

ISSN 0031-031X

Номер 2

Март - Апрель 2023



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Номер 2, 2023

Новые виды фораминифер надсемейства Palaeotextularioidea Galloway из верхневизейско-серпуховских отложений (нижний карбон) Восточно-Европейской платформы <i>К. В. Сахненко</i>	3
Новые виды двустворок рода Streblopteria (Pectinida, Streblochondriidae) из перми северо-востока России <i>А. С. Бяков</i>	18
Брюхоногие моллюски рода Sulcoactaeon Cossmann из барремских и готеривских отложений Ульяновского Поволжья (Россия) <i>И. В. Благовещенский</i>	28
Миоценовые Amathinidae (Gastropoda) Восточного Паратетиса <i>А. В. Гужов</i>	45
О некоторых Parkinsonia (Ammonoidea: Parkinsoniidae) из верхов байоса междуречья Кубани и Урупа (Северный Кавказ) <i>В. В. Митта</i>	54
Пористость раковины брахиопод рода Syringothyris Winchell (отряд Spiriferida) <i>Г. А. Афанасьева</i>	62
Первые находки отряда Acrotretida Kuhn во франских (верхний девон) отложениях Республики Коми <i>Т. Н. Смирнова, Е. А. Жегалло</i>	65
Ревизия Pergosialidae (Insecta: Palaeomanteida) конца нижней—начала средней перми европейской части России <i>Д. С. Аристов, А. П. Расницын</i>	69
Новый вид жуелицы (Insecta, Coleoptera, Trachypachidae) из нижнемелового местонахождения Хасурты, Западное Забайкалье <i>А. Г. Пономаренко</i>	77
Новый вид ставридовых рыб рода Archaeus (Carangidae, Percomorpha) из нижнего олигоцена Северного Кавказа <i>А. Ф. Банников, И. Г. Еребакан</i>	80
О находке диадектоморфных тетрапод в нижней перми Восточной Европы <i>В. В. Буланов</i>	88
Морская черепаха Tasbacka aldabergeni Nesson, 1987 из нижнепалеогеновых отложений местонахождения Кудиновка (Ростовская область, Россия) <i>Е. А. Звонков, К. С. Беницкий, И. Г. Данилов</i>	100
Зеленые водоросли Palaeoulvaria венда (эдиакария) Берёзовского прогиба (юг Сибирской платформы) <i>П. Н. Колосов</i>	115

Contents

No. 2, 2023

New Species of the Superfamily Palaeotextularioidea Galloway (Foraminifera) from the Upper Viséan–Serpukhovian (Lower Carboniferous) <i>K. V. Sakhnenko</i>	3
New Bivalves of the Genus <i>Streblopteria</i> (Pectinida, Streblochondriidae) from the Permian of Northeast Russia <i>A. S. Biakov</i>	18
Gastropods of the genus <i>Sulcoactaeon</i> Cossmann from the Barremian and Hauterivian Deposits of Ulyanovsk Volga Region (Russia) <i>I. V. Blagovetshenskiy</i>	28
Miocene Amathinidae (Gastropoda) of the Eastern Paratethys <i>A. V. Guzhov</i>	45
On the Some <i>Parkinsonia</i> (Ammonoidea: Parkinsoniidae) from the Uppermost Bajocian of the Kuban and Urup Rivers Interfluve (Northern Caucasus, Russia) <i>V. V. Mitta</i>	54
The Punctae of the Shell of Brachiopod Genus <i>Syringothyris</i> Winchell (Order Spiriferida) <i>G. A. Afanasjeva</i>	62
The First Finds of Representatives of the Order Acrotretida Kuhn from the Frasnian (Upper Devonian) Deposits of Komi Republic <i>T. N. Smirnova, E. A. Zhegalo</i>	65
Revision of Permosialidae (Insecta: Palaeomanteida) from Uppermost Lower and Lower Middle Permian of European Russia <i>D. S. Aristov, A. P. Rasnitsyn</i>	69
A New Species of Ground Beetle (Insecta, Coleoptera, Trachypachidae) from Lower Cretaceous Locality Khasurty, Western Transbaikalia <i>A. G. Ponomarenko</i>	77
A New Species of Horse Mackerel fish of the Genus <i>Archaeus</i> (Carangidae, Percomorpha) from the Lower Oligocene of the North Caucasus <i>A. F. Bannikov, I. G. Erebakan</i>	80
The Discovery of Diadectomorph Tetrapods in the Lower Permian of Eastern Europe <i>V. V. Bulanov</i>	88
A Sea Turtle <i>Tasbacka aldabergeni</i> Nesson, 1987 from the Lower Paleogene Deposits of the Kudinovka Locality (Rostov Province, Russia) <i>E. A. Zvonok, K. S. Benitskiy, I. G. Danilov</i>	100
<i>Palaeoulvaria</i> Green Algae of the Vendian (Ediacaran) Berezovsky Trough (South of the Siberian Platform) <i>P. N. Kolosov</i>	115

УДК 563.12:551.735.1(470)

НОВЫЕ ВИДЫ ФОРАМИНИФЕР НАДСЕМЕЙСТВА PALAEOTEXTULARIOIDEA GALLOWAY ИЗ ВЕРХНЕВИЗЕЙСКО-СЕРПУХОВСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ (НИЖНИЙ КАРБОН) ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

© 2023 г. К. В. Сахненко^{a, b, *}

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

^bМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

*e-mail: sakh-karina@yandex.ru

Поступила в редакцию 07.07.2022 г.

После доработки 12.09.2022 г.

Принята к публикации 15.09.2022 г.

Изучены некоторые фораминиферы надсемейства *Palaeotextularioidea* Galloway, 1933 верхневизейско-серпуховских отложений Московской синеклизы и Волго-Уральской антеклизы, играющие заметную роль в биостратиграфии и межрегиональной корреляции нижнего карбона Евразии. Приведено описание семи новых видов: *Consobrinellopsis angustocuneata* sp. nov., *C. mstikhinensis* sp. nov., *Koskinotextularia densissima* sp. nov., *K. tumidaeformis* sp. nov., *Palaeotextularia cylindrica* sp. nov., *Cribrostomum planocameratum* sp. nov., *C. alekseevi* sp. nov.

Ключевые слова: Foraminifera, *Palaeotextularioidea*, верхневизейский подъярус, серпуховский ярус, нижний карбон, миссисипий

DOI: 10.31857/S0031031X23020125, EDN: LELENY

Фораминиферы надсемейства *Palaeotextularioidea* Galloway, 1933, относящегося к отряду *Palaeotextulariida* Hohenegger et Piller, 1975, существовали повсеместно с поздневизейского времени раннего карбона до конца перми в морских бассейнах, которые располагались на территории современных Евразии, Северной Америки и Северо-Западной Африки (Меллер, 1880; Cushman, Waters, 1928; Lee et al., 1930; Раузер-Черноусова и др., 1936; Липина, 1948; Рейтлингер, 1950; Cummings, 1956; Малахова, 1956, 1960, 1975; Дуркина, 1959, 2002; Conil, Lys, 1964; Okimura, 1967; Eickhoff, 1968; Соловьева, 1969; Иванова, 1972; Соснина, Никитина, 1976; Китаев и др., 1980; Девигенталь и др., 1980; Щербакова и др., 1980; Loeblisch, Tarran, 1987; Постоялко, 1990; Conil et al., 1990; Mamet, Pinard, 1992; Нижний карбон..., 1993; Vdovenko, 2000; Brenckle, 2004; Somerville, 2008; Hance et al., 2011; Groves et al., 2012; Cozar et al., 2014; Krainer, Vachard, 2014; Zandkarimi et al., 2017; Sheng et al., 2018). Интерес к данной группе вызван ее высоким биостратиграфическим и корреляционным потенциалом для решения задач стратиграфии нижнекаменноугольных отложений. В качестве ключевых таксонов форамини-

феровых зон визейского яруса (ливий и варнантний) они использованы в Западной Европе (Conil et al., 1990; Somerville, 2008) и верхневизейского подъяруса Подмосковского бассейна и Волго-Уральской области (Гибшман, Гуторова, 2015; Сахненко и др., 2019, 2020). Однако изучение палеотекстуляриоидей осложняется тем, что в шлифах эти формы обычно представлены неполными и неориентированными сечениями. Это предопределило выделение многих видов по косым сечениям. Некоторые виды были выделены без указания типовых экземпляров и точного места хранения, а в обширной литературе, особенно зарубежной, многие формы палеотекстуляриоидей определены в открытой номенклатуре. Изучение этой группы осложняют нечеткие критерии отличительных признаков таксонов разных рангов.

Надсемейство *Palaeotextularioidea* в верхневизейско-серпуховских отложениях изученных разрезов Московской синеклизы и Волго-Уральской антеклизы представлено двумя семействами, шестью родами и 32 видами. Детальное изучение фораминифер данного надсемейства позволило выделить новые виды, описание которых приведено ниже.

К ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ ПАЛЕОТЕКСТУЛЯРИИД

Первые палеозойские палеотекстулярииды были описаны в середине позапрошлого века. Вид *Textularia eximia* описан Э.И. Эйхвальдом (Eichwald, 1859) из “желтой каменноугольной глины с. Слобода Тульской губернии”, что соответствует тульскому горизонту визейского яруса.

В.И. Меллер (Möller, 1879; Меллер, 1880) впервые применил метод изучения палеотекстуляриид по продольным ориентированным сечениям раковин, сочетая его с исследованиями по целым раковинам. Эта методика позволила Меллеру обнаружить большое сходство внешней формы и повторение в онтогенезах родов *Climacammina* и *Bigennerina* стадии развития текстуляриид, что затрудняет родовую и видовую диагностику. На этом основании было предложено объединить все ранее известные роды палеозойских текстуляриид в новый род *Cribrostomum*, рассматривая остальных представителей родов *Textularia*, *Bigennerina* и *Climacammina* как разновидности.

О.А. Липина (1948) включила роды *Palaeotextularia*, *Cribrostomum* и *Climacammina* в подсемейство *Palaeotextulariinae* Galloway, 1933. К первому роду отнесены формы с простым устьем и двурядной раковиной, ко второму — формы с ситовидным устьем и двурядной раковиной, к третьему — биморфные формы с ситовидным устьем в однорядной части. В составе рода *Palaeotextularia* Липина выделила две группы — со стекловатолучистым слоем и без него. Липина описала 17 новых видов и вариететов в составе подсемейства *Palaeotextulariinae* и показала стратиграфическое распространение палеотекстуляриид верхневизейского подъяруса Подмосковского бассейна.

Е.А. Рейтлингер (1950) не принимала выделение рода *Palaeotextularia* и подсемейства *Palaeotextulariinae*, в основу выделения которого были положены особое строение стенки и отсутствие начальной спиральной части, т.к. считала, что строение стенки у палеозойских фораминифер сильно варьирует даже в пределах рода, изменяясь от агглютинированного до секреторного тонкозернистого и от однослойного до двухслойного. В этой работе упомянутые формы приведены в составе рода *Textularia* и семейства *Textulariidae*, соответственно.

В работе Д.М. Раузер-Черноусовой и др. (1996) роды с однослойной стенкой *Koskinotextularia*, *Koskinobigennerina* и *Consobrinella* указаны как синонимы родов *Cribrostomum*, *Climacammina* и *Palaeotextularia* соответственно. Группа *Koskinobigenneriinae* принимается как синоним семейства *Palaeotextulariidae*. Род *Eotextularia* по современным представлениям включен в состав семейства

Palaeospiroplectamminidae Loeblich et Tappan, 1984.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследований послужили шлифы, изготовленные из верхневизейских и серпуховских пород ряда районов Восточно-Европейской платформы (Московской синеклизы и Волго-Уральской антеклизы): южное крыло Московской синеклизы, Московская обл., Серпуховский р-н, долина р. Ока, скв. 39 (колл. № 5863, ПИН РАН; 49 шлифов); Калужская обл., карьер Мстихино вблизи д. Мстихино (колл. № MSU-GF-336-Ф, МГУ; 46 шлифов) и скважины 1, 5, 6, В1, 71, 1/11, пробуренные вблизи д. Александровка (колл. № 5863, ПИН РАН; 84 шлифа, в том числе 39 шлифов из скв. 1 нестандартного крупного размера 6×9 см и шесть шлифов размера 4.5 × 6 см); Волго-Уральская антеклиза, Бузулукская впадина, скв. 1 Бузулукская (колл. № ВУ-Б31, ВНИГНИ; 117 шлифов); Мелекесская впадина, скв. 1 Мелекесская (колл. № ВУ-МЛ1, ВНИГНИ; 74 шлифа), южный купол Татарского свода, скв. 4689 Азнакаево (колл. № ВУ-А34689, ВНИГНИ; 58 шлифов). Общее число 428 шлифов. При обработке материала применялась стандартная методика изучения раковин фораминифер по неориентированным сечениям в шлифах. Шлифы изучались в проходящем свете под микроскопом Carl Zeiss, фотографии получены с помощью фотоаппаратуры AmScope MU1403. В шлифах выявлено 178 сечений, определенных до вида. Схема расположения изученных разрезов показана на рис. 1.

Оригиналы хранятся в лаб. протистологии Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), колл. № 5863; на каф. палеонтологии геологического фак-та Московского государственного ун-та им. М.В. Ломоносова (МГУ), колл. № MSU-GF-336-Ф; во Всероссийском научно-исследовательском геологическом нефтяном ин-те (ВНИГНИ), колл. №№ ВУ-Б31, ВУ-МЛ1, ВУ-А34689.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ

Палеотекстуляриоидеи из верхневизейских и серпуховских отложений были изучены в разрезах семи скважин и в карьере Мстихино Московской синеклизы и в трех разрезах — скв. 1 Мелекесская, 1 Бузулукская и 4689 Азнакаево Волго-Уральской антеклизы. Краткая характеристика этих местонахождений приведена ниже.

