нац. унів. ім. Т. Шевченка, 2018. 406 с.
- Джамирзоев Г.С. О вероятных путях формирования на Кавказе эндемичного вида тетерева // Орнитогеография Палеарктики: современные проблемы и перспективы. Махачкала, 2009. С. 236–239.
- Джамирзоев Г.С. К вопросу о вероятных путях проникновения предковой формы кавказского тетерева *Lyrurus mlokosiewiczii* на Кавказ // Рус. орнитол. журн. 2013. Т. 22. Вып. 868. С. 987–998.
- Зеленков Н.В. Ископаемый каменный огарь (*Tadorna petrina*) и широконоска (*Spatula praeclypeata* sp. nov.) — древнейшие раннеплейстоценовые утиные (Aves: Anatidae) Крыма // Палеонтол. журн. 2022. № 6. С. 92–104.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 2. Роды *Perdix*, *Plioperdix* и *Bantamux* // Палеонтол. журн. 2009. № 3. С. 79–86.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 3. Роды *Lophogallus* gen. nov. и *Syrnaticus* // Палеонтол. журн. 2010. № 3. С. 79–87.
- Кищинский А.А. Арктоальпийская фауна и ее происхождение // Зоол. журн. 1974. Т. 53. № 7. С. 1036–1051.
- Курочкин Е.Н. Птицы Центральной Азии в плиоцене. М.: Наука, 1985. 119 с.
- Лопатин А.В. Затерянный мир Тавриды: древнейшая ископаемая пещерная фауна в Крыму // Природа. 2019. № 6 (1246). С. 53–61.
- Лопатин А.В., Вислобокова И.А., Лавров А.В. и др. Пещера Таврида — новое местонахождение раннеплейстоценовых позвоночных в Крыму // Докл. Акад. наук. 2019. Т. 485. С. 381–385.
- Оксиненко П.В., Лавров А.В. История формирования пещеры Таврида — памятника фауны позвоночных позднего виллафранка и ее палеонтологическое значение // Вестн. Моск. ун-та. Сер. геогр. 2021. № 1. С. 27–42.

- Потанов Р.Л. Отряд курообразные (Galliformes). Семейство тетеревиные (Tetraonidae). Л.: Наука, 1985. 638 с.
- Потанов Р.Л. О времени и путях проникновения предка кавказского тетерева *Lagurus mlokosiewiczii* на Кавказ // Рус. орнитол. журн. 2008. Т. 17. Вып. 437. С. 1295–1307.
- Цвельх А.Н. Ревизия позднеплейстоценовой и голоценовой фауны Galliformes горного Крыма // Зоол. журн. 2016. Т. 95. № 11. P. 1354–1361.
- Baryshnikov G., Potapova O. Paleolithic birds of the Crimean Peninsula, USSR // Natur. Hist. Mus. Los Angeles Cty, Sci. Ser. 1992. V. 36. P. 293–305.
- Bate D.M.A. Remains of carinate birds from China and Mongolia // Palaeontol. Sin. Ser. C. 1931. V. 6. P. 41–47.
- Bochenski Z. Pliocene grouse of the genus *Lagopus* from Poland // Acta Zool. Cracov. 1991. V. 34. P. 563–577.
- Bocheński Z., Bocheński Zb., Tomek T. A History of Polish Birds. Kraków: Inst. Syst. Evol. Anim. Pol. Acad. Sci., 2012. 226 p.
- Boev Z. Middle Villafranchian birds from Varshets (Western Balkan Range – Bulgaria) // Cour. Forschungsinst. Senckenb. 1995. Bd 181. P. 259–269.
- Boev Z.N. Fossil birds of Dorkovo – an Early Pliocene site in the Rhodope Mts. (Southern Bulgaria) // Geol. Balcan. 1998. V. 28. P. 53–60.
- Boev Z.N. On the presence of *Tetrao partium* (Kretzoi, 1962) (Aves: Tetraonidae) in the Late Pliocene of Bulgaria // Hist. Natur. Bulg. 1999. V. 10. P. 85–96.
- Boev Z.N. Early Pliocene avifauna of Muselievo (C Northern Bulgaria) // Acta Zool. Cracov. 2001. V. 44. № 1. P. 37–52.
- Boev Z.N. Tetraonidae Vigors, 1825 (Galliformes – Aves) from the Neogene-Quaternary record of Bulgaria and the origin and evolution of the family // Acta Zool. Cracov. 2002. V. 45. Spec. iss. P. 263–282.
- Boev Z. Paleobiodiversity of the Vrachanska Planina Mountains in the Villafranchian: a case study of the Varshets (Dolno Ozirovo) Early Pleistocene locality of fossil fauna and flora // Faunistic diversity of Vrachanski Balkan Nature Park / Eds. Bechev D., Georgiev D. Plovdiv: Plovdiv Univ. Press, 2016. P. 299–323. (Zoonotes. Suppl. 3).
- Brodkorb P. Catalogue of fossil birds: Part 2 (Anseriformes through Galliformes) // Bull. Florida St. Mus. Biol. Sci. 1964. V. 8. P. 195–335.
- Cai T., Fjeldså J., Wu Y. et al. What makes the Sino-Himalayan mountains the major diversity hotspots for pheasants? // J. Biogeogr. 2018. V. 45. № 3. P. 640–651.
- Chen D., Hosner P.A., Dittmann D.L. et al. Divergence time estimation of Galliformes based on the best gene shopping scheme of ultraconserved elements // BMC Ecol. Evol. 2021. V. 21. № 1: 209.
- De Mendoza R.S., Gómez R.O. Ecomorphology of the tarsometatarsus of waterfowl (Anseriformes) based on geometric morphometrics and its application to fossils // Anat. Rec. 2022. V. 305. № 11. P. 3243–3253.
- Dickinson E.C., Remsen J.V., Jr. (Eds). The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World, Vol. 1: Non-Passerines. Eastbourne, U.K.: Aves Press, 2013. 461 p.
- Dimcheff D.E., Drovetski S.V., Mindell D.P. Phylogeny of Tetraoninae and other galliform birds using mitochondrial 12S and ND2 genes // Mol. Phylog. Evol. 2002. V. 24. P. 203–215.
- Drovetski S.V. Molecular phylogeny of grouse: individual and combined performance of W-linked, autosomal, and mitochondrial loci // Syst. Biol. 2002. V. 51. № 6. P. 930–945.
- Drovetski S.V. Plio-Pleistocene climatic oscillations, Holarctic biogeography and speciation in an avian subfamily // J. Biogeogr. 2003. V. 30. P. 1173–1181.
- Ebersdobler K. Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postcranialen Skeletts in Mitteleuropa vorkommender mittelgroßer Hühnervögel. München, 1968.
- Emslie S.D. The Early and Middle Pleistocene avifauna from Porcupine cave // Biodiversity Response to Climate Change in the Middle Pleistocene / Ed. Barnosky A.D. Berkeley, Los Angeles, L.: Univ. California Press, 2004. P. 127–140.
- Harington C.R. Pleistocene vertebrates of the Yukon Territory // Quatern. Sci. Rev. 2011. V. 30. № 17–18. P. 2341–2354.
- De Juana E. Family Tetraonidae (Grouse) // Handbook of the Birds of the World. V. 2. New World Vultures to Guineafowl / Eds. del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J. Barcelona: Lynx Eds., 1994. P. 376–411.
- Kessler E. New results with regard to the Neogene and Quaternary avifauna of the Carpathian basin, Part I // Földt. Közl. 2009. V. 139. P. 445–468.
- Kessler E. A Kárpát-medence madárvilágának őslénytani kézikönyv. Könyvműhel: Miskolc, 2013. 506 p.
- Kessler E., Horváth I. Presentation of so far undetermined bird remains from the Pliocene of Beremend 26 and Csarnóta 2 and 4 (Baranya County, South Hungary) // Ornith. Hung. 2022. V. 30. № 1. P. 47–68.
- Kimball R.T., Hosner P.A., Braun E.L. A phylogenomic supermatrix of Galliformes (Landfowl) reveals biased branch lengths // Mol. Phylog. Evol. 2021a. V. 158: 107091.
- Kimball R.T., Guido M., Hosner P.A., Braun E.L. When good mitochondria go bad: Cyto-nuclear discordance in landfowl (Aves: Galliformes) // Gene. 2021b. V. 801: 145841.
- Kretzoi M. Madár-maradványok a betfiai alsópleisztocén faunából // Aquila. 1962. V. 67–68. P. 167–174.