Скв. 39 пробурена у железнодорожного моста через р. Ока, на ее правом берегу в Серпуховском р-не Московской обл. Отложения были изучены в работах: Kabanov et al., 2016; Габдуллин и др., 2018. Разрез представлен преимущественно известня-

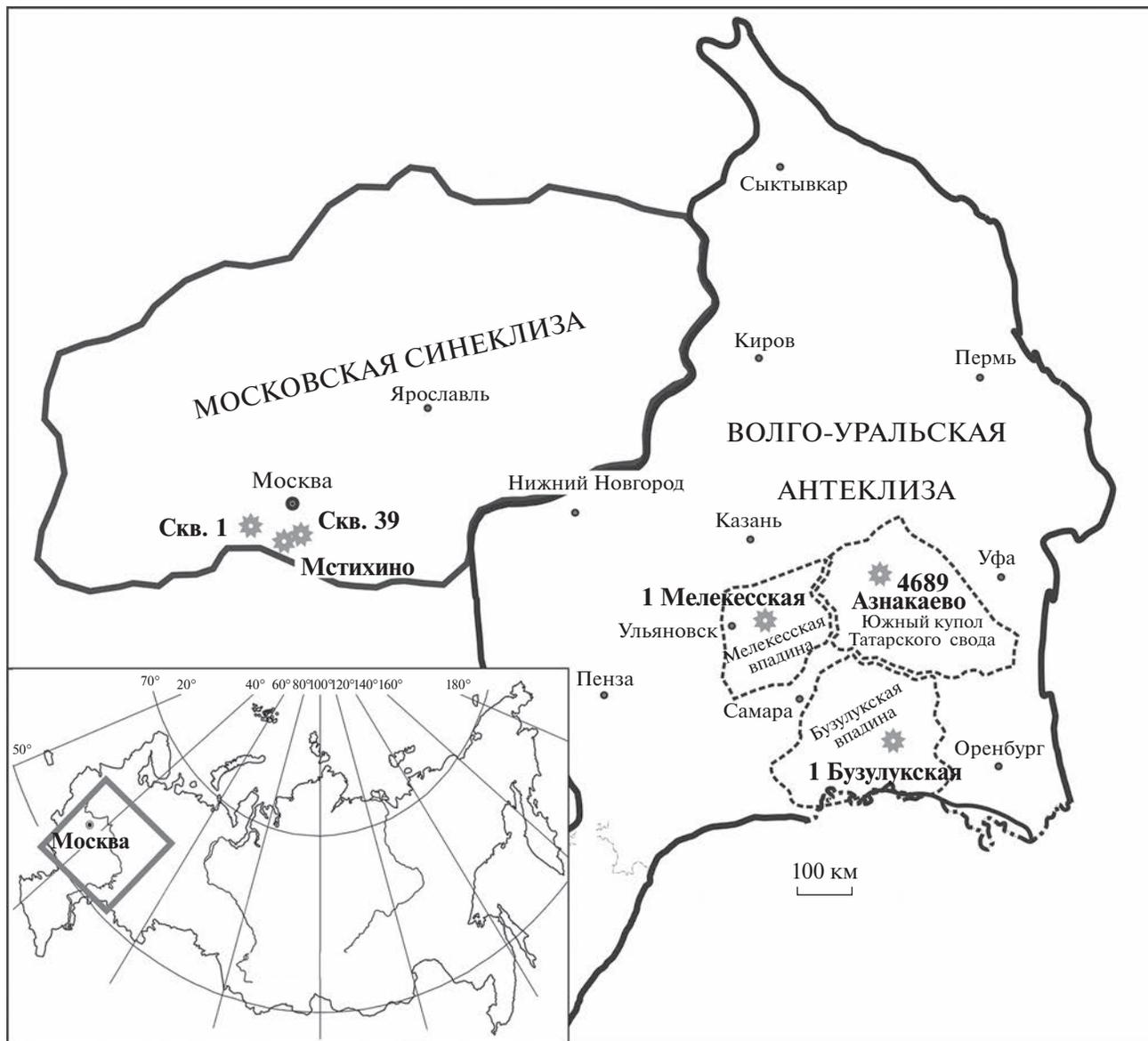


Рис. 1. Расположение изученных разрезов.

ками алексинского, михайловского и веневого горизонтов верхневизейского подъяруса и тарусского (?) горизонта нижнесерпуховского подъяруса. Общая мощность 33.5 м.

Карьер Мстихино находится вблизи д. Мстихино городского округа Калуга Калужской области. Разрез сложен преимущественно биокластовыми известняками. Мощность 26.7 м. Этот разрез был изучен Т.В. Алексеевой и др. (Alekseeva et al., 2016), его строение приведено в статье Д.А. Мамонтова и др. (Mamontov et al., 2021). Фораминиферы из этого разреза были определены Е.Л. Зайцевой. Характеристика фораминиферовых и миоспоровых комплексов (Mamontov et al., 2017) позволила отнести исследованный интервал

разреза к алексинскому, михайловскому и веневному горизонтам верхнего визе.

Скважины 1, 5, 6, В1, 71, 1/11 пробурены в 1995–2011 гг. вблизи д. Александровка Юхновского р-на Калужской обл. Первоначально фораминиферы были изучены Н.Б. Гибшман. Известняки из этих разрезов содержат комплексы фораминифер, характерные для михайловского и веневого горизонтов. Близкий по строению разрез вскрыт скв. Александровская. Строение разреза и палеонтологическая характеристика по разрезу скв. Александровская приведены Ю.А. Гатовским и др. (2011), фораминиферы определены Е.Л. Зайцевой.

Скв. 1 Бузулукская и скв. 1 Мелекесская были пробурены и детально обработаны в 50-е гг. XX в. По этим разрезам имеются фондовые отчеты, в которых приведено послойное описание и фаунистическая характеристика. Отдельные интервалы нижнекаменноугольной части разреза с краткими списками фораминифер опубликованы в монографиях (Каменноугольные..., 1959, 1975; Нефтегазоносные..., 1970) и справочнике по стратиграфии нефтегазоносных провинций (Губарева, 1987). Комплексы тульского и алексинского горизонтов и проблема границы между ними обсуждены в статье Е.Г. Миняевой (1969). Фораминиферы нижнего карбона Усть-Черемшанского прогиба рассмотрены Зайцевой (2014; Зайцева и др., 2015). Сравнительный анализ ассоциаций фораминифер и зональное расчленение отложений верхневизейского подъяруса Бузулукской и Мелекесской скважин проведен Зайцевой и Сахненко (Zaytseva, Sakhnenko, 2018, 2019).

Скв. 1 Бузулукская расположена рядом с г. Бузулук Оренбургской обл., пробурена на борту Муханово-Ероховского палеопрогиба, что по современной тектонической структуре является Бузулукской впадиной. Верхневизейский подъярус (инт. 2310–2649 м) представлен тульским, алексинским, михайловским и веневским горизонтами и сложен преимущественно карбонатными породами; общая мощность 339 м.

Скв. 1 Мелекесская расположена вблизи г. Дмитровград Ульяновской обл. и пробурена в центральной части Усть-Черемшанской палеовпадины (современная тектоническая структура – Мелекесская впадина). Верхневизейский подъярус выделяется в инт. 1348.3–1503.6 м и имеет мощность 155.3 м. Этот интервал разделен на тульский, алексинский, михайловский и веневский горизонты. Верхневизейский подъярус в нижней части сложен преимущественно биокластовыми известняками, а в верхней – доломитами с прослоями ангидритов и известняков. Серпуховские отложения выделены на глубине 1213–1348.3 м (мощность 135.3 м) и представлены тарусским, стешевским и протвинским горизонтами. Серпуховский ярус сложен преимущественно доломитами.

Скв. 4689 Азнакаево пробурена рядом с г. Азнакаево Республики Татарстан, расположена в северной части южного купола Татарского свода и вскрывает верхневизейские отложения в инт. 1070–1175 м, мощность 105 м (Нефтегазоносные..., 1970). Верхневизейский подъярус представлен тульским, алексинским, михайловским и веневским горизонтами, и сложен биокластовыми известняками с прослоями доломитов.

МОРФОЛОГИЯ, ТЕРМИНОЛОГИЯ И НАДВИДОВАЯ ТАКСОНОМИЯ

Раковина у представителей надсем. *Palaeotextularioidea* имеет средние размеры от 0.5 до 1.5 мм и в целом преимущественно клиновидную форму раковины. Раковина может быть мономорфной, полностью спирально-винтовой двухрядной, либо биморфной: в начальной стадии спирально-винтовой двухрядной, а в поздней – однорядной; реже мономорфной полностью однорядной. Для представителей *Palaeotextularioidea* важные признаки устанавливаются в осевых сечениях. Осевое, или аксиальное, сечение – это плоскость, на которой располагается ось навивания и которая проходит параллельно плоскости двухрядного расположения камер. Осевое сечение позволяет установить общую форму раковины, строение ее стенки, характер септ и устья, форму камер и тенденцию к однорядности.

Строение стенки для представителей *Palaeotextularioidea* является признаком семейства. Различают однослойную тонко- или микрозернистую стенку, часто с включениями агглютинированного материала, и двухслойную, с внутренним стекловато-лучистым слоем. Стекловато-лучистый слой может быть развит в разной степени.

Септы, разделяющие камеры, бывают прямые (рис. 2, а) или в разной степени выпуклые (рис. 2, б), с утолщениями на концах, или могут иметь одинаковую толщину по всей длине. Они могут иметь разную длину: длинные – пересекают срединную линию (рис. 2, г), и короткие – не доходят до срединной линии (рис. 2, в). Камеры имеют различную форму и могут быть выпуклыми, округлыми (рис. 2, б) или плоскими (рис. 2, а).

Устье расположено в последней камере и может быть простым или ситовидным. По размеру отверстий устья и частоте их расположения среди ситовидных различают мелкоситовидное, грубоситовидное и др.

Диагностика видов *Palaeotextularioidea* в значительной степени зависит от абсолютных и относительных размеров раковины. Используются следующие измерения: 1) наибольшая длина – Д, и ширина раковины – Ш; 2) отношение ширины к длине – Ш : Д; 3) число камер в каждом ряду; 4) диаметр начальной камеры $d_{нк}$; 5) терминальный угол ТУ (угол, стороны которого соответствуют боковым сторонам раковины); 6) базальный угол БУ (угол, стороны которого описывают начальную камеру и первый оборот раковины); 7) отношение ТУ:БУ; 8) толщина стенки Т (рис. 3). Крупными считаются раковины длиной больше 1 мм, средними – от 0.5 до 1 мм, мелкими – меньше 0.5 мм.

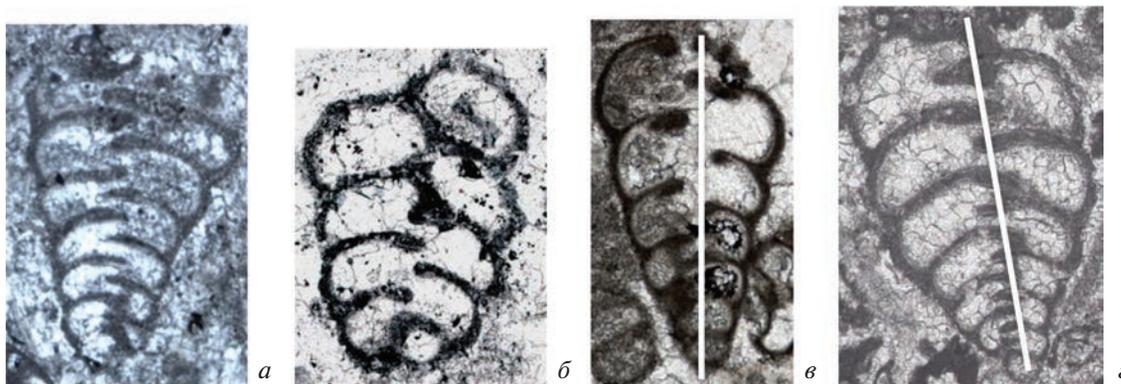


Рис. 2. Типы септ: *a* – прямые с утолщениями на концах (камеры уплощенные); *б* – изогнутые (камеры вздутые); *в* – короткие, не доходят до срединной линии; *г* – длинные, заходят за срединную линию. Белой линией показана срединная линия.

Важными признаками для диагностики видов являются форма раковины и очертания раковины в осевых сечениях. Раковина может быть слабо расширяющейся, с почти параллельными боковыми сторонами, либо постепенно расширяющейся, узкоклинновидной, клиновидной и ширококлиновидной формы. Слаборасширяющиеся раковины имеют значения терминального угла меньше 30° , базального угла – больше 110° . Узкоклинновидные раковины отличаются большими значениями терминального угла (30° – 40°) и меньшими значениями базального угла (80° – 100°). Клиновидная форма является переходной от узкоклинновидной к ширококлиновидной. Для нее характерны значения терминального угла 40° – 45° и базального – 100° – 125° . Ширококлинновидные раковины имеют терминальный угол больше 45° . На рис. 4 показан график зависимости значений терминального и базального углов; разными символами показаны разные виды, впервые описанные в статье. Полученные значения четко объединяют новые виды в несколько групп, различающихся формой раковины: первая группа (*Consobrinellopsis angustocuneata* sp. nov., *Koskinotextularia densissima* sp. nov., *Cribrostomum planocameratum* sp. nov.) – узкоклинновидные раковины, вторая группа (*K. tumidaeformis* sp. nov.) – клиновидные, третья (*Consobrinellopsis mstikhinensis* sp. nov., *Palaeotextularia cylindrica* sp. nov., *Cribrostomum alekseevi* sp. nov.) – слаборасширяющиеся.

Надсемейство *Palaeotextularioidea* Galloway, 1933 принимается нами (с исправлением авторства семейств вслед за: Vachard, 2016) в объеме семейств *Palaeotextulariidae* Galloway, 1933 и *Koskinobigeniidae* Loeblich et Tappan, 1984. Основным признаком, положенным в основу выделения семейств, является структура стенки. Представителям семейства *Koskinobigeniidae* свойственна

однослойная микрозернистая стенка, а семейство *Palaeotextulariidae* характеризуется двухслойной стенкой с наружным микрозернистым и внутренним стекловато-лучистым слоем. Признаками родового ранга являются тенденция к однорядности (есть или нет) и характер устья (оно может быть простым или ситовидным). Важные морфо-

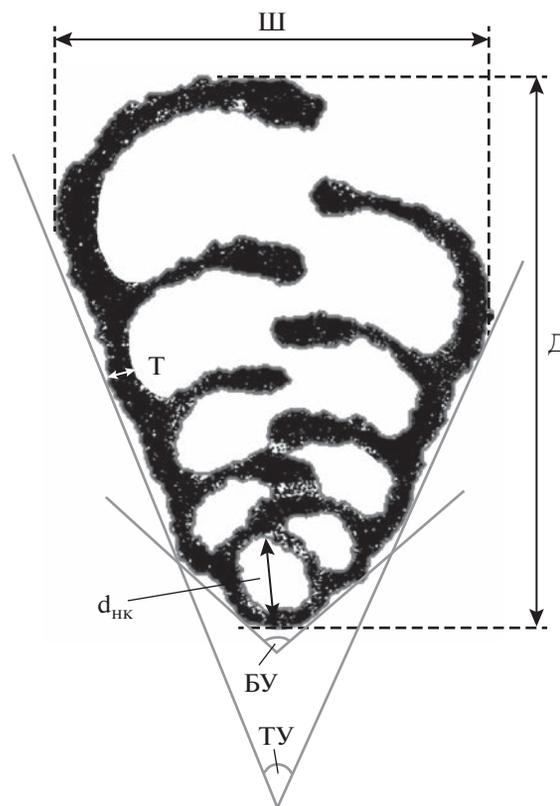


Рис. 3. Измерения раковины: Д – длина; Ш – ширина; $d_{нк}$ – диаметр начальной камеры; ТУ – терминальный угол; БУ – базальный угол; Т – толщина стенки.