- 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.
- Ksepka D.T., Early C.M., Dzikiewicz K., Balanoff A.M.* Osteology and neuroanatomy of a phasianid (Aves: Galliformes) from the Miocene of Nebraska // *J. Paleontol.* 2022: DOI:10.1017/jpa.2022.80.
- Kuzmina M.A.* Tetraonidae and Phasianidae of the USSR. Ecology and morphology. Washington D.C.: Smithsonian Inst. Lib., 1992. 302 p.
- Miller K.G., Browning J.V., Schmelz W.J. et al.* Cenozoic sea-level and cryospheric evolution from deep-sea geochemical and continental margin records // *Sci. Adv.* 2020. V. 6: eaaz1346.
- Mlíkovský J.* Cenozoic Birds of the World. Pt 1: Europe. Praha: Ninox Press, 2002. 406 p.
- Mourer-Chauviré C.* The Pleistocene avifaunas of Europe // *Archaeofauna.* 1993. V. 2. P. 53–66.
- Hou L.* Avian fossils of Pleistocene from Zhoukoudian // *Mem. Inst. Vertebr. Paleontol. Paleoanthropol. Acad. Sin.* 1993. V. 19. P. 165–297.
- Jánossy D.* Upper Pliocene and Lower Pleistocene bird remains from Poland // *Acta Zool. Cracov.* 1974. V. 19. P. 531–566.
- Jánossy D.* Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian basin I. Galliformes. 1. Tetraonidae // *Aquila.* 1976. V. 82. P. 13–36.
- Lowe P.R.* Struthious remains from northern China and Mongolia; with descriptions of *Struthio wimani*, *S. anderssoni* and *S. mongolicus* Spp. Nov. // *Palaeontol. Sin. Ser. C.* 1931. V. 6. P. 1–47.
- Lucchini V., Hoglund J., Klaus S. et al.* Historical biogeography and a mitochondrial DNA phylogeny of Grouse and Ptarmigan // *Mol. Phylog. Evol.* 2001. V. 20. № 1. P. 149–162.
- Mayr G.* Avian Evolution. The Fossil Record of Birds and Its Paleobiological Significance. Chichester: John Wiley & Sons, 2017. 293 p.
- Naidina O.D., Richards K.* Pollen evidence for Late Pliocene – Early Pleistocene vegetation and climate change in the North Caucasus, North-Western Caspian Region // *Quatern. Intern.* 2016. V. 409. P. 50–60.
- Olson S.L.* The fossil record of birds // *Avian Biology.* V. 8. / Eds. Farner D.S., King J.R., Parkes K.C. N.-Y.: Acad. Press, 1985. P. 79–238.
- Persons N.W., Hosner P.A., Meiklejohn K.A. et al.* Sorting out relationships among the grouse and ptarmigan using intron, mitochondrial, and ultra-conserved element sequences // *Mol. Phylog. Evol.* 2016. V. 98. P. 123–132.
- Potapov R.L.* Genus *Lyrurus* Swainson, 1831 (Black Grouse): taxonomic position, composition, distribution, phylogenetic relationships and origin // *Рус. орнитол. журн.* 2005. Т. 14. Вып. 296. С. 723–741.
- Potapov R.L., Potapova O.R., Pavlova E.A.* The genus *Lagopus* Brisson, 1760: taxonomy, paleontological dates, and evolution // *Proc. Zool. Inst. Rus. Acad. Sci.* 2003. V. 299. P. 101–120.
- Provini P., Höfling E.* To hop or not to hop? The answer is in the bird trees // *Syst. Biol.* 2020. V. 69. № 5. P. 962–972.
- Rich P.V., Hou L.H., Ono K., Baird R.F.* A review of the fossil birds of China, Japan and Southeast Asia // *Geobios.* 1986. № 19. Fasc. 6. P. 755–772.
- Sánchez Marco A.* New Iberian Galliformes and reappraisal of some Pliocene and Pleistocene Eurasian taxa // *J. Vertebr. Paleontol.* 2009. V. 29. № 4. P. 1148–1161.
- Short L.L.* A review of the genera of Grouse (Aves, Tetraoninae) // *Amer. Mus. Novit.* 1967. № 2289. P. 1–40.
- Sibley C.G., Ahlquist J.E.* Phylogeny and Classification of Birds: a Study in Molecular Evolution. New Heaven, L.: Yale Univ. Press, 1990. 976 p.
- 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.
- Stewart J.R.* An evolutionary study of some archaeological significant avian taxa in the Quaternary of the Western Palearctic // *BAR Intern. Ser.* 2007. № 1653. P. 1–272.
- Trifonov V.G., Tesakov A.S., Simakova A.N., Bachmanov D.M.* Environmental and geodynamic settings of the earliest hominin migration to the Arabian-Caucasus region: A review // *Quatern. Intern.* 2019. V. 534. P. 116–137.
- Tyrberg T.* Pleistocene Birds of the Palearctic: a Catalogue. Cambridge, Mass.: Nuttall Ornithol. Club, 1998. 720 p.
- Wang N., Kimball R.T., Braun E.L. et al.* Ancestral range reconstruction of Galliformes: the effects of topology and taxon sampling // *J. Biogeogr.* 2017. V. 44. № 1. P. 122–135.
- Zelenkov N.V.* New finds and revised taxa of early Pliocene birds from Western Mongolia // *Paleornithological Research* 2013. Proc. 8th Meet. Soc. Avian Paleontol. Evol / Eds. Göhlich U.B., Kroh A.B. Wien: Naturhist. Mus. Wien, 2013. P. 153–170.
- 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.
- Zelenkov N.V., Lavrov A.V., Startsev D.B. et al.* A giant early Pleistocene bird from Eastern Europe: unexpected component of terrestrial faunas at the time of early Homo arrival // *J. Vertebr. Paleontol.* 2019. V. 39: e1605521.