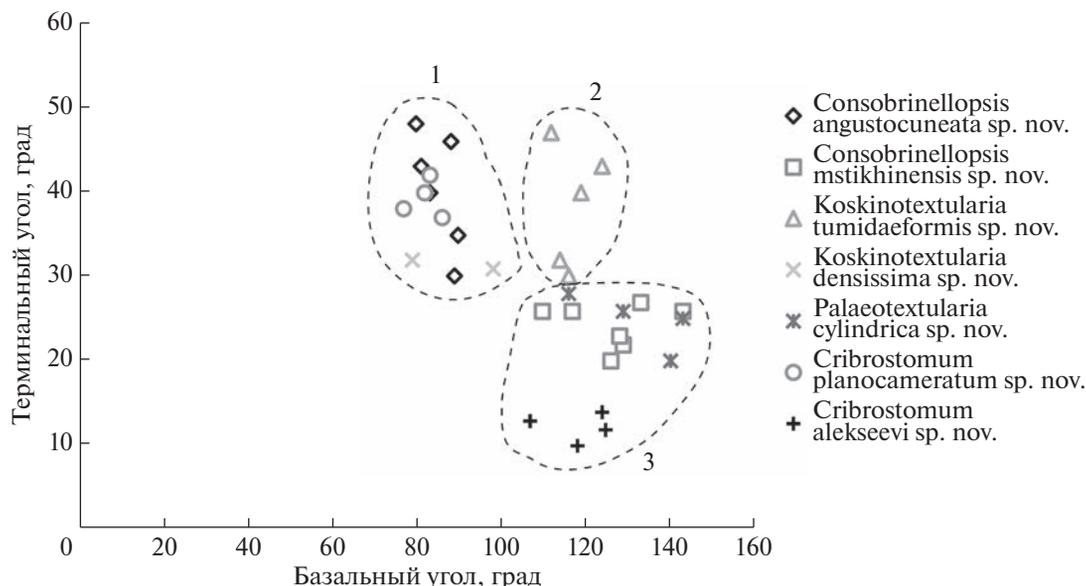


Рис. 4. График зависимости значений терминального угла и базального угла; разными символами показаны разные виды, описанные в статье. Пунктирными линиями обозначены выделенные группы: 1 – узкоклиновидные раковины, 2 – клиновидные, 3 – слаборасширяющиеся.

логические признаки палеотекстуляриоидей, такие как общая форма раковины, строение стенки, характер септ и устья, форма камер и тенденция к однорядности, надежно устанавливаются только в осевых сечениях. В раннем карбоне (Раузер-Черноусова и др., 1996) семейство Palaeotextulariidae было представлено родами Palaeotextularia Schubert, 1921; Climacammina Brady in Etheridge, 1873; Cribrostomum Moeller, 1879; Deckerellina Reitlinger, 1950 и Deckerella Cushman et Waters, 1928, а семейство Koskinobigeneriidae включает роды Consobrinellopsis Krainer et Vachard, 2014; Koskinobigenerina Eickhoff, 1968 и Koskinotextularia Eickhoff, 1968. В среднем карбоне (Раузер-Черноусова и др., 1996) появляются представители рода Cribrogenerina Schubert, 1908, а с позднего карбона (Раузер-Черноусова и др., 1996) фиксируется род Palaeobigenerina Galloway, 1933.

До работ Г. Айкхофф (Eickhoff, 1968) и Б. Маме и С. Пинара (Mamet, Pinard, 1992) роды Palaeotextularia, Cribrostomum и Climacammina объединяли в себе виды как с однослойной, так и с двухслойной стенкой. Впоследствии виды с однослойной стенкой были включены в состав родов Consobrinellopsis, Koskinotextularia и Koskinobigenerina соответственно.

В изученных разрезах выявлены представители шести родов (Palaeotextularia, Consobrinellopsis, Cribrostomum, Koskinotextularia, Climacammina и Koskinobigenerina) и 32 видов.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ
К Л А С С FORAMINIFERA
Н А Д О Т Р Я Д ENDOTHYROIDA
О Т Р Я Д PALAEOTEXTULARIIDA
Н А Д С Е М Е Й С Т В О PALAEOTEXTULARIOIDEA
GALLOWAY, 1933

СЕМЕЙСТВО KOSKINOBIGENERININAE LOEBLICH ET TAPPAN, 1984

Род *Consobrinellopsis* Krainer et Vachard, 2014

Consobrinellopsis angustocuneata Sakhnenko, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1–8 (см. вклейку)

Н а з в а н и е в и д а от *angustus* *лат.* – узкий и *cuneatus* *лат.* – клиновидный.

Г о л о т и п – ПИН, № 5863/1(7)-16, аксиальное сечение; Московская синеклиза, Калужская обл., д. Александровка, скв. 1, инт. 2.6–2.9 м, обр. 7, шл. 1/7(5); визейский ярус, веневский горизонт.

О п и с а н и е. Раковина средних размеров ($D = 0.60–0.87$ мм, $Ш = 0.40–0.58$ мм, $Ш : D = 0.60–0.74$), мноморфная, спирально-винтовая двухрядная, узкоклиновидная, равномерно и постепенно расширяющаяся ($ТУ = 35^{\circ}–40^{\circ}$, реже встречаются отклонения до 30° и 48°). Базальный угол $БУ = 80^{\circ}–90^{\circ}$, $ТУ : БУ = 0.34–0.59$. Периферический край у начальных оборотов слаболопастной, а у более поздних – лопастной. Начальная камера шарообразная, $d_{нк} = 0.079–0.114$ мм. Камеры округлые, по пять–семь в каждом ряду.

Септы пересекают срединную линию, выпуклые в сторону устья, с утолщениями на концах. Утолщения в два раза толще септы и занимают примерно треть септы. Устье простое базальное,

устьевая поверхность слабовыпуклая. Стенка однослойная микрозернистая, часто с включениями светлых агглютинированных частиц размером 0.006–0.032 мм, T = 0.015–0.036 мм.

Размеры и отношения:

Экземпляр	Д, мм	Ш, мм	Ш : Д	ТУ	БУ	ТУ : БУ	d _{нк} , мм	T, мм
№ 5863/1(7)-16 (голотип)	0.84	0.50	0.60	40°	83°	0.48	0.114	0.018–0.027
№ МСФ16(IV)/6	0.60	0.40	0.67	30°	89°	0.34	–	0.024
№ 5863/1(6)-12	0.62	0.45	0.73	40°	–	–	–	0.023–0.030
№ 5863/1(9)-13	0.78	0.58	0.74	48°	80°	0.59	–	0.015–0.028
№ 5863/1(10)-25	0.64	0.49	0.77	46°	88°	0.52	–	0.019–0.036
№ 5863/1(9)-30	0.85	0.52	0.61	43°	81°	0.53	0.079	0.020–0.035
№ 5863/6(5)-35	0.87	0.45	0.52	35°	90°	0.39	–	0.017–0.036

С р а в н е н и е. Узкоклиновидной формой раковины сходен с видами *C. consobrina* (Lipina, 1948), *C. consobrinaeformis* (Golubtsov, 1957) и *C. convexa* (Brazhnikova, 1956). От *C. consobrina* из верхневизейского подъяруса Московской, Калужской, Тульской и Самарской областей (Липина, 1948, с. 201, 202) отличается выпуклыми в сторону устья септами и округлыми камерами. У *C. consobrina* прямые септы и плоские камеры. От *C. consobrinaeformis* из алексинского и михайловского горизонтов Гомельской обл. (Голубцов, 1957, с. 125) отличается бóльшим числом камер и бóльшими размерами. *C. consobrinaeformis* имеет длину раковины Д = 0.43–0.66 мм, ширину Ш = 0.32–0.57 мм и четыре–пять камер в каждом ряду (преимущественно четыре). От *C. convexa* из иваницкой и порицкой свит визейского яруса Галицко-Волынской впадины (Бражникова и др., 1956, с. 47, 48), раковина которой расширяется вначале медленно, а с четвертой–пятой камеры более быстро, отличается равномерным ростом камер.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний карбон, визейский ярус, михайловский и веневский горизонты; Южное крыло Московской синеклизы.

М а т е р и а л. Семь экз.: два неполных аксиальных сечения (экз. №№ 5863/1(6)-12, 5863/1(10)-25), одно аксиальное сечение (экз. № 5863/1(7)-16) и два субаксиальных сечения (экз. №№ 5863/1(9)-13, 5863/1(9)-30) из веневского горизонта скв. 1 (д. Александровка); одно субаксиальное сечение (экз. № 5863/6(5)-35) из веневского горизонта скв. 6 (д. Александровка); одно субаксиальное сечение (экз. № МСФ16(IV)/6) из михайловского горизонта карьера Мстихино.

Consobrinellopsis mstikhinensis Sakhnenko, sp. nov.

Табл. I, фиг. 9–16

Н а з в а н и е вида – от д. Мстихино.

Г о л о т и п – МГУ, № МСФ16(1)/23, аксиальное сечение; Московская синеклиза, Калужская обл., карьер Мстихино, сл. 16, шл. 16-1-2; визейский ярус, михайловский горизонт.

О п и с а н и е. Раковина средних размеров (Д = 0.53–0.92 мм, Ш = 0.33–0.62 мм, Ш : Д = 0.59–0.72), мономорфная, спирально-винтовая двухрядная, медленно расширяющаяся, что обуславливает почти параллельное расположение боковых сторон раковины, ТУ = 20°–26°, БУ = 110°–143°, ТУ : БУ = 0.16–0.22. Начальная часть округлой формы, базальный угол тупой. Периферический край преимущественно лопастной у всех оборотов. Начальная камера крупная и шарообразная, d_{нк} = 0.107–0.191 мм. Камеры округлые, по четыре–пять в каждом ряду. Септы пересекают срединную линию, немного заходят за нее, выпуклые в сторону устья, с небольшими утолщениями на концах. Утолщения занимают примерно четверть длины септы и превышают толщину септы в полтора–два раза. Устье простое базальное. Устьевая поверхность выпуклая. Стенка однослойная микрозернистая, часто с включениями светлых агглютинированных частиц округлой, продолговатой и удлиненной формы разного размера (в среднем от 0.005 до 0.032, реже до 0.137); более крупные зерна часто встречаются на септах, T = 0.019–0.042.

Размеры и отношения:

Экземпляр	Д, мм	Ш, мм	Ш : Д	ТУ	БУ	ТУ : БУ	$d_{нк}$, мм	Т, мм
№ МСФ16(1)/23 (голотип)	0.82	0.54	0.66	27°	133°	0.20	0.107	0.019–0.037
№ Б3634/19	0.53	0.33	0.62	22°	129°	0.17	—	0.023–0.042
№ МСФ16(IV)/4	0.69	0.50	0.72	26°	143°	0.18	0.123	0.022–0.029
№ 5863/1(10)-27	0.82	0.48	0.59	23°	128°	0.18	—	0.020
№ Б3594/13	0.92	0.62	0.67	26°	117°	0.22	0.165	0.036
№ Б3606/18	0.68	0.47	0.69	20°	126°	0.16	0.191	0.027–0.036
№ Б3775/19	0.63	0.41	0.65	26°	110°	0.24	0.153	0.036–0.040

С р а в н е н и е. Новый вид отличается от всех известных видов рода слаборасширяющейся формой раковины и медленным ростом камер. Средними размерами и малым числом выпуклых камер сходен с *S. minima* (Lipina, 1948) из верхневизейского подъяруса Московской, Тульской и Самарской областей (Липина, 1948, с. 202, 203), однако у последнего вида ширококлиновидная форма раковины.

З а м е ч а н и я. Экз. №№ Б3606/18 и Б3775/19 по сравнению с другими имеют более крупную начальную камеру, диаметром 0.191 и 0.153 мм. Экз. № Б3594/13 имеет большие размеры раковины.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний карбон, визейский ярус, алексинский, михайловский и веневский горизонты; Южное крыло Московской синеклизы, Волго-Уральская антеклиза.

М а т е р и а л. Семь экз.: одно субаксиальное сечение (экз. № 5863/1(10)-27) из веневского горизонта скв. 1 (д. Александровка); два аксиальных сечения (экз. №№ МСФ16(IV)/4, МСФ16(1)/23) из михайловского горизонта карьера Мстихино; одно неполное субаксиальное сечение (экз. № Б3775/19) из алексинского горизонта, одно субаксиальное (экз. № Б3594/13) и одно аксиальное сечение (экз. № Б3606/18) из михайловского горизонта, и одно субаксиальное сечение (экз. № Б3634/19) из веневского горизонта скв. 1 Бузулукская.

Размеры и отношения:

Экземпляр	Д, мм	Ш, мм	Ш : Д	ТУ	БУ	ТУ : БУ	$d_{нк}$, мм	Т, мм
№ 5863/1(8)-10 (голотип)	0.66	0.55	0.83	40°	119°	0.34	0.158	0.027–0.030
№ 5863/1(8)-8	0.82	0.67	0.82	43°	124°	0.35	0.140	0.031–0.040
№ 5863/1(1)-34	0.96	0.73	0.76	47°	112°	0.42	0.204	0.032–0.049
№ 5863/1(1)-62	0.76	0.57	0.75	32°	114°	0.28	0.225	0.025–0.027
№ 5863/1(1)-67	0.70	0.55	0.79	30°	116°	0.26	0.250	0.021–0.024

Род *Koskinotextularia* Eickhoff, 1968

Koskinotextularia tumidaeformis Sakhnenko, sp. nov.

Табл. I, фиг. 22; табл. II, фиг. 6–10 (см. вклейку)

Н а з в а н и е вида от *tumidus lam.* — вздутый и форма *lam.* — форма.

Г о л о т и п — ПИН, № 5863/1(8)-10, аксиальное сечение; Московская синеклиза, д. Александровка, скв. 1, инт. 3.8–4.7 м, обр. 8, шл. 1/8(4); визейский ярус, веневский горизонт.

О п и с а н и е. Раковина средних размеров ($D = 0.66–0.96$ мм, $Ш = 0.55–0.73$ мм, $Ш : Д = 0.76–0.83$), мономорфная, спирально-винтовая двухрядная, клиновидной формы ($ТУ = 40°–47°$, реже $30°$), равномерно расширяющаяся. Начальная часть округлая, базальный угол тупой, $БУ = 112°–124°$, $ТУ : БУ = 0.26–0.42$. Периферический край у всех оборотов лопастной. Начальная камера крупная, шарообразная, $d_{нк} = 0.14–0.25$ мм. Камеры выпуклые и округлые, по три–пять в каждом ряду. Септы во всех оборотах доходят до срединной линии, выпуклые в сторону устья, с небольшими утолщениями на концах. Утолщения у большинства экземпляров занимают треть от всей длины септы и превышают толщину септы в полтора–два раза. Устье в начальной части раковины простое, а у одной или двух последних камер крупноситовидное — два–три крупных отверстия. Устьевая поверхность раковины сильно выпуклая. Стенка однослойная микрозернистая, с небольшим количеством светлых агглютинированных частиц размером $0.008–0.032$ мм, $T = 0.027–0.040$ мм.

Сравнение. Округлой начальной частью и сильно выпуклыми камерами сходен с *K. resurgens* (Lipina, 1948) из михайловского и веневского горизонтов Калужской и Самарской областей (Липина, 1948, с. 207, 208), но отличается от последнего вида крупноситовидным устьем (*K. resurgens* имеет мелкоситовидное устье, четыре–восемь маленьких отверстий) и малым числом камер.

З а м е ч а н и я. Новый вид формой раковины, размером, числом и формой камер, крупными размерами начальной камеры сходен с начальной частью раковины *Koskinobigenerina postprisca* (Brazhnikova et Vinnichenko in Brazhnikova et al., 1967) из левенцовского горизонта Голубовско-Ильичевской площади Днепровско-Донецкой впадины (Бражникова и др., 1967, с. 155, 156), но *K. postprisca* имеет хорошо развитую однорядную конечную часть.

Следует отметить, что экз. №№ 5863/1(1)-62 и 5863/1(1)-67 отличаются большими размерами начальной камеры и более цилиндрической формой раковины, фиксируемой по небольшим значениям терминального угла (32° и 30°) и тупого базального угла (114° и 116°).

М а т е р и а л. Пять экз.: четыре аксиальных сечения (экз. № 5863/1(8)-8, 5863/1(8)-10, 5863/1(1)-62, 5863/1(1)-67) и одно субаксиальное сечение (экз. № 5863/1(1)-34) из типового местонахождения.

Koskinotextularia densissima Sakhnenko, sp. nov.

Табл. II, фиг. 16–18

Н а з в а н и е вида от *densissimus* *лат.* — толстый, плотный.

Размеры и отношения:

Экземпляр	Д, мм	Ш, мм	Ш : Д	ТУ	БУ	ТУ : БУ	d _{нк} , мм	Т, мм
№ 5863/1(9)-19 (голотип)	1.58	0.94	0.60	32°	79°	0.39	0.11	0.060–0.098
№ 5863/1(8)-6	0.86	0.47	0.55	31°	98°	0.32	—	0.033–0.060

Сравнение. Крупными размерами, характером септ и устья, числом камер сходен с *K. sinuata* (Ivanova, 1972) из веневского и протвинского горизонтов Южного Урала (Иванова, 1972, с. 37, 38), но отличается более крупными размерами, узкоклинновидной формой раковины, более плоской формой камер и толстой стенкой.

М а т е р и а л. Два экз., аксиальные сечения (экз. №№ 5863/1(9)-19, 5863/1(8)-6) из типового местонахождения.

СЕМЕЙСТВО PALAEOTEXTULARIIDAE GALLOWAY, 1933

Род *Palaeotextularia* Schubert, 1921

Palaeotextularia cylindrica Sakhnenko, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1–5

Palaeotextularia longiseptata var. *crassa*: Липина, 1948, табл. IX, фиг. 11, non фиг. 9, 10.

Г о л о т и п — ПИН, № 5863/1(9)-19, аксиальное сечение; Московская синеклиза, д. Александровка, скв. 1, инт. 3.8–4.7 м, обр. 9, шл. 1/9(2); визейский ярус, веневский горизонт.

О п и с а н и е. Раковина средних и крупных размеров (Д = 0.86–1.58 мм, Ш = 0.47–0.94 мм, Ш : Д = 0.55–0.60), мономорфная, спирально-винтовая двухрядная, узко клиновидная (ТУ = 31°–32°, БУ = 79°–98°, ТУ : БУ = 0.32–0.39), равномерно расширяющаяся. Периферический край у первых четырех–пяти оборотов ровный, у последующих оборотов — лопастной. Начальная камера шарообразная, d_{нк} = 0.11 мм. Камер семь–восемь в каждом ряду, начальные три–четыре камеры имеют округлую форму, последующие — плоские. Септы на начальных оборотах пересекают срединную линию, а на последних оборотах — немного не доходят до нее; немного выпуклые в сторону устья или почти прямые, с небольшими утолщениями на концах. Утолщения занимают треть длины септы и превышают ее толщину менее чем в полтора раза. Устье в начальной части простое, у одной или двух последних камер крупноситовидное — в виде двух–трех крупных отверстий. Устьевая поверхность умеренновыпуклая. Стенка очень толстая, микрозернистая, со светлыми включениями агглютинированных частиц размером от 0.005 до 0.027 мм, сконцентрированных с внешней стороны; Т = 0.033–0.098 мм.

Н а з в а н и е вида от *cylindro* *лат.* — цилиндр.

Г о л о т и п — ПИН, № 5863/1(10)-32, аксиальное сечение; Московская синеклиза, д. Александровка, скв. 1, инт. 3.8–4.7 м, обр. 10, шл. 1/10(1); визейский ярус, веневский горизонт.

О п и с а н и е. Раковина средних и крупных размеров (Д = 0.70–1.08 мм, Ш = 0.45–0.72 мм, Ш : Д = 0.64–0.68), мономорфная, спирально-винтовая двухрядная, слаборасширяющаяся (ТУ = 20°–28°, ТУ : БУ = 0.14–0.24). Начальная часть раковины округлая, базальный угол тупой — БУ = 116°–143°. Периферический край лопастной у всех оборотов. Начальная камера шарообразная, средних размеров. Камеры плоские, пять–семь в каждом ряду. Септы пересекают срединную линию, немного выпуклые в сторону

устья, с небольшими утолщениями на концах. Утолщения занимают треть длины септы и превышают толщину септы менее чем в полтора раза. Устье простое базальное. Устьевая поверхность раковины немного выпуклая. Стенка двухслойная, $T = 0.019-0.038$ мм. Внешний слой темный микрозернистый с включениями светлых агглю-

тированных частиц размером от 0.006 до 0.013 мм, на септах встречаются более крупные зерна до 0.046 мм. Внутренний слой стекловато-лучистый, хорошо развит, отмечается и в боковых частях камер, и на внутренней поверхности септ. Толщина стекловато-лучистого слоя составляет примерно половину общей толщины стенки.

Размеры и отношения:

Экземпляр	Д, мм	Ш, мм	Ш:Д	ТУ	БУ	ТУ : БУ	T, мм
№ 5863/1(10)-32 (голотип)	0.75	0.50	0.67	28°	116°	0.24	0.021–0.033
№ А33/11	1.08	0.72	0.67	25°	143°	0.17	0.023–0.030
№ 5863/71(19)-19	0.70	0.45	0.64	20°	140°	0.14	0.019–0.038
№ 5863/1(1)-57	0.75	0.51	0.68	26°	129°	0.20	0.022–0.030

С р а в н е н и е. Средними размерами, числом камер, длинными септами, плоскими камерами новый вид близок к *P. longiseptata* Lipina, 1948 из верхневизейского подъяруса Московской, Тульской и Самарской областей (Липина, 1948, с. 199), но отличается от него слабо расширяющейся формой раковины и округлой начальной частью раковины. В свою очередь, *P. longiseptata* имеет клиновидную, равномерно расширяющуюся форму раковины.

З а м е ч а н и я. Экземпляр, изображенный Липиной (1948) на табл. IX, фиг. 11, сильно отличается от голотипа и остальных экземпляров *P. longiseptata crassa* Lipina, 1948 слаборасширяющейся, а не клиновидной формой раковины. Данный экземпляр формой раковины, размерами, характером камер, септ и стенки сходен с раковинами, относящимися к выделяемому нами виду *P. cylindrica* sp. nov.

Экз. № А33/11 отличается от остальных большими размерами раковины (1.08 мм). Голотип (экз. № 5863/1(10)-32) отличается от других меньшими значениями базального угла (116°).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний карбон, визейский ярус, веневский горизонт; Южное крыло Московской синеклизы, Волго-Уральская антеклиза.

М а т е р и а л. Четыре экз. из веневского горизонта: одно аксиальное (экз. № 5863/1(10)-32) и одно субаксиальное сечение (экз. № 5863/1(1)-57) из скв. 1 (д. Александровка); одно субаксиальное сечение (экз. № 5863/71(19)-19) из скв. 71 (д. Александровка); одно субаксиальное сечение (экз. № А33/11) из скв. 4689 Азнакаево.

Под *Cribrostomum* Moeller, 1879

Cribrostomum planocameratum Sakhnenko, sp. nov.

Табл. II, фиг. 11–15

Н а з в а н и е вида от *planus* *лат.* – плоский и *camera* *лат.* – камера.

Г о л о т и п – ВНИГНИ, № Б3556/9, аксиальное сечение; Волго-Уральская антеклиза, Бузулукская впадина, скв. 1 Бузулукская, инт. 2499.1–2501 м, шл. 556; визейский ярус, михайловский горизонт.

О п и с а н и е. Раковина средних размеров ($D = 0.75-1.04$ мм, $Ш = 0.54-0.76$ мм, $Ш : Д = 0.69-0.78$), мономорфная, спирально-винтовая двухрядная, узкоклиновидной формы ($ТУ = 37°-42°$, $ТУ : БУ = 0.43-0.51$). Базальный угол острый, $БУ = 77°-86°$. Периферический край преимущественно слаболопастной. Начальная камера шаурообразная, $d_{нк} = 0.071-0.089$ мм. Камеры плоские, шесть–семь в каждом ряду. Септы пересекают срединную линию и в начальной части, и в последних камерах; немного выпуклые в сторону устья, с утолщениями на концах, которые занимают половину или треть всей длины септы. Утолщения превышают толщину септы в полтора–два раза. Устье ситовидное в одной или двух последних камерах в виде двух–четырех отверстий. Устьевая поверхность выпуклая. Стенка двухслойная, $T = 0.015-0.044$ мм. Внешний слой темный микрозернистый с небольшим количеством включений светлых агглютинированных частиц размером от 0.005 до 0.021 мм. Внутренний слой стекловато-лучистый, присутствует во всех камерах, наибольшую толщину имеет на внешних стенках камер, редко заходит на внутреннюю поверхность септ. Толщина стекловато-лучистого слоя обычно не более трети толщины стенки, редко составляет половину толщины стенки.

Размеры и отношения:

Экземпляр	Д, мм	Ш, мм	Ш : Д	ТУ	БУ	ТУ : БУ	d _{нк} , мм	Т, мм
№ Б3556/9 (голотип)	0.75	0.54	0.72	42°	83°	0.51	0.071	0.015–0.037
№ МЛ1311/4	0.76	0.59	0.78	40°	82°	0.49	–	0.019–0.036
№ МЛ483/29	0.83	0.57	0.69	38°	77°	0.49	0.086	0.027–0.044
№ 5863/1(1)-73	1.04	0.76	0.73	37°	86°	0.43	0.089	0.033–0.041

С р а в н е н и е. Отличительными признаками нового вида являются длинные септы, которые пересекают срединную линию и в начальной части, и в последних оборотах. Плоскими камерами и характером устья сходен с *C. sandalensis* Poyarkov, 1979 из визейского яруса (лона *Forschiella prisca* и *Bradyina rotula*) разреза Сандаль (Южная Фергана) (Поярков, Скворцов, 1979, с. 22, 23), но отличается более крупными размерами и более длинными септами. *C. sandalensis* в последних оборотах имеет короткие, не достигающие до срединной линии септы; средняя длина раковины 0.615–0.795 мм.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний карбон, визейский ярус, алексинский, михайловский и веневский горизонты; Южное крыло Московской синеклизы, Волго-Уральская антеклиза.

М а т е р и а л. Четыре экз.: одно субаксиальное сечение (экз. № 5863/1(1)-73) из веневского горизонта скв. 1 (д. Александровка); одно аксиальное сечение (экз. № Б3556/9) из михайловского горизонта скв. 1 Бузулукская; одно неполное аксиальное сечение (экз. № МЛ1311/4) из алексинского горизонта и одно субаксиальное сечение (экз. № МЛ483/29) из нижнесерпуховского подъяруса скв. 1 Мелекесская.

Cribrostomum alekseevi Sakhnenko, sp. nov.

Табл. I, фиг. 17–21

Н а з в а н и е вида – в честь палеонтолога, проф. МГУ А.С. Алексеева.

Размеры и отношения:

Экземпляр	Д, мм	Ш, мм	Ш : Д	ТУ	БУ	ТУ : БУ	d _{нк} , мм	Т, мм
№ 5863/1(1)-38 (голотип)	1.70	0.68	0.40	13°	107°	0.12	0.073	0.046–0.590
№ 5863/1(1)-64	1.54	0.54	0.35	10°	118°	0.08	0.056	0.064
№ А337/7	1.05	0.49	0.47	14°	124°	0.11	–	0.031–0.052
№ 5863/39(8.5)-1	1.20	0.47	0.39	12°	125°	0.09	–	0.036–0.046

С р а в н е н и е. Округлыми камерами, лопастным периферическим краем, слабовыпуклыми по направлению роста септами с утолщениями на концах, характером стенки и устья сходен с *C. fog-*

Г о л о т и п – ПИН, № 5863/1(1)-38, аксиальное сечение; Московская синеклиза, д. Александровка, скв. 1, инт. 0.6–1.0 м, обр. 1, шл. 1/1(2); визейский ярус, веневский горизонт.

О п и с а н и е. Раковина крупная (Д = 1.05–1.70 мм, Ш = 0.47–0.68 мм, Ш : Д = 0.35–0.47), мономорфная, спирально-винтовая двухрядная, почти совсем не расширяющаяся с почти параллельными боковыми сторонами (ТУ = 10°–14°, ТУ : БУ = 0.08–0.12). Начальная часть округлая, базальный угол тупой, БУ = 107°–125°. Периферический край лопастной у всех оборотов. Начальная камера шарообразная, d_{нк} = 0.056–0.073 мм. Камеры округлые, по семь–восемь в каждом ряду. Септы пересекают срединную линию, слабо выпуклые в сторону устья в начальной части и более выпуклые в последней части, с массивными утолщениями на концах, которые занимают половину длины септы. Утолщения превышают толщину септы почти вдвое. Устье ситовидное в одной или двух последних камерах, в виде двух–трех отверстий. Устьева поверхность раковины выпуклая. Стенка двухслойная, Т = 0.031–0.064 мм. Внешний слой темный микрозернистый, часто почти без включений агглютинированных частиц. Агглютинированные частицы размером от 0.008 до 0.021 мм. Стеклогато-лучистый слой присутствует во всех камерах, наблюдается преимущественно на внешних стенках камер, редко заходит на внутреннюю поверхность септ. Толщина стеклогато-лучистого слоя обычно не более половины толщины стенки.

tis Durkina, 1959 из михайловского горизонта Сойво-Вычегородского и Средне-Печорского районов (Дуркина, 1959, с. 218, 219), отличаясь почти не расширяющейся раковиной с почти па-

раллельными боковыми сторонами и меньшим числом камер (до 11 камер в каждом ряду). *S. fortis* имеет узко клиновидную форму раковины, постепенно увеличивающиеся в размерах камер.

Распространение. Нижний карбон, визейский ярус, михайловский и веневский горизонты; серпуховский ярус, тарусский горизонт (?); Московская синеклиза, Волго-Уральская антеклиза.

Материал. Четыре экз.: одно субаксиальное сечение (экз. № А337/7) из михайловского горизонта скв. 4689 Азнакаево, одно аксиальное (экз. № 5863/1(1)-38) и одно субаксиальное сечение (экз. № 5863/1(1)-64) из веневского горизонта скв. 1 (д. Александровка), одно субаксиальное сечение (экз. № 5863/39(8.5)-1) из тарусского (?) горизонта скв. 39.