Grouse (Aves: Phasianidae: Tetraonini) from the Early Pleistocene of Crimea, and the Status of *Lagopus atavus*

N. V. Zelenkov

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

From the Early Pleistocene of the Taurida Cave (Crimea), the remains of *Lyrurus partium* Kretzoi, 1962 and “*Lagopus*” *atavus* Jánossy, 1974 (tribe Tetraonini of the family Phasianidae; order Galliformes) are described – these are the oldest finds of the grouse group in Eurasia outside the region of Central and Eastern Europe (Bulgaria, Hungary and Poland). The discovery of the primitive Black Grouse *L. partium* indicates that in the Early Pleistocene these birds were part of the savanna-like faunal associations of the Northern Black Sea region along with Otidae and Struthionidae. The origin and evolutionary history of the modern Caucasian Black Grouse *T. mlokosiewiczi* Taczanowski, 1875 is discussed. The complete tarsometatarsus of “*Lagopus*” *atavus* from the Taurida Cave indicates a separate generic status of this poorly studied Plio-Pleistocene form, which in this work is allocated to the genus *Paralyra* gen. nov. Thus, the presence of ptarmigans (genus *Lagopus*) in the pre-glacial Plio-Pleistocene faunas of Eastern Europe is not confirmed.

Keywords: fossil birds, Galliformes, evolution, early Pleistocene, Gelasian, Northern Black Sea area

LXIX СЕССИЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

LXIX годовая сессия Палеонтологического общества “Био- и геособытия в истории Земли. Этапность эволюции и стратиграфическая корреляция” состоялась 3–7 апреля 2023 г. в Санкт-Петербурге во Всероссийском научно-исследовательском геологическом ин-те им. А.П. Карпинского (ВСЕГЕИ). После трехлетнего перерыва в связи с эпидемиологическими ограничениями сессия вновь прошла в традиционном очном формате, собрав большое число участников из многих регионов России и зарубежья.

В работе сессии приняло участие более 140 специалистов из 46 учреждений 27 городов РФ, а также Приднестровья и Польши (по видеоконференцсвязи — ВКС), в т.ч. представители научно-исследовательских организаций Федерального агентства по недропользованию (Роснедра), геологических, палеонтологических, биологических институтов и региональных научных центров РАН, профильных факультетов государственных университетов, палеонтологических, краеведческих музеев, музеев-заповедников и природных парков. Среди соавторов докладов — специалисты из Эстонии, Латвии, Швеции, Норвегии, Нидерландов, Италии, Канады, Таиланда, Новой Зеландии, ЮАР.

Тематика представленных на сессии докладов охватывала широкий спектр актуальных проблем стратиграфии и палеонтологии. Рассматривались биотические и абиотические события, происходившие в разные геологические эпохи, особенности развития экосистем прошлого, реконструкции обстановок осадконакопления, новые данные по положению границ подразделений Общей стратиграфической шкалы в разных регионах. Были представлены биостратиграфические построения по орто- и парастратиграфическим группам фауны и флоры (фораминиферам, радиоляриям, конодонтам, нанопланктону, диноцистам, аммонитам, граптолитам, брахиоподам, трилобитами, остракодам и др.), результаты палеоэкологических исследований (по органостенным микроорганизмам, остракодам, моллюскам, муравьям). Освещались вопросы эволюции, систематики, таксономии и морфологии ископаемых организмов (фораминифер, радиолярий, акритарх, конодонтов, мшанок, моллюсков), в т.ч. с применением компьютерной микротомографии и

3D-моделирования, случаи эпифиоза палеозойских иглокожих и кораллов, проблемы изучения докембрийских микроорганизмов, венд-кембрийских проблематик и ордовикских организмов неясного систематического положения (тетраидиды, лепердитикопиды).

К сессии был опубликован сборник “Материалов LXIX сессии Палеонтологического общества”, включающий в себя вступительное слово президента Общества акад. А.Ю. Розанова, тезисы 162 докладов, четыре очерка в разделе “История науки. Памятные даты” и отчет о деятельности Палеонтологического общества за 2022 г.

Сессия открылась приветственным словом и докладом генерального директора ФГБУ “ВСЕГЕИ” члена-корр. РАН О.В. Петрова, который отметил актуальность тематики текущей сессии Общества для геологического картографирования. Распознавание геологических событий в истории Земли и корреляция геологических образований — это одна из важнейших задач, которая (наряду с другими) решается при создании государственных геологических карт разного масштаба. В своем докладе О.В. Петров рассказал также о международном проекте CGMW и DDE по созданию новой Тектонической карты мира масштаба 1 : 35М, который реализуется во ВСЕГЕИ.

Президент Общества акад. А.Ю. Розанов во вступительном слове подчеркнул определяющую роль биостратиграфических методов, опирающихся на законы эволюции органического мира. Его доклад был посвящен автокомбинаторике, находящей фактическое проявление в палеонтологической летописи; рассматривались основные положения закона гомологических рядов наследственной изменчивости, сформулированного Н.И. Вавиловым, а также концепция номогенеза Л.С. Берга и астрокатализ В.Н. Снытникова. На примере развития и распространения археоциат в раннем кембрии, а также анализа в онтогенезе выявленных морфологических патологий установлен факт залечивания поврежденных кубков с помощью структур, характерных для родов, возникших в истории спустя 10 млн лет. То есть, исходное множество морфологических решений (комби-

наторная конфигурация) опознается как генетический текст, предопределенный (предзаложенный) в структуре генома предковых форм, закономерно реализуемый в условиях возникновения и становления специфических обстановок или при прочих обстоятельствах. Эти данные позволяют под другим углом взглянуть на процесс видообразования и общепринятые представления об эволюции жизни.

Доклад вице-президента Общества акад. С.В. Рожнова (ПИН РАН) осветил тему формообразования в сообществах бактерий и колониях животных. Показаны общие системные черты для всех организмов. Открытое у бактерий “чувство кворума” (способности регуляции экспрессии генов в ответ на колебания плотности клеточной популяции путем обмена специфическими химическими сигналами) существовало и у всех других микроорганизмов, способных объединяться в колонии, в т.ч. у воротничковых жгутиконосцев — предков многоклеточных животных. При существенных различиях биологических механизмов взаимодействия сообщества клеток прокариот, эукариот, зооидов колониальных животных способны к проявлениям направленной регуляции этих взаимодействий и размножения индивидуумов, что впоследствии определяет упорядоченный морфогенез и, тем самым, форму коллективных ансамблей организмов.

В программу пленарного заседания сессии были включены доклады ведущих палеонтологов страны, которые сделали сообщения, соответствующие направлениям объявленной тематики сессии. В своем докладе “Эволюция климата Земли в меловом периоде, “abominable mystery” и наступление кайнофита” член-корр. РАН А.Б. Герман (ГИН РАН) рассказал о кардинальной перестройке растительного мира в конце мелового периода, связанной с комплексом абиотических событий, в т.ч. климатических. Доклад А.С. Тесакова (ГИН РАН) “Эволюция мелких млекопитающих и континентальная стратиграфия позднего кайнозоя Северной Евразии: проблемы и открытия” был посвящен принципам и методам стратиграфического расчленения континентальных отложений четвертичного периода, которые занимают значительные площади на территории России. Н.В. Сенников (ИНГГ СО РАН) в докладе “Биособытия на границах ордовикских граптолитовых зон” показал детальность разработки событийной шкалы ордовика, влияние событий на эволюционное развитие граптолитов и динамику их разнообразия. В докладе А.С. Бякова (СВКНИИ ДВО РАН) “Гео- и

биосферные события в перми Северо-Востока Азии: методы и подходы к выявлению и изучению” была отражена степень изученности геологического строения пермских отложений в регионе и показано комплексное использование биостратиграфических, изотопно-геохронологических и изотопно-геохимических методов как инструмента детального расчленения и корреляции осадочных толщ. О “Национальном парке Ленские столбы” в Якутии и научном значении его палеонтологических объектов рассказали директор парка А.А. Семенов и ведущий научный сотрудник Л.В. Шелоховская.