Автор выражает благодарность Д.А. Мамонтову и А.С. Алексееву за предоставленный материал, А.С. Алексееву и Н.Б. Гибшман за прочтение рукописи и ценные замечания, Е.Л. Зайцевой за помощь в подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бражникова Н.Е., Вакарчук Г.И., Вдовенко М.В. и др.* Микрофаунистические маркирующие горизонты каменноугольных и пермских отложений Днепровско-Донецкой впадины. Киев: Наук. думка, 1967. 224 с.
- Бражникова Н.Е., Ищенко А.М., Ищенко Т.А. и др.* Фауна и флора каменноугольных отложений Галицийско-Волынской впадины. Киев: Изд-во АН УССР, 1956. 410 с.
- Габдуллин Р.Р., Бершов А.В., Самарин Е.Н. и др.* Циклическая и секвентно-стратиграфическая характеристика визейско-серпуховских отложений на юге Московской синеклизы // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4: Геол. 2018. № 4. С. 30–41.
- Гатовский Ю.А., Полянский Б.В., Пекин А.А.* Верхнедевонские и нижнекаменноугольные отложения юго-запада Московской синеклизы по данным бурения Александровской скважины (Калужская область) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4: Геол. 2011. № 1. С. 44–51.
- Гибшман Н.Б., Гаторова А.В.* Palaeotextulariida Hohenegger et Pillet, 1975 (Foraminifera) поздневизейского (нижний карбон) Подмосковского бассейна // Современная микропалеонтология. Сб. трудов XVI Всеросс. микропалеонтол. совещ. Калининград, 2015. С. 195–198.
- Голубцов В.К.* Стратиграфия и фораминиферы визейского яруса Припятского прогиба // Палеонтология и стратиграфия БССР. Сб. II. Минск: АН БССР, 1957. С. 44–191.
- Губарева В.С.* Волго-Уральская нефтегазоносная провинция // Справочник по стратиграфии нефтегазоносных провинций СССР. М.: Недра, 1987. С. 25–54.
- Девигенталь В.В., Золотова В.П., Лядова Р.А., Ракишин П.П.* Нижне- и среднекаменноугольные отложения среднего течения р. Вишеры (разрез “Акчим”) // Стратиграфия, фузулиниды и миоспоры карбона Урала. Сб. статей. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. С. 24–36.
- Дуркина А.В.* Фораминиферы нижнекаменноугольных отложений Тимано-Печорской провинции // Микрофауна СССР. Сб. X. Л.: Гостоптехиздат, 1959. С. 132–389 (Тр. ВНИГРИ. Вып. 136).
- Дуркина А.В.* Фораминиферы серпуховского яруса Тимано-Печорской провинции. СПб.: ВСЕГЕИ, 2002. 198 с.
- Зайцева Е.Л.* Особенности распределения фораминифер в верхнедевонских и нижнекаменноугольных отложениях осевой зоны Усть-Черемшанского палеопргиба (Мелекесская впадина) // Ломоносовские чтения 2014. Науч. конф. Секция геол., Подсекция палеонтол.: Москва, 17 апреля 2014 г. Сб. тезисов докладов. М.: МГУ, 2014.
- Зайцева Е.Л., Кононова Л.И., Фортунатова Н.К. и др.* Новые данные по стратиграфии верхнедевонских и нижнекаменноугольных отложений Мелекесской опорной скважины (Волго-Уральская область) // Палеострат-2015. Годиич. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. Москва, 26–28 января 2015. Прогр. и тез. докл. / Ред. Алексеев А.С. М.: ПИН РАН, 2015. С. 34–36.
- Иванова Р.М.* Фациальные сообщества фораминифер и водорослей визейского бассейна на восточном склоне Южного Урала // Стратиграфия и фораминиферы нижнего карбона Урала. Свердловск: Изд-во АН СССР Уральский филиал, 1972. С. 20–35 (Тр. Ин-та геол. и геохим. УФ АН СССР. Вып. 101).
- Каменноугольные отложения Волго-Уральской нефтегазоносной провинции / Ред. Алиев М.М., Яриков Г.М., Хачатрян Р.О. М.: Недра, 1975. 262 с.
- Каменноугольные отложения Волго-Уральской нефтеносной области. Матер. к изучению каменноугольных отложений Волго-Уральской нефтеносной области / Ред. Семихатова С.В. М.: Гостоптехиздат, 1959. 208 с.
- Китаев П.М., Шестакова М.Ф., Горбунова М.К.* Характеристика нижнекаменноугольных отложений в разрезе “Четыре брата” // Стратиграфия, фузулиниды и миоспоры карбона Урала. Сб. статей. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. С. 37–42.
- Липина О.А.* Текстулярииды верхней части нижнего карбона южного крыла Подмосковского бассейна // Стратиграфия и фораминиферы нижнего карбона Русской платформы и Приуралья. М.: Изд-во АН СССР, 1948. С. 196–216 (Тр. ИГН. Геол. серия. Вып. 62. № 19).
- Малахова Н.П.* Фораминиферы известняков р. Шартымки на Южном Урале // Сборник по вопросам стратиграфии. М.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 26–71 (Тр. Горно-геол. ин-та Уральск. фил-ла АН СССР. Вып. 24. № 3).
- Малахова Н.П.* Стратиграфия нижнекаменноугольных отложений Северного и Среднего Урала по фауне фораминифер (визейский ярус) // Тр. Горно-геол. ин-та Уральск. фил-ла АН СССР. 1960. Вып. 52. 111 с.

- Малахова Н.П.* Новый род фораминифер из визейских отложений восточного склона Южного Урала // Новые миоспоры, фораминиферы, остракоды и конодонты палеозоя и мезозоя Урала. Сб. по вопросам стратиграфии. Свердловск: Изд-во АН СССР Уральск. фил.-л., 1975. С. 36–56 (Тр. Ин-та геол. и геохим. УФ АН СССР. Вып. 119. № 24).
- Меллер В.И.* Фораминиферы каменноугольного известняка России // Матер. для геологии России. 1880. Т. 9. С. 1–182.
- Миняева Е.Г.* Расширенное обоснование границы тульского и алексинского горизонтов Волго-Уральской нефтегазоносной провинции по фораминиферам // Фауна и стратиграфия палеозоя Русской платформы. М.: Недра, 1969. С. 196–207 (Тр. ВНИГНИ. Вып. 93).
- Нефтегазоносные и перспективные комплексы центральных и восточных областей Русской платформы. Т. III / Ред. Семихатова С.В., Рыжева А.А. Л.: Недра, 1970. 264 с.
- Нижний карбон Московской синеклизы и Воронежской антеклизы. М.: Наука, 1993. 217 с.
- Постоялко М.В.* К вопросу о границе нижнего и среднего карбона на Среднем Урале // Границы биостратиграфических подразделений карбона Урала: Сб. научн. трудов. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 71–92.
- Поярков Б.В., Скворцов В.П.* О методике выделения локаэпифор и локабиозон (на примере нижнего карбона Тянь-Шаня) // Палеонтология и стратиграфия Дальнего Востока. Владивосток, 1979. С. 5–27.
- Раузер-Черноусова Д.М., Беляев Г.М., Рейтлингер Е.А.* Верхнепалеозойские фораминиферы Печорского края // Тр. Полярной комиссии. 1936. Вып. 36. С. 159–232.
- Раузер-Черноусова Д.М., Бениш Ф.Р., Вдовенко М.В. и др.* Справочник по систематике фораминифер палеозоя (эндотироиды, фузулиноиды). М.: Наука, 1996. 207 с.
- Рейтлингер Е.А.* Фораминиферы среднекаменноугольных отложений центральной части Русской платформы (исключая сем. Fusulinidae) // Тр. ИГН. Геол. серия. 1950. Вып. 126. № 47. С. 1–128.
- Сахненко К.В., Зайцева Е.Л., Гибшман Н.Б.* Палеотекстулярииды (Foraminifera) из верхневизейских отложений Волго-Уральской области и Подмосковского бассейна // Сб. тезисов Междунар. стратигр. конф. Головкинского, 2019 “Осадочные планетарные системы позднего палеозоя: стратиграфия, геохронология, углеводородные ресурсы” (24–28 сентября 2019 г.). Казань: Изд-во КФУ, 2019. С. 234–235.
- Сахненко К.В., Зайцева Е.Л., Гибшман Н.Б.* Значение фораминифер надсемейства Palaotextularioidea для стратиграфии и палеобиогеографии нижнего карбона Евразии // Проблемы региональной геологии Северной Евразии. Матер. конф. М.: МГРИ-РГГРУ, 2020. С. 101–104.
- Соловьева М.Ф.* О границе нижнего и среднего карбона на Новой Земле // Палеонтология и биостратиграфия. Л.: НИИГА, 1969. С. 5–15 (Учен. записки НИИГА. Вып. 28).
- Соснина М.И., Никитина А.П.* Каменноугольные фораминиферы Приморья // Стратиграфия и палеонтология карбона. Л.: ВСЕГЕИ, 1976. С. 16–69.
- Щербакова М.В., Кутаев П.М., Бурьлова Р.В.* Характеристика каменноугольных отложений северной части Кизеловского района // Стратиграфия, фузулиниды и миоспоры карбона Урала. Сб. статей. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. С. 43–62.
- Alekseeva T.V., Alekseev A.O., Gubin S.V. et al.* Palaeoenvironments of the Middle–Late Mississippian Moscow Basin (Russia) from multiproxy study of palaeosoils and palaeo-carbonates // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2016. V. 450. P. 1–16.
- Brenckle P.L.* Late Viséan (Mississippian) calcareous microfossils from the Tarim Basin of Western China // J. Foramin. Res. 2004. V. 34. № 2. P. 144–164.
- Conil R., Groessens E., Laloux M. et al.* Carboniferous guide Foraminifera, corals and conodonts in the Franco-Belgian and Campine basins: their potential for widespread correlation // Intercontinental correlation and division of the Carboniferous System / Eds Brenckle P.L., Manger W.L. Frankfurt: Senckenb. Natur. Ges., 1990. P. 15–30 (Cour. Forsch. Inst. Senckenb. V. 130).
- Conil R., Lys M.* Matériaux pour l'étude micropaléontologique du Dinantien de la Belgique et de la France (Avesnois) // J. Foramin. Res. 1964. V. 22. 296 p.
- Cozar P., Medina-Varea P., Somerville I.D. et al.* Foraminifera and conodonts from the late Viséan to early Bashkirian succession in the Saharan Tindouf Basin (southern Morocco): biostratigraphic refinements and implication for correlation in the western Palaeotethys // Geol. J. 2014. V. 49. № 3. P. 271–302.
- Cummings R.H.* Revision of the Upper Palaeozoic Textulariid Foraminifera // Micropaleontology. 1956. V. 2. № 3. P. 201–242.
- Cushman J.A., Waters J.A.* The development of Climacamina and its allies in the Pennsylvanian of Texas // J. Paleontol. 1928. V. 2. № 2. P. 119–130.
- Eichwald C.E.* Lethaea rossica, ou Paléontologie de la Russie. 1-er vol. Ancienne période. Stuttgart: Librairie de E. Schweizerbart, 1859. 1657 p.
- Eickhoff G.* Neue Textularien (Foraminifera) aus dem Waldecker Unterkarbon // Paläontol. Z. 1968. Bd 42. S. 162–178.
- Galloway J.J.* A manual of Foraminifera. Bloomington: Principia Press, 1933. 483 p.
- Groves J.R., Wang Y., Qi Y. et al.* Foraminiferal biostratigraphy of the Viséan–Serpukhovian (Mississippian) boundary interval at slope and platform sections in southern Gizhou (South China) // J. Paleontol. 2012. V. 86. P. 753–774.
- Hance L., Hou H., Vachard D.* Upper Famennian to Viséan Foraminifera and some carbonate Microproblematica from South China – Hunan, Guangxi and Guizhou. Beijing: Beijing Geol. Publ. House, 2011. 359 p.
- Kabanov P.B., Alekseev A.S., Gibshman N.B. et al.* The upper Viséan–Serpukhovian in the type area for the Serpukhovian Stage (Moscow Basin, Russia): Pt 1. Sequences, disconformities, and biostratigraphic summary // Geol. J. 2016. V. 51. № 2. P. 163–194.
- Krainer K., Vachard D.* Late Viséan (MFZ14) foraminifera and algae from the Kirchbach Limestone (Carnic Alps, Austria) and geological implications // Facies. 2014. V. 61. № 1. P. 1–23.
- Lee J.S., Chen S., Chu S.* The Huanglung Limestone and its fauna // Mem. Nat. Res. Inst. Geol. 1930. № 9. P. 85–143.

- Mamet B., Pinard S.* Note sur la taxonomie des petits foraminifères du Paléozoïque supérieur // *Bull. Soc. Belg. Géol.* 1992. V. 99. № 3/4. P. 373–398.
- Mamontov D.A., McLean D., Orlova O.A., Gavrilova O.A.* Maiaspora: a new miospore genus with enigmatic sculpture from the late Viséan of European Russia // *Papers in Palaeontol.* 2021. V. 7. № 1. P. 263–306.
- Mamontov D.A., Zaytseva E.L., Orlova O.A.* New data on the biostratigraphy of Upper Viséan (Mikhailovian) deposits from the Mstikhino quarry (Kaluga region) based on the miospores and foraminifers // *The Golden Anniversary Meeting of AASP – Palynological Society – CIMP – TMS.* Keyworth, Nottingham: Brit. Geol. Survey, 2017. P. 42–43.
- Möller V. Von.* Die spiral-gewundenen Foraminiferen des russischen Kohlenkalks // *Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Petersbourg.* 1879. V. 25. № 9. 147 p.
- Loeblich A.R., Tappan H.* Suprageneric classification of the Foraminiferida (Protozoa) // *Micropaleontology.* 1984. V. 30. № 1. P. 1–70.
- Loeblich A.R., Tappan H.* Foraminiferal Genera and their Classification. N.Y.: Van Nostrand Reinhold Co., 1987. 970 p.
- Okimura Y.* Carboniferous palaeotextulariid foraminifers from the Akiyoshi Limestone Group, Southwest Japan // *J. Sci. Hiroshima Univ.* 1967. Ser. C. V. 5. № 3. P. 255–266.
- Sheng Q., Wang X., Brenckle P., Huber B.T.* Serpukhovian (Mississippian) foraminiferal zones from the Fenghuangshan section, Anhui Province, South China: implications for biostratigraphic correlations // *Geol. J.* 2018. V. 53. P. 45–57.
- Somerville I.D.* Biostratigraphic zonation and correlation of Mississippian rocks in Western Europe: some case studies in the late Viséan/Serpukhovian // *Geol. J.* 2008. V. 43. P. 209–240.
- Vachard D.* Macroevolution and biostratigraphy of Paleozoic foraminifers // *Stratigraphy and Timescales V. 1* / Ed. Montenari M. Elsevier, 2016. P. 257–323.
- Vdovenko M.V.* Atlas of Foraminifera from the Upper Viséan and Lower Serpukhovian (Lower Carboniferous) of the Donets Basin (Ukraine) // *Abh. Berichte für Naturkunde.* 2000. № 23. P. 93–178.
- Zandkarimi K., Vachard D., Cozar P. et al.* New data on the Late Viséan–Late Serpukhovian foraminifers of northern Alborz, Iran (biostratigraphic implications) // *Rev. Micropaléontol.* 2017. № 60. P. 257–278.
- Zaytseva E., Sakhnenko K.* Late Viséan (Mississippian) foraminiferal faunas from the Volga-Ural Region (East European Platform) // *Proc. Kazan Golovkinsky Stratigr. Meeting 19–23 September 2017, Kazan, Russia. Advances in Devonian, Carboniferous and Permian Research: Stratigraphy, Environments, Climate and Resources.* Bologna: Filoderitto, 2018. P. 239–246.
- Zaytseva E.L., Sakhnenko K.V.* Facial features of the distribution of Late Viséan Foraminifers in the Volga–Ural Region // *Paleontol. J.* 2019. V. 53. № 9. P. 82–86.

Объяснение к таблице I

Фиг. 1–8. *Consobrinellopsis angustocuneata* sp. nov.; Московская синеклиза, южное крыло, верхневизейский подъярус: 1 – экз. МГУ, № МСФ16(IV)/6, субаксиальное сечение; карьер Мстихино, сл. 16, шл. 16 (IV)-1-2; михайловский горизонт; 2–8 – веневский горизонт: 2–7 – скв. 1 (д. Александровка); 2 – экз. ПИН, № 5863/1(6)-12, неполное аксиальное сечение, инт. 2.3–2.6 м, шл. 1/6(3); 3 – экз. ПИН, № 5863/1(10)-25, неполное аксиальное сечение, инт. 3.8–4.7 м, шл. 1/10(1); 4 – экз. ПИН, № 5863/1(9)-13, субаксиальное сечение, инт. 3.8–4.7 м, шл. 1/9(8); 5 – экз. ПИН, № 5863/1(9)-30, субаксиальное сечение, инт. 3.8–4.7 м, шл. 1/9(3); 6, 7 – голотип ПИН, № 5863/1(7)-16, аксиальное сечение, инт. 2.6–2.9 м, шл. 1/7(5); 8 – экз. ПИН, № 5863/6(5)-35, субаксиальное сечение; скв. 6 (д. Александровка), инт. 29.2–30.0 м, шл. 6/5(6).

Фиг. 9–16. *Consobrinellopsis mstikhinensis* sp. nov.: 9–12 – Волго-Уральская область, Бузулукская впадина, скв. 1 Бузулукская; верхневизейский подъярус: 9 – экз. ВНИГНИ, № Б3634/19, субаксиальное сечение; инт. 2418.4–2428.0 м, шл. 634; веневский горизонт; 10 – экз. ВНИГНИ, № Б3775/19, субаксиальное сечение; инт. 2488.3–2584 м, шл. 775; алексинский горизонт; 11 – экз. ВНИГНИ, № Б3606/18, аксиальное сечение; инт. 2447–2452 м, шл. 606; михайловский горизонт; 12 – экз. ВНИГНИ, № Б3594/13, субаксиальное сечение; инт. 2463.2–2463.5 м, шл. 594; михайловский горизонт; 13–16 – Московская синеклиза, южное крыло; 13–15 – аксиальные сечения; карьер Мстихино, сл. 16; верхневизейский подъярус, михайловский горизонт: 13, 14 – голотип МГУ, № МСФ16(1)/23, шл. 16-1-2; 15 – экз. МГУ, № МСФ16(IV)/4, шл. 16 (IV)-1-1; 16 – экз. ПИН, № 5863/1(10)-27, субаксиальное сечение; скв. 1 (д. Александровка), инт. 3.8–4.7 м, шл. 1/10(1); верхневизейский подъярус, веневский горизонт.

Фиг. 17–21. *Cribrostomum alekseevi* sp. nov.: 17 – экз. ВНИГНИ, № А337/7, субаксиальное сечение; Волго-Уральская область, южный купол Татарского свода, скв. 4689 Азнакаево, инт. 1083–1089 м, шл. 37; верхневизейский подъярус, михайловский горизонт; 18 – экз. ПИН, № 5863/39(8,5)-1, субаксиальное сечение; Московская синеклиза, южное крыло, Серпуховский р-н, долина р. Оки, скв. 39, пл. 8.5 м, шл. 39(8.5); нижнесерпуховский подъярус, тарусский (?) горизонт; 19–21 – Московская синеклиза, южное крыло, скв. 1 (д. Александровка), инт. 0.6–1.0 м; верхневизейский подъярус, веневский горизонт: 19 – экз. ПИН, № 5863/1(1)-64, субаксиальное сечение; шл. 1/1(4); 20, 21 – голотип ПИН, № 5863/1(1)-38, аксиальное сечение; шл. 1/1(2).

Фиг. 22. *Koskinotextularia tumidaeformis* sp. nov., экз. ПИН, № 5863/1(1)-62, аксиальное сечение; Московская синеклиза, южное крыло, скв. 1 (д. Александровка), инт. 0.6–1.0 м, шл. 1/1(3); верхневизейский подъярус, веневский горизонт.

Длина масштабной линейки 0.1 мм.

Объяснение к таблице II

Фиг. 1–5. *Palaeotextularia cylindrica* sp. nov.: 1–4 – Московская синеклиза, южное крыло, верхневизейский подъярус, веневский горизонт: 1–3 – скв. 1 (д. Александровка): 1 – экз. ПИН, № 5863/1(1)-57, субаксиальное сечение, инт. 0.6–1.0 м, шл. 1/1(1); 2, 3 – голотип ПИН, № 5863/1(10)-32, аксиальное сечение, инт. 3.8–4.7 м, шл. 1/10(1); 4 – экз. ПИН, № 5863/71(19)-19, субаксиальное сечение; скв. 71 (д. Александровка), инт. 23.4–27.4 м, шл. 71-19(2); 5 – экз. ВНИГНИ,

Таблица I

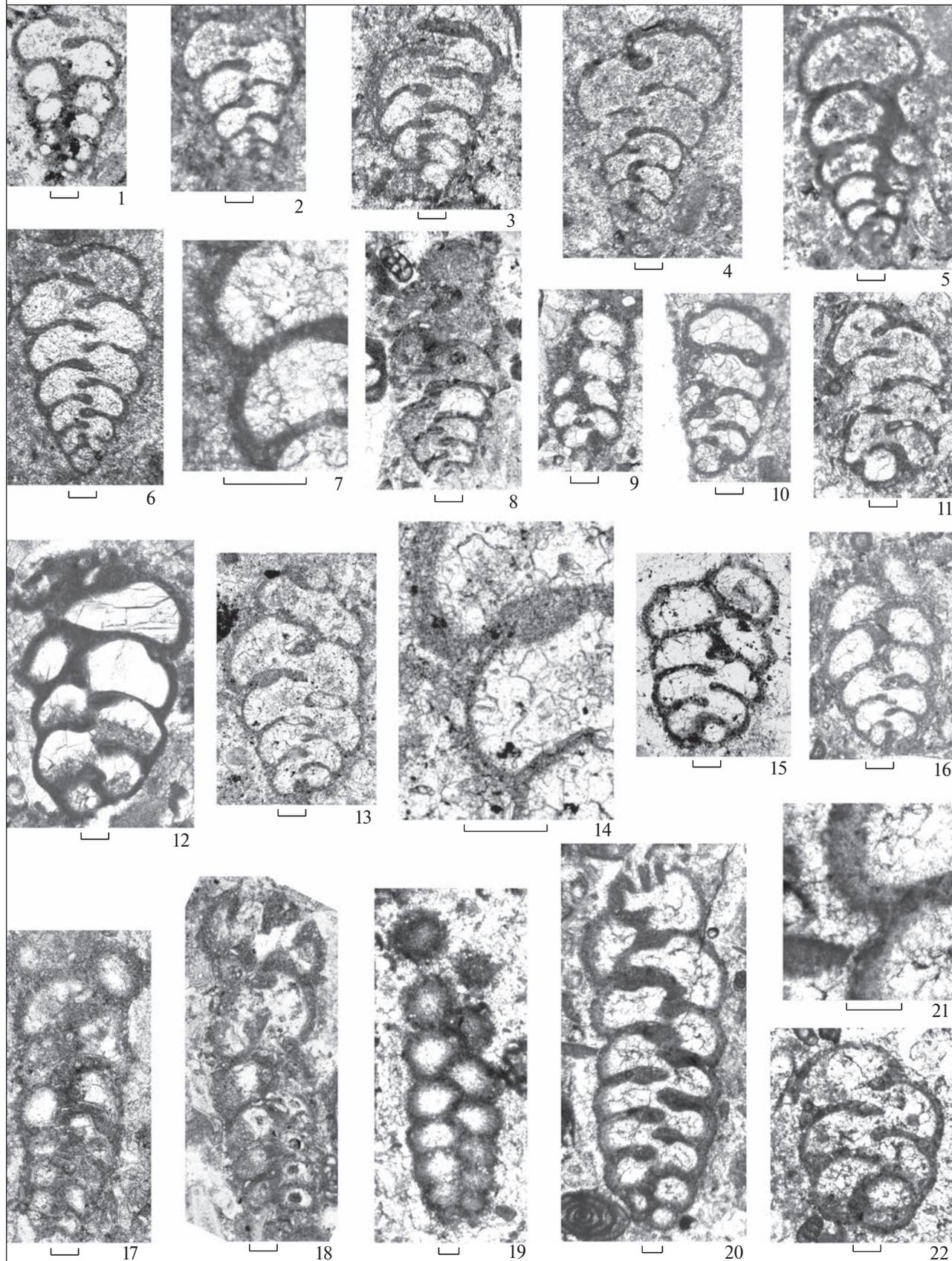
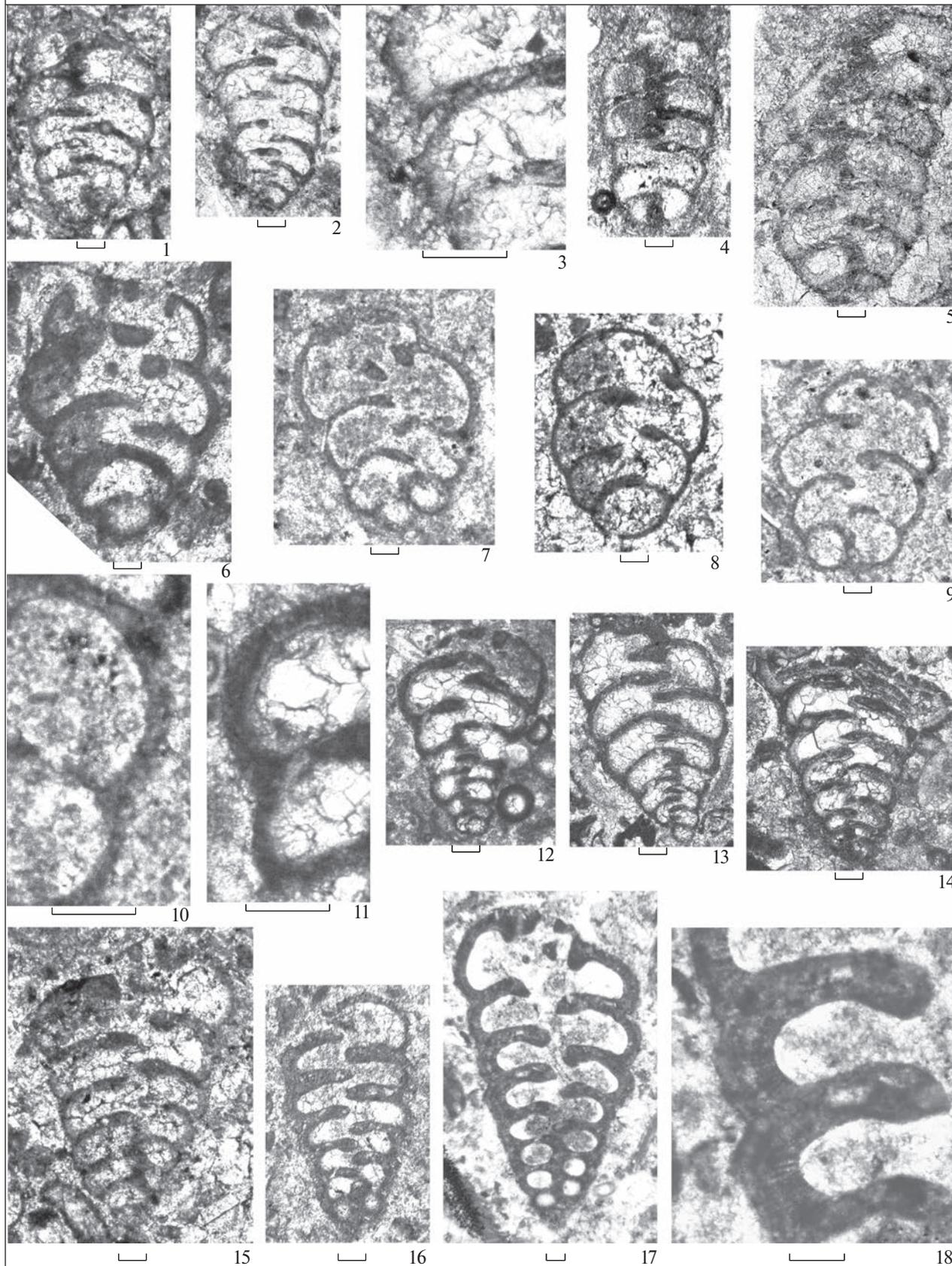


Таблица II



№ А33/11, субаксиальное сечение; Волго-Уральская область, южный купол Татарского свода, скв. 4689 Азнакаево, инт. 1070–1076 м; шл. 3; верхневизейский подъярус, веневский горизонт.

Фиг. 6–10. *Koskinotextularia tumidaeformis* sp. nov.; Московская синеклиза, южное крыло, скв. 1 (д. Александровка); верхневизейский подъярус, веневский горизонт: 6 – экз. ПИН, № 5863/1(1)-34, субаксиальное сечение, инт. 0.6–1.0 м, шл. 1/1(2); 7 – экз. ПИН, № 5863/1(8)-8, аксиальное сечение, инт. 3.8–4.7 м, шл. 1/8(2); 8 – экз. ПИН, № 5863/1(1)-67, аксиальное сечение, инт. 0.6–1.0 м, шл. 1/1(4); 9, 10 – голотип ПИН, № 5863/1(8)-4, аксиальное сечение, инт. 3.8–4.7 м, шл. 1/8(4).

Фиг. 11–15. *Cribrostomum planocameratum* sp. nov.: 11–14 – Волго-Уральская область: 11, 12 – голотип ВНИГНИ, № Б3556/9, аксиальное сечение; Бузулукская впадина, скв. 1 Бузулукская, инт. 2499.1–2501 м, шл. 556; верхневизейский подъярус, михайловский горизонт; 13, 14 – Мелекесская впадина, скв. 1 Мелекесская: 13 – экз. ВНИГНИ, № МЛ483/29, субаксиальное сечение; инт. 1225.7–1232.7 м, шл. 483; верхнесерпуховский подъярус; 14 – экз. ВНИГНИ, № МЛ1311/4, неполное аксиальное сечение; инт. 1437.65–1438.7 м, шл. 1311; верхневизейский подъярус, алексинский горизонт; 15 – экз. ПИН, № 5863/1(1)-73, субаксиальное сечение; Московская синеклиза, южное крыло, скв. 1 (д. Александровка), инт. 0.6–1.0, шл. 1/1(3); верхневизейский подъярус, веневский горизонт.

Фиг. 16–18. *Koskinotextularia densissima* sp. nov.; аксиальные сечения; Московская синеклиза, южное крыло, скв. 1 (д. Александровка), инт. 3.8–4.7 м; верхневизейский подъярус, веневский горизонт: 16 – экз. ПИН, № 5863/1(8)-6, шл. 1/8(6); 17, 18 – голотип ПИН, № 5863/1(9)-19, шл. 1/9(2).