На открытии сессии были также представлены доклады из серии “История науки. Памятные даты”: И.Ю. Бугровой и В.В. Аркадьева (СПбГУ), посвященный педагогической деятельности проф. А.А. Иностранцева в С.-Петербургском университете, и С.В. Наугольных (ГИН РАН) и С.К. Пухонто (ГГМ РАН), осветивший историческое значение коллекций пермской флоры Ф.Ф. Вангенгейма фон Квалена (1791-1864).

Во время сессии прошли заседания шести постоянных секций — докембрия и палеозоя, мезозоя, кайнозоя, по четвертичной системе, по позвоночным, музейной. Всего состоялось 133 доклада — 114 устных и 19 стендовых; 18 докладов сделано дистанционно посредством ВКС. Заседания транслировались в прямом эфире на YouTube-канале ВСЕГЕИ. После сессии видеозаписи заседаний были опубликованы на сайте ВСЕГЕИ, где они доступны для просмотра.

На секции докембрия и палеозоя было представлено 27 устных (из них восемь — дистанционно) и восемь стендовых докладов. Открыл секцию доклад О.С. Самылиной (Ин-т микробиологии РАН, ПИН РАН) с соавторами о применении биологических методов в бактериальной палеонтологии. В качестве модельной системы, позволяющей изучать геобиологические взаимодействия в докембрии, когда на Земле были широко распространены эпиконтинентальные щелочные геохимические обстановки, рассмотрен пример изучения современных карбонатных микробиолитов из содовых и содово-соленых озер с использованием трансмиссионной электронной микроскопии и молекулярно-генетических методов. Продолжением темы геомикробиологических процессов образования пород и минералов стал доклад А.М. Беляева и П.В. Юхалина о древней глубинной биосфере Земли и, возможно, биогенном процессе формирования агатов. О строматолитах и таксоно-

мическом разнообразии ископаемых остатков в органогенных постройках Сибири рассказали иркутские специалисты И.К. Декабрев с соавт. и Т.А. Корнилова с соавт. (ИЗК СО РАН). Тафономическим и палеоэкологическим особенностям органостенных микроорганизмов венда Юго-Восточного Беломорья был посвящен доклад А.Е. Васильева и Д.В. Гражданкина (ИНГГ СО РАН). В ряде докладов [Е.Ю. Голубкова и др. (ИГГД РАН), Е.А. Лужная и др. (ПИН РАН), Я.Е. Малаховская (ПИН РАН), Е.Г. Раевская (ВСЕГЕИ) и др., О.В. Дантес (ИНГГ СО РАН) и др.] рассматривались морфологически разнообразные формы микропроблематик из вендских и кембрийских осадочных образований. Объекты исследовались с использованием высокоразрешающей микроскопии, сопровождающейся сравнительно-анатомическим анализом. Благодаря результатам морфометрических исследований, приведенным в последних двух докладах, пересмотрено систематическое положение ключевого для терминальных кембро-ордовикских отложений таксона акритарх и переоценка его стратиграфической и палеогеографической значимости. В докладах Д.А. Комлева и др., А.Л. Макаровой и Д.А. Комлева (Новосибирский ф-л ВНИГНИ) приведены первые сведения по седиментологическим, палеонтологическим и биостратиграфическим исследованиям уникального кернового материала из среднего–верхнего кембрия северо-запада Сибирской платформы. В докладе Е.В. Лыковой и Н.В. Сенникова (ИНГГ СО РАН) представлены новые данные по салаирским граптолитам нижнего и среднего ордовика с горы Орлиной – памятника природы краевого значения Кемеровской обл. А.В. Дронов (ГИН РАН, соавторы Д. Кнауэ, Норвегия и У. Тоом, Эстония) рассказал о ревизии ихновидовых названий наиболее распространенных в ордовике следов макросверлений *Trypanites*. Вопросы использования ихнофоссилий для стратиграфического расчленения отложений девона и карбона рассматривались в сообщении Д.Н. Мифтахутдиновой и др. (КФУ). Новые данные о находках разнообразной фауны и флоры в разрезах ордовика, силура, девона и карбона были показаны в докладах И.Г. Закирьянова и др. (ИНГГ СО РАН), Н.Г. Изох (ИНГГ СО РАН), А.В. Пахневича (ПИН РАН), С.С. Терентьева и Л.М. Мельниковой (ПИН РАН), Л.Е. Шилехина (ПИН РАН) и др., Р.Р. Якупова и Т.М. Мавринской (ИГ УФИЦ РАН). Использование томографии в изучении палеонтологических остатков обсуждалось в докладе А.В. Пахневича (ПИН РАН). Особенности морфологического строе-

ния мшанок были показаны в докладе З.А. Толоконниковой (КубГУ).