Длина масштабной линейки 0.1 мм.

New Species of the Superfamily Palaeotextularioidea Galloway (Foraminifera) from the Upper Visean–Serpukhovian (Lower Carboniferous) of the East European Platform

K. V. Sakhnenko^{1, 2}

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

²*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

Foraminifera of the superfamily Palaeotextularioidea Galloway, 1933 from the Upper Visean–Serpukhovian of the Moscow syneclyse and Volga-Ural anteclyse, that play a significant role on biostratigraphy and interregional correlation of the Lower Carboniferous of Eurasia, have been studied. Seven new species are described: *Consobrinellopsis angustocuneata* sp. nov., *C. mstikhinensis* sp. nov., *Koskinotextularia densissima* sp. nov., *K. tumidaeformis* sp. nov., *Palaeotextularia cylindrica* sp. nov., *Cribrostomum planocameratum* sp. nov., *C. alekseevi* sp. nov.

Keywords: Foraminifera, Palaeotextularioidea, Upper Visean, Serpukhovian, Lower Carboniferous, Mississippian

УДК 594.117(571.56+571.65)

НОВЫЕ ВИДЫ ДВУСТВОРОК РОДА STREBLOPTERIA (PECTINIDA, STREBLOCHONDRIIDAE) ИЗ ПЕРМИ СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

© 2023 г. А. С. Бяков*

Северо-Восточный комплексный научно-исследовательский институт им. Н.А. Шило ДВО РАН,
Магадан, 685000 Россия

*e-mail: abiakov@mail.ru

Поступила в редакцию 09.09.2022 г.

После доработки 20.09.2022 г.

Принята к публикации 20.09.2022 г.

Кратко рассмотрены проблемы систематики пермских пектиноидных двустворок в контексте изучения представителей известного позднепалеозойского рода *Streblopteria* M'Coу, и его историческое развитие на Северо-Востоке России. Из ниже- и среднепермских отложений Омолонского массива описано два новых стратиграфически важных вида: *S. parenensis* sp. nov. и *S. gracilicosta* sp. nov.

Ключевые слова: пектиноидные двустворчатые моллюски, проблемы систематики пектиноидных, род *Streblopteria*, пермь, Северо-Восток России

DOI: 10.31857/S0031031X23020071, EDN: LDHVPD

ВВЕДЕНИЕ

Пектиноидные двустворчатые моллюски являются важным элементом пермской бивальвиевой фауны Северо-Востока России. Во многих случаях отдельные их таксоны играют заметную роль для биостратиграфии, биогеографии и бионии перми региона. В то же время большая часть пермских пектиноидных двустворок все еще слабо изучена, что во многом связано с фрагментарностью и часто неважной сохранностью их находок.

Среди пермских пектинид одним из наиболее часто встречающихся таксонов являются представители рода *Streblopteria* M'Coу, рассмотрению которого посвящена предлагаемая статья.

Несмотря на достаточно скудные морфологические характеристики раковины, которая в большинстве случаев является гладкой или имеет лишь слабую концентрическую скульптуру или струйчатость, отдельные виды этого рода достаточно четко диагностируются за счет особенностей морфологии раковины или ее скульптуры. Нередко немаловажную роль для видовой диагностики имеют и размеры раковин стрелоптерий: от очень мелких (не более 10 мм) до гигантских для рода (до 100 мм).

Стрелоптерии являются космополитами, но все-таки более тяготеют к умеренно-тепловодным бассейнам – Донецкому (Федотов, 1932),

Уральскому (Лихарев, 1927), Северо-Американскому (Ciriacks, 1963; Newell, Boyd, 1995), системе западно-европейских (Logan, 1967; Nakazava, 1999), где встречаются преимущественно в мелководных карбонатных отложениях. Нередки они и в морских бассейнах Гондваны (Dickins, 1963; Waterhouse, 1982, 2001; Gonzalez, 2006; Pagani, 2006; Neves et al., 2014; Simões et al., 2020). Ряд гондванских представителей стрелоптериеподобных форм в последнее время отнесены Б. Уотерхаузом (Waterhouse, 2008, 2014) к новым родам *Concentiolineatus* и *Montorbicula*, но этот вопрос требует дополнительного изучения и обсуждения.

ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ ПЕКТИНИД

Как правило, для достаточно надежной диагностики таксонов пектинид необходимо знать не только строение лигамента и соотношения степени выпуклости обеих створок, но и характер скульптуры раковины, форму и особенности скульптуры ушек (особенно переднего правой створки). Учитывая все перечисленные ограничения, не удивительно, что до сих пор систематика палеозойских форм все еще остается недостаточно разработанной, несмотря на многочисленные исследования, особенно последних двух десятилетий (Waterhouse, 2001, 2008, 2014; Carter et al., 2011; Невеская и др., 2013). В прошлом ве-

ке ряд видовых, да и родовых таксонов пектиноидных был установлен на материале плохой сохранности, и часто на основании изучения только одной из створок (как правило, левых), что нередко делает невозможным четкое определение их родовой принадлежности без дополнительного изучения материала из типовых местонахождений.

Одна из последних подробных систем палеозойских пектинид была предложена Уотерхаузом (Waterhouse, 2008, 2014). Однако, на наш взгляд, многие новые таксоны как родового, так и более высокого ранга, фигурирующие в ней, представляются мало обоснованными, и вся система выглядит чересчур громоздкой. Так, например, новое подсемейство *Streblopteriinae* выделено лишь на основании очень длинных задних ушек (крыльев) и пологих макушечных склонов, а установленное ранее М.М. Астафьевой (Astaf'yeva, 1994) и принимаемое Уотерхаузом подсемейство *Saturnellinae* характеризуется лишь присутствием резких пережимов-складок на раковине. По нашему мнению, эти признаки могут иметь ранг не выше родового.

Сложность названной проблемы хорошо видна и на примере рода *Streblopteria*, который рассматривался различными авторами то в семействе *Aviculopectinidae* (Муромцева, Гуськов, 1984), то в *Deltoplectinidae* (Newell, Boyd, 1995), то в *Chaenocardiidae* (Astaf'yeva, 1994), то в *Streblochondriidae* (Waterhouse, 2001, 2008; Carter et al., 2011; Невеская и др., 2013). Более простой, обоснованной и логичной, особенно в отношении рассматриваемого рода *Streblopteria*, на наш взгляд, представляется классификация, предложенная в последней работе.

РОД STREBLOPTERIA И ЕГО ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ

Стреблоптерии наиболее характерны для мелководных карбонатных фаций, особенно нижне- и среднепермских отложений Омолонского бассейна, где нередко они являются доминантами сообществ и имеют частую встречаемость. Например, в пограничных карбонатно-пермских отложениях юго-восточного обрамления Омолонского массива, где нами было описано уникальное тепловодное сообщество двустворок (Davydov, Biakov, 2015), род *Streblopteria* представлен минимум четырьмя видами в одном местонахождении (биогерме). В мелководных терригенных фациях Верхоянского и Охотского бассейнов стреблоптерии встречаются гораздо реже, однако здесь они имеют важное биостратиграфическое

значение для верхнепермских отложений. В глубоководных фациях, в частности, задуговых бассейнах Охотско-Тайгоносской вулканической дуги, представители этого рода практически неизвестны.

С начала изучения северо-восточно-российских пермских стреблоптерий (Люткевич, Лобанова, 1970) было известно лишь четыре вида (относимых первоначально к роду *Streblochondria* Newell): *S. englehardti* (Etheridge et Dun), *S. pusilla* (Schlotheim), *S. sericea* (Verneuil) и *S. radiata* (Lutkevich et Lobanova). Причем нельзя исключить, что вследствие весьма скудных морфологических характеристик первые три вида в какой-то степени являются сборными, что косвенно подтверждается весьма длительным их существованием почти на протяжении всей перми.

Всего в настоящее время в пермских отложениях Северо-Востока России нами определено не менее 16–18 видов стреблоптерий, причем почти все из них (15 видов, кроме *S. rotunda* и *Streblopteria* sp.) известны из системы Колымо-Омолонских бассейнов (преимущественно из нижней перми Омолонского) и только семь – из Верхояно-Охотского бассейна, причем здесь известно только два эндемика.

Streblopteria появляются в бассейнах Северо-Востока России еще в раннем карбоне, играя второстепенную роль в карбонатных сообществах бентоса (Муромцева, 1974). Начало пермской истории рода связано с появлением вблизи карбонатно-пермской границы пяти видов стреблоптерий: *S. englehardti* (Etheridge et Dun), *S. eichwaldi* (Stuckenberga), *S. krasnoufimskensis* Fredericks, *S. sericea* (Verneuil) и *S. parenensis* sp. nov. В дальнейшем на протяжении всей перми в то или иное время существования зонального комплекса род был представлен тремя–пятью, как правило, долгоживущими, видами. На протяжении ассельско-раннеартинского этапа развития стреблоптерий их разнообразие было особенно велико, в связи с широким развитием мелководных карбонатных фаций в Омолонском бассейне. Однако имеющийся материал пока не позволяет нам описать другие новые их виды из-за фрагментарности находок.

Во второй половине артинского века появляется долгоживущий вид *S. pusilla* (Schlotheim). В кунгуре следует отметить проникновение в Омолонский бассейн из Печорского *S. bella* Guskov. В начале роуда примечательно появление нового эндемичного для Омолонского бассейна вида *S. gracilicosta* sp. nov., описываемого ниже. Во второй половине кепитена интересно появление в Омолонском бассейне довольно крупных короткоживущих форм, *S. aff. radiata* (Lutkevich et Lo-

banova), имеющих слабо выраженную равномерную как концентрическую, так и радиальную скульптуру, что, в общем, не характерно для рода. В это же время или чуть позже отмечается появление мелких *S. radiata* (Lutkevich et Lobanova), также характеризующихся присутствием тонкой радиальной скульптуры.

Важен позднепермский этап развития стреблOPTерий, когда в середине вучапина в Верхоянском и Охотском бассейнах появляются гигантские *S. levis* (Lutkevich et Lobanova) и *S. rotunda* (Lutkevich et Lobanova), причем первый вид появился в западной части Верхоянского бассейна еще в позднем кепитене. Они проникают сюда с Таймыра и севера Сибири (Бяков и др., 2021). Также интересен факт присутствия в верхах перми Балыгычанского бассейна своеобразных мелких стреблOPTериеподобных форм, возможно, являющихся предковыми по отношению к некоторым триасовым таксонам (в частности, *Streblopterinella* Kurushin). К середине чансина (конец времени *Evenicum*) все стреблOPTерии вымирают.

Ниже приведено описание двух новых видов стреблOPTерий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изученный материал был собран как лично автором на Омолонском массиве и его юго-восточном обрамлении, так и Н.И. Караваевой, также на Омолонском массиве. Местоположение разрезов, из которых происходит описываемый материал, показано на рис. 1, стратиграфическое положение – на рис. 2.

В описаниях приняты сокращения: В – высота раковины, Вп – выпуклость створки, Д – длина раковины, ДЗК – длина замочного края раковины, ДПЧ – длина передней части раковины, ДУ – длина ушек, МУ – макушечный угол, УС – угол скоса раковины.

Изученный материал хранится в музее Северо-Восточного комплексного научно-исследовательского ин-та ДВО РАН им. Н.А. Шило (СВКНИИ), г. Магадан, в колл. №№ 02-06.103, 02-06.116 и 02-06.117.

* * *

Работа выполнена по государственному заданию СВКНИИ ДВО РАН и при поддержке РФФИ, проект 20-05-00604. Автор выражает признательность хранителю ЦНИГР музея им. Ф.Н. Чернышова (С.-Петербург) Т.В. Куражевой за помощь в работе с коллекциями двустворчатых моллюсков и рецензентам С.В. Попову и А.В. Мазаеву, а так-

же А.Ф. Банникову за внимательную работу с текстом рукописи, способствовавшую его улучшению.

ОТРЯД ПЕСТИНИДА

СЕМЕЙСТВО STREBLOCHONDRIIDAE NEWELL, 1938

Род *Streblopteria* M'Coy, 1851

Streblopteria: M'Coy, 1851, с. 170, part.; Waterhouse, 2001, с. 126, part. (non Waterhouse, 2008); Невеская и др., 2013, с. 249.

Типовой вид – *Meleagrinnella laevigata* M'Coy, 1844; нижний карбон Ирландии.

Диагноз. Раковины равностворчатые или слабо неравностворчатые, округлые, слегка прозоклинные или аклинные, обычно слабовыпуклые, с различно выраженными макушками, гладкие или с очень тонкой концентрической скульптурой. У некоторых видов присутствует тонкая радиальная скульптура, обычно заметная лишь на раковине. Задние ушки небольшие, необособленные, переднее ушко правой створки и биссусный вырез хорошо развиты. Замок без зубов. Связка аливинкулярного типа, расположена на удлиненной округленно-треугольной площадке, покрытой параллельными замочному краю бороздками (рис. 3, и). Скульптура ушек подобна таковой на раковине.

Видовой состав. В России: *S. eichwaldi* (Stuckenberg), *S. krasnoufimskensis* Fredericks, *S. bella* Guskov, нижняя пермь европейской части и северных регионов России; *S. pagenensis* sp. nov., нижняя пермь Северо-Востока России; *S. englehardtii* (Etheridge et Dun), *S. pusilla* (Schlotheim), нижняя–верхняя пермь европейской части и северных регионов России; *S. gracilicosta* sp. nov., средняя пермь Северо-Востока России; *S. alenae* Biakov, верхняя пермь Забайкалья, *S. levis* (Lutkevich et Lobanova), *S. aff. radiata*, *S. radiata* (Lutkevich et Lobanova), *S. rotunda* (Lutkevich et Lobanova) и *Streblopteria* sp., верхняя пермь Северо-Востока России.

С р а в н е н и е. От рода *Streblochondria* Newell, 1938, с которым сходен конфигурацией раковины, отличается отсутствием радиальной скульптуры или очень слабым ее развитием, в т.ч. и на ушках створок.

З а м е ч а н и я. Большую часть форм, отнесенных М. Амлером (Amler, 1994) к роду *Streblopteria*, по нашему мнению, следует рассматривать в рамках рода *Streblochondria*, поскольку они имеют хорошо выраженную радиальную скульптуру ушек, а также радиальные ребра на переднем поле раковины.