На секции мезозоя было заслушано 19 устных докладов, в т.ч. три – по ВКС. Р.В. Кутыгин (соавт. А.Н. Килисов, ИГАБМ СО РАН) рассказал о сообществах аммоноидей на границе перми и триаса в Южном Верхоянье. Е.С. Шамонин (соавторы О.С. Дзюба, ИНГГ СО РАН и В.Г. Князев, ИГАБМ СО РАН) предложил вариант взаимосвязи зональной аммонитовой шкалы среднего–верхнего бата севера Восточной Сибири с палеогеографическими особенностями региона. Т.Н. Палечек (ГИН РАН), С.В. Аксенов (ВСЕГЕИ) и А.В. Моисеев (ГИН РАН) показали свои достижения в проведении биостратиграфических работ при геологическом картировании на северо-востоке России на основании изучения радиолярий. В.С. Вишневская (ГИН РАН) объяснила сходства и различия позднеюрских радиоляриевых ассоциаций Ямала (арктическая часть Сибири) и Научирыная (Тихоокеанская окраина России). А.В. Исаева (студентка МГУ) в соавторстве с В.С. Вишневской (ГИН РАН) и Ю.А. Гатовским (МГУ) представила результаты исследований радиолярий баженовской свиты Западной Сибири с применением компьютерной микротомографии и 3D-моделирования, позволивших детально изучить внутреннее строение некоторых видов радиолярий и оценить область применения данного метода. М.А. Алексеев (ВСЕГЕИ) охарактеризовал родовой и видовой состав среднеюрских фораминифер отряда *Verneuilinida* с севера Сибири. М.А. Рогов (ГИН РАН) с соавт. (О.В. Шурекова, ВСЕГЕИ и В.А. Захаров, ГИН РАН) доложили новые данные о макрофауне и диноцистах пограничных отложений юры и мела шельфа Баренцева моря. И.Н. Косенко (соавторы Е.К. Метелкин, В.Д. Ефременко, ИНГГ СО РАН и Д.А. Мирзабаев, ТюмГУ) отметили превосходную сохранность конхострак и рыб среди представителей раннемеловой биоты Джехол в Забайкалье. Е.А. Калякин (СГУ, соавтор Л.С. Барсуков) рассказал о первых находках иглокожих из альба Русской плиты. В.Д. Ефременко (ИНГГ СО РАН) доложил о сходстве и различиях хатангских и анабарских сообществ раннемеловых белемнитов. В ряде докладов были представлены новые данные по биостратиграфии верхнемеловых отложений Крыма. Ю.Н. Савельева (Апрелевское отд. ВНИГНИ) привела палеоэкологические данные на основе исследования позднеюрских–раннемеловых остракод Крыма. М.С. Карпук (ГИН РАН) рассказала об использовании парастратиграфиче-

ских групп фауны для стратиграфии на примере раннемеловых остракод и планктонных фораминифер Восточного Крыма. Л.Ф. Копаевич (МГУ) с соавт. (Е.В. Яковишина, МГУ и Н.О. Гречишина, ГИН РАН) представили доклад о биостратиграфии разреза маастрихта гряды Клементьева по фораминиферам. П.А. Прошина, И.П. Рябов и Д.М. Коршунов (ГИН РАН) предложили реконструкцию обстановок формирования клементьевской толщи (Восточный Крым) в позднем маастрихте. Е.Ю. Барабошкин (МГУ) с соавт. представили новые данные о стратиграфии кампан-маастрихтских отложений бассейна р. Бодрак (Юго-Западный Крым). Доклады А.В. Коромысловой (ПИН РАН) и А.Н. Островского (СПбГУ) в соавторстве с коллегами из Норвегии и Новой Зеландии (Р. Опп, Э. ДиМартино, Д.П. Гордон, А. Вэшенбах, Л. Лиу) были посвящены морфологии и филогении мшанок.

В докладе С.Т. Ремизовой (РГПУ), Д.Н. Ремизова (ВСЕГЕИ), П. Путтхапибан (Ун-т Махидол, Таиланд) освещено уникальное местонахождение радиолярий и предположительно ювенильных раковин аммоноидей из триасовых отложений Таиланда. По поводу отнесения авторами триасовых ювенильных раковин из Таиланда к аммоноидеям разгорелась острая дискуссия. Выступающие (М.А. Алексеев и др.) привели доводы об их принадлежности к фораминиферам.

На секции кайнозоя были представлены семь устных докладов. В докладе В.М. Подобной и Т.Г. Ксеновой (ТГУ) дан анализ комплексов палеогеновых фораминифер из разрезов тавдинского и нирольского горизонтов Западной Сибири, в результате которого авторы делают вывод о необходимости восстановления латдорфского яруса в стратиграфической шкале олигоцена. Сообщение Т.Н. Пинчук (КубГУ) освещает палеоэкологические аспекты комплексов фораминифер караганского региона яруса среднего миоцена Западного Предкавказья и обосновывает смену палеогеографических и палеоклиматических обстановок в миоцене. В докладе А.Ю. Гладенкова и М.А. Устиновой (ГИН РАН) представлены данные изучения ископаемого известкового нанопланктона, впервые найденного в нижней части столбовской серии Восточной Камчатки. В результате выделены две разновозрастные ассоциации, одна из которых отнесена к верхнему мелу, а другая — к палеогену (не древнее лютетского яруса среднего эоцена). Доклад С.В. Попова (ПИН РАН), И.С. Патиной (ГИН РАН), И.А. Гончаровой (ПИН РАН) и Т.Н. Пинчук

(КубГУ) посвящен новым подходам и методам (прежде всего, сейсмостратиграфическим), использование которых на основе надежной стратиграфической базы позволяет при палеогеографических реконструкциях и изучении развития региона Паратетиса в кайнозой восстанавливать границы бассейнов с учетом глубинного строения и латеральных перемещений блоков земной коры. В докладе В.А. Мусатова и С.В. Мусатова (НВНИИГГ) представлены новые данные по изменениям известкового нанопланктона в опорном разрезе морских отложений ипрского яруса Северного Кавказа по р. Хеу, которые свидетельствуют о корреляции изменений состава ассоциаций нанопланктона с климатическими характеристиками. Доклад А.А. Похазниковой, Я.С. Трубина (ТюмГУ) и И.Н. Косенко (ИНГГ СО РАН) посвящен результатам изучения биоэрозионных структур на раковинах устриц из палеогеновых отложений Ферганской впадины, которые отражают эволюцию трофических и эпилбиотических стратегий в ископаемых биоценозах. В докладе Д.М. Жаркова и Д.А. Дубовикова (СПбГУ) представлены данные по новым находкам муравьев из верхнеэоценовых толщ Европы, дополняющие сведения о составе и палеоэкологии мирмекофаун эоцена Евразии.

На секции по четвертичной системе были представлены шесть устных и два стендовых доклада. В докладе Л.Е. Пестовой и В.К. Шкатовой (ВСЕГЕИ) освещены основные изменения в стратиграфии нижнего плейстоцена на Дальнем Востоке России. Д.В. Семиколенных и Т.А. Янина (МГУ) дали обзор стратиграфического строения четвертичных отложений по новым данным бурения в центральной части Манычской депрессии. Г.А. Данукалова в соавторстве с Е.М. Осиповой (ИГ УФИЦ РАН) рассказала об ассоциациях плейстоценовых моллюсков из новой 500-метровой скважины Улан-Хол в Северном Прикаспии. Д.В. Пономарев (ИГ Коми НЦ УрО РАН) с соавт. в режиме ВКС сообщил об интересной находке черепа плейстоценового моржа далеко от берега моря в бассейне р. Печоры. Т.С. Шелехова и Ю.С. Тихонова (ИГ КарНЦ РАН) сделали доклад о голоценовых диатомовых комплексах из донных отложений и о развитии экологических условий небольшого озера на Карельском берегу Белого моря. Т.В. Сапелко в соавторстве с Т.Ю. Газизовой (ИНОЗ РАН — СПб ФИЦ РАН) осветила палинологические исследования голоценового периода по материалам изучения донных колонок в южной части Финского залива. В конце заседания вне программы,

в связи с тематикой Комиссии по четвертичной системе Межведомственного стратиграфического комитета, выступила С.В. Демидова (НПЦ по геологии, Минск) с докладом о состоянии палеонтологических и биостратиграфических исследований четвертичной системы в Беларуси.

На заседании музейной секции было заслушано 16 устных докладов, в т.ч. два по ВКС, представлен один стендовый доклад. Тематика секции включала в себя обзор современного состояния и ревизии коллекций, хранящихся в старейших музеях России и ранее входивших в состав университетов, в музеях-заповедниках, специализированных музеях и в новых, формирующихся коллекциях. Активная деятельность Музея палеонтологии и стратиграфии СПбГУ была представлена в двух разноплановых докладах. В.В. Аркадьев рассказал о коллекциях мезозойской фауны и флоры к монографии Э.И. Эйхвальда “Палеонтология России”, представленной в настоящее время в новых каталогах. Доклад И.Ю. Бугровой был посвящен коллекции моделей фораминифер А. Д’Орбиньи, закупленных в конце XIX или начале XX в.в. для учебных целей и экспонирования. Автору удалось установить первоначальный состав коллекции фон Рёйсса (второй части изученного материала), а также видовую принадлежность изображенных видов в соответствии с современной системой фораминифер. История создания уникальной галереи слонов в Ставропольском музее-заповеднике и опыт многолетних полевых и реставрационных работ были представлены сотрудниками музея В.В. Волокитиным и А.К. Швырёвой. Сочетание активной научной деятельности и различных популяризационных подходов характерно для многих музеев, что было продемонстрировано в ряде докладов. В Адыгейском госуниверситете личная вовлеченность сотрудников привела к преобразованию многолетних полевых сборов в музей, названный в честь его создателя — И.Г. Волкодава. Об активном и успешном развитии музея рассказала Я.И. Волкодав (АГУ, соавтор К.К. Тарасенко, ПИН РАН). Сотрудники Брянского госуниверситета (А.И. Васюкович, В.С. Майстренко, О.С. Симутина, А.А. Чубур) впервые представили информацию об истории создания и составе палеонтологических коллекций в старейшем музее Брянской обл. — Трубчевском краеведческом, открытом “для обозрения публики” в 1919 г. Доклад о привлечении семейной аудитории к деятельности Вятского палеонтологического музея продемонстрировала Е.В. Смирнова. Г.И. Тимонина [соавторы

В.С. Байгушева (Азовский музей-заповедник) и В.В. Титов (ЮНЦ РАН)] рассказала о коллекции скелетов трогонтериевого мамонта в экспозиции Азовского музея-заповедника. В докладе Г.А. Данукаловой (ИГ УФИЦ РАН) был представлен интересный и успешный опыт при проведении республиканских конкурсов и олимпиад по палеонтологии для учащихся Башкортостана. В настоящее время аудитория этих мероприятий уже выходит за пределы республики. Тема “Геопарки”, включающая в себя существенную палеонтологическую составляющую и особенно актуальная в последние годы, была представлена Г.А. Данукаловой во втором докладе на примере активно развивающегося геопарка Янган-Тау. Доклад О.Л. Коссовой (ВСЕГЕИ) и Е.И. Кулагиной (ИГ УФНЦ РАН) был посвящен истории изучения и результатам обработки коралловых коллекций из Башкирских шиханов, расположенных на территории геопарка Торатау. История создания коллекции крупных млекопитающих тираспольского фаунистического комплекса из т.н. “тираспольского гравия” в собрании Гос. геол. музея им. В.И. Вернадского РАН детально и с демонстрацией архивных документов была продемонстрирована И.А. Стародубцевой в соавторстве с Т.В. Кузнецовой (МГУ) и В.Б. Басовой (ГГМ РАН). Впервые в рамках секции, в связи с открытием рубрики “Палеонтология в музеях мира”, был представлен доклад о Музее естествознания Маастрихта в Нидерландах (Д.В.М. Яхт, Е.А. Языкова). В пополнение и изучение коллекций музея в Маастрихте существенный вклад внесен палеонтологами-любителями, обладающими высоким профессионализмом и неизменным интересом к палеонтологии. Оригинальный обзор элементов архитектуры, созданных на основе образов пермских позвоночных, представили К.К. Тарасенко и Г.В. Захаренко в докладе о гаргулях, размещающихся во внутреннем двореке Палеонтологического музея им. Ю.А. Орлова ПИН РАН. Г.Н. Киселев (СПбГУ) посвятил свой доклад новым законодательным документам, регулирующим обращение естественнонаучных предметов и коллекций. В докладе Г.А. Шабановой (ТП НИЦ Нефтегаз) и Т.И. Курановой (ТП НИЦ) был поставлен вопрос о сохранении в региональных организациях геологического наследия, к которому относятся первичные материалы бурения, результаты обработки керна и палеонтологические коллекции. Значение фактических материалов в условиях сокращения бурения, в данном случае материалов из Тимано-Печорской нефтегазоносной провинции,

трудно переоценить. Проблема сохранения этих материалов требует официального решения. Сотрудники Кузбасского гос. краеведческого музея О.А. Феофанова, О.Н. Владимирова, Д.А. Слободин с соавт. представили два доклада о деятельности своего музея по популяризации его палеонтологического наследия и об источниках пополнения коллекций.

На секции по позвоночным были представлены 29 устных (из них три — по ВКС) и пять стендовых доклада. В работе секции приняли участие палеонтологи из Екатеринбурга, Кирова, Краснодара, Москвы, Новосибирска, Нальчика, Ростова-на-Дону, С.-Петербурга, Саратова, Сыктывкара, Тирасполя, Якутска и др. городов. Доклады были посвящены изучению бесчелюстных, рыб, элasmобранхий, рептилий, птиц, тетрапод, крупных и мелких млекопитающих — их систематике, функциональной морфологии, скелетной анатомии, экологии, фаунистике, эволюции, биостратиграфии и методическим аспектам исследований. В докладе П.А. Безносова (ИГ Коми НЦ УрО РАН) с соавт. представлены данные о новом местонахождении раннефаменских позвоночных на Южном Тимане. Находкам эндоскелета палеозойских хрящевых рыб был посвящен доклад А.О. Иванова (СПбГУ) и О.А. Лебедева (ПИН РАН). В трех докладах были рассмотрены комплексы хрящевых рыб из меловых и палеогеновых отложений Поволжья (И.Р. Воронков, В.А. Лопырев, Е.В. Попов, СГУ). Новые данные по строению черепа и поскраниального скелета были получены для пермских (В.В. Буланов, А.В. Ульяхин, ПИН РАН) и меловых амфибий (В.В. Колчанов и П.П. Скучас, СПбГУ). Морфология и палеоэкология пермских парейазавров были рассмотрены в четырех докладах (В.В. Буланов с соавт., В.К. Голубев, Е.И. Бояринова (ПИН РАН) и М.Й. Ван ден Брандт, ЮАР). Два доклада касались происхождения и филогении черепов (Г.О. Черепанов, СПбГУ; С.Д. Швеиц, И.Г. Данилов, ЗИН РАН). Пять докладов (четыре устных и один стендовый) были посвящены современным методам изучения и новым находкам ископаемых и современных лепидозавров, крокодилов и динозавров. О находках птиц в кайнозойских отложениях рассказали в своих докладах Н.В. Зеленков

(ПИН РАН) и Д.С. Захаров (Приднестровский госуниверситет). Значительная часть сообщений (12) была посвящена систематике, морфологии и филогении крупных и мелких млекопитающих.

Во время сессии прошло заседание Центрального совета Общества, приняты в действительные члены 13 человек (Протокол № 2 от 5 апреля 2023 г.). На закрытии сессии с отчетом о деятельности Палеонтологического об-ва за 2022 г. выступила ученый секретарь А.А. Суяркова.

В рамках мероприятия прошли заседания постоянных комиссий Межведомственного стратиграфического комитета России по системам, состоялось расширенное заседание Бюро МСК.

По итогам LXIX сессии Палеонтологического об-ва отмечен неизменно высокий интерес специалистов, в т.ч. начинающих, к проводимому мероприятию, ежегодно дающему возможность обсуждения актуальных вопросов и обмена новейшими результатами. В направлении дальнейшей деятельности Общества особое внимание следует уделить вовлечению молодых специалистов в коллективные работы по регионам, поддержанию необходимой преемственности поколений, усилению фундаментальных исследований. Немаловажными направлениями остаются научно-консультационная и научно-просветительская деятельность. Отдельной задачей является оказание содействия в сохранении или рациональном перемещении имеющегося геологического и палеонтологического наследия старейших институтов или производственных предприятий, попавших под реорганизацию.

За хорошую подготовку и успешное проведение сессии и публикацию “Материалов LXIX сессии...” ее участники выразили благодарность дирекции ФГБУ “ВСЕГЕИ”, ученому секретарю ин-та Т.Ю. Толмачевой, ученому секретарю Общества А.А. Суярковой, членам оргкомитета В.В. Горшениной, Е.Л. Грундан, Д.В. Збукковой и ведущим секций Е.Ю. Барабошкину, В.С. Вишневской, В.Я. Вуксу, А.Ю. Гладенкову, А.В. Дронову, А.С. Застрожнову, А.О. Иванову, О.Л. Коссовой, С.В. Рожнову, Н.В. Сенникову, П.П. Скучасу, А.С. Тесакову и В.В. Титову.

Е.Г. Раевская, А.А. Суяркова, Т.Ю. Толмачева, В.С. Вишневская, В.Я. Вукс, А.Ю. Гладенков, А.О. Иванов, О.Л. Коссовая, Н.В. Сенников, А.С. Тесаков