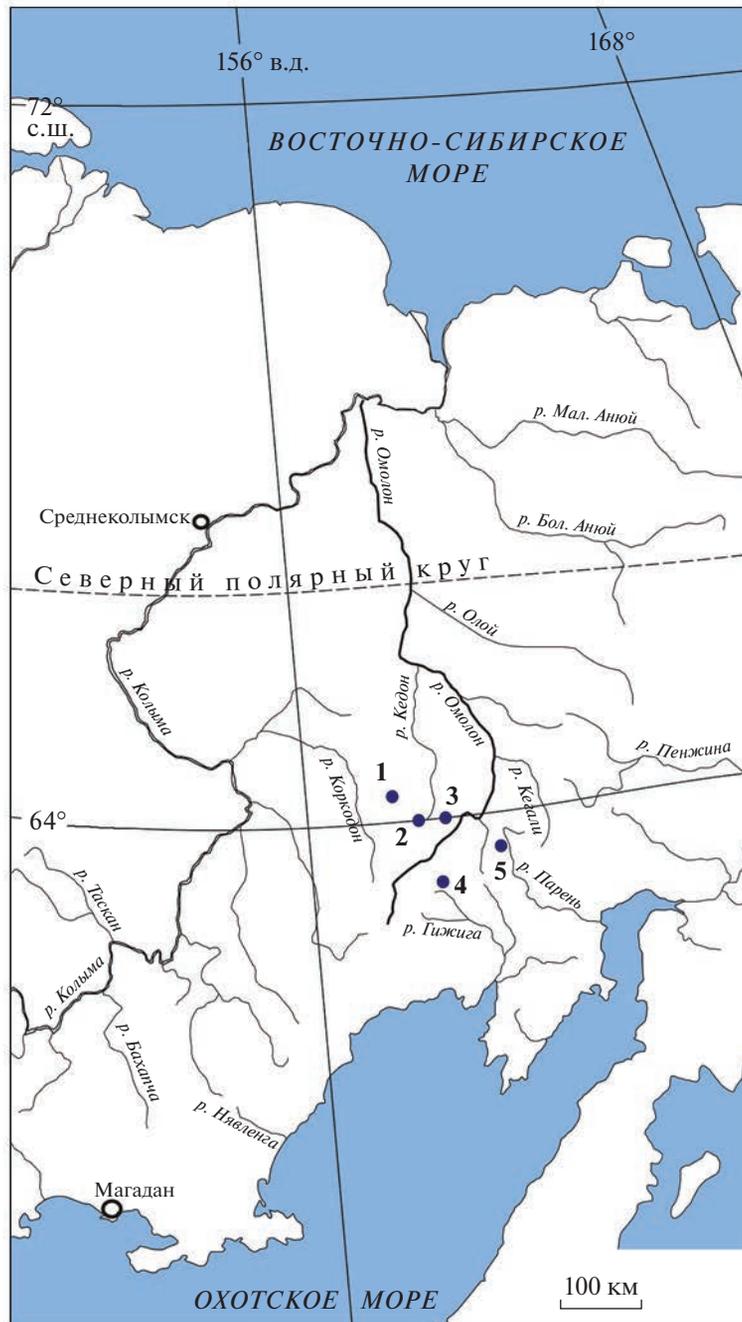


Рис. 1. Местонахождения новых видов рода *Streblopteria* на северо-востоке России, Омолонский массив: 1 – р. Левая Бургали-Коркодонская, 2 – руч. Кривой, правый приток р. Левый Кедон, 3 – р. Мунугуджак, 4 – руч. Левый Водопадный, верхнее течение р. Хивач, бассейн р. Гижига; 5 – юго-восточное обрамление Омолонского массива, р. Горная, приток р. Парень.

Streblopteria parenensis Biakov, sp. nov.

Streblopteria sp. 5: Davydov, Biakov, 2015, с. 894, рис. 5–10.

Название вида – по р. Парень.

Голотип – музей СВКНИИ, № 10/02-06.103; ядро левой створки с участками сохранившейся раковины; юго-восточное обрамление Омолонского массива, левобережье р. Парень;

нижняя пермь, ассельский ярус, мунугуджакский надгоризонт, ороцкий горизонт, зона по двустворкам *Prothyris elongatus*; обн. 4а, нижняя часть магивеевской свиты; сборы автора, 2006 г.

Описание (рис. 3, а–г). Раковина маленькая, до 22 мм в длину; треугольно-овальной формы, с длиной, почти равной высоте ($D/V = 1.03$ –

МСШ		РСШ		Зоны по двустворкам (Бяков, 2012)
Отдел	Ярус	Надгори-зонт	Гори-зонт	
Лопинский	Чансинский	Колымский	Хивачский	M. errabunda (н.ч.)
	Вучапинский			Intomodesma costatum
	Кепитенский			Maitaia tenkensis
Гваделупский	Вордский	Омолонский	Гижигинский	Maitaia belliformis
	Ровдский			Maitaia bella
Приуральский	Артинский	Джигдалинский	Бочарский	Kolymia multiformis
				Ольинский
	Кунгурский		Русско-Омолонский	Kolymia inoceramiformis
			Халалинский	Aphanaia dilatata
Сакмарский	Огонерский	Коаргычанский	A. korkodonica	
			Огонерский	Aphanaia andrianovi
Ассельский	Мунууджакский	Огонерский	Огонерский	Aphanaia lima
				Огонерский
Орочский	Орочский	Орочский	Орочский	Cypricardinia borealica
				Орочский
Орочский	Орочский	Орочский	Орочский	Merismopteria permiana
				Орочский
Орочский	Орочский	Орочский	Орочский	Prothyris elongatus
				Орочский

● *Streblopteria gracilicosta* sp. nov. (обр. 5–7/02-06.116)

● *Streblopteria gracilicosta* sp. nov. (обр. 3, 4/02-06.116)

● *Streblopteria parenensis* sp. nov. (обр. 1, 2/02-06.116)

● *Streblopteria parenensis* sp. nov. (обр. 10, 22/02-06.103)

Рис. 2. Стратиграфическое положение находок новых видов рода *Streblopteria*. Сокращения: МСШ – Международная стратиграфическая шкала, РСШ – Региональная стратиграфическая шкала.

1.05); значительно скошенная вперед ($УС = 55^\circ - 60^\circ$). Замочный край относительно длинный, около половины длины раковины ($ДЗК/Д = 0.47 - 0.53$). Передний край в верхней части слабо вогнутый, относительно длинный, в нижней части сильно выпуклый, постепенно переходит в равномерно выпуклый, длинный нижний край, который также постепенно переходит в умеренно выпуклый длинный задний край.

Выпуклость створок раковины примерно одинаковая, умеренная ($Вп/В = 0.24 - 0.30$), точка наибольшей выпуклости расположена в верхней трети створки и несколько приближена к переднему краю. Макушки небольшие, относительно широкие, ненависающие, слабо приостренные,

немного выступающие над замочным краем. Макушечный угол от 90° до 100° .

Скульптура на обеих створках представлена многочисленными очень тонкими линиями нарастания, на ядрах раковин не сохраняющимися.

Передние ушки обеих створок крупные, значительно больше задних. Переднее ушко левой створки по форме приближается к равнобедренному треугольнику со сглаженной вершиной. Переднее ушко правой створки овально-треугольное, вытянутое в длину, с относительно узким биссусным вырезом. Задние ушки створок в виде неправильного удлиненного треугольника. На ушках скульптура подобна наблюдаемой на теле раковины.

Размеры в мм и отношения

Экз. №	Д	В	Вп	ДЗК	ДУ		Д/В	Вп/В	ДЗК/Д	УС	МУ
					п	з					
10/02-06.103 Голотип	20.8	20	6	11	7.6	3.8	1.04	0.30	0.53	60°	90°
22/02-06.103	—	—	—	10.8	8.5	3.8	—	—	—	—	95°
1/02-06.116	22	21.4	6	10	6.5	3.0	1.03	0.28	0.47	55°	95°
2/02-06.116	22	21	5	9.8	7.8	4.0	1.05	0.24	0.47	55°	100°

Примечания: з — заднее ушко, п — переднее ушко.

Изменчивость проявляется в изменении длины замочного края по отношению к длине раковины ($ДЗК/Д = 0.47 - 0.53$).

Сравнение. Описанный вид отличается от всех известных позднепалеозойских представителей рода значительной скошенностью створок при длине, почти равной высоте.

Распространение. Омолонский массив; нижняя пермь, ассельский ярус, мунугуджакский надгоризонт, ороцкий — нижняя половина огонерского горизонта, зоны по двустворкам *Prothyris elongatus* — *Merismopteria permiana*.

Материал. Шесть ядер и два отпечатка левых и правых створок различной степени сохранности из двух местонахождений.

Streblopteria gracilicosta Biakov, sp. nov.

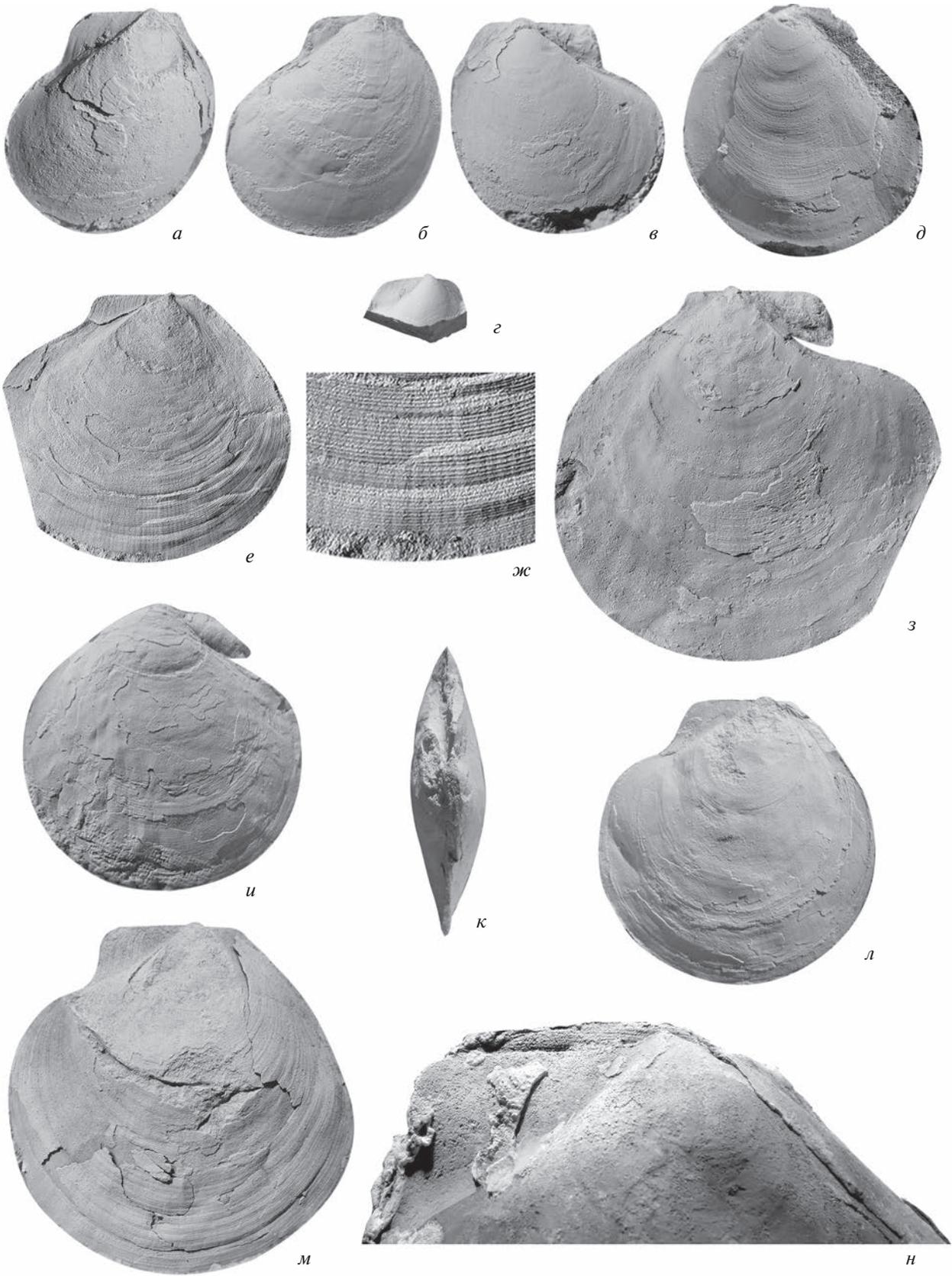
Название вида от *gracilis* *лат.* — тонкий, грациозный, и *costa* *лат.* — ребро.

Голотип — музей СВКНИИ, № 3/02-06.116; почти полное ядро двустворчатого экземпляра с частично сохранившейся раковинной; Омолон-

ский массив, руч. Лев. Водопадный, верховья р. Хивач (бассейн р. Гижига); средняя пермь, роудский ярус, омолонский надгоризонт, русско-омолонский горизонт, зона по двустворкам *Aphanaiia dilatata*; обн. За, сл. 4-2, верхи джигдалинской свиты; сборы автора, 1983 г.

Описание (рис. 3, *д-л*). Раковина от средних до несколько превышающих средние размеров, до 52 мм в длину; округлой формы, с длиной, почти равной высоте ($Д/В = 0.97 - 1.08$), аклиная. Замочный край умеренной длины, менее половины длины раковины ($ДЗК/Д = 0.38 - 0.47$). Передний край довольно короткий, в верхней части вогнутый, в нижней — сильно выпуклый, постепенно переходит в равномерно выпуклый, длинный нижний край, который также постепенно переходит в такой же выпуклый длинный задний край.

Выпуклость створок раковины примерно одинаковая, вероятно, незначительная ($Вп/В \sim 0.16$), но, возможно, это обусловлено частичной деформацией створок. Точка наибольшей выпуклости расположена в верхней четверти створки пример-



но на равном расстоянии от переднего и заднего краев створки. Макушки небольшие, неширокие, ненависающие, слабо приостренные, немного выступающие над замочным краем. Макушечный угол от 90° до 100°.

Скульптура на обеих створках представлена многочисленными очень тонкими равномерными густо расположенными концентрическими ребрышками (число которых составляет около 60 на 1 см вблизи нижнего края раковины), разделенными примерно такими же по ширине промежуточками. На некоторых экземплярах также наблюдается едва заметная тонкая радиальная струйчатость (рис. 3, *e, ж*), видимая только при напылении или при косом освещении. Также присутствуют своеобразные очень сглаженные

концентрические, иногда относительно равномерно расположенные морщины-складки, число которых обычно не превышает пяти–шести. На ядрах раковин тонкая концентрическая скульптура не сохраняется.

Передние ушки обеих створок крупные, значительно больше задних. Переднее ушко левой створки по форме приближается к равнобедренному треугольнику со сглаженной вершиной. Переднее ушко правой створки овально-треугольное, вытянутое в длину, с относительно узким биссусным вырезом. Задние ушки створок маленькие, в виде неправильного удлиненного треугольника. На ушках скульптура подобна наблюдаемой на теле раковины.

Размеры в мм и отношения

Экз. №	Д	В	Вп	ДЗК	ДУ		Д/В	Вп/В	ДЗК/Д	МУ
					п	з				
3/02-06.116 голотип	31.8	32.8	4.5	?~13	8.7	>2.0	0.97	0.14*	0.41	100°
4/02-06.116	26.8	27	—	—	6.0	—	0.99	—	—	90°
5/02-06.116	~34.5	31.7	5*	14	8.5	3.0	1.08	0.16*	0.41	95°
6/02-06.116	47	44	—	18	~10	4.0	1.07	—	0.38	95°
7/02-06.116	42	41	—	16	9	4.5	1.02	—	0.38	95°

* Вероятно, с деформацией.

Рис. 3. Двустворчатые моллюски рода *Streblopteria* M'Coу из пермских отложений Северо-Востока России: *a–г* — *S. pagenensis* sp. nov., Омолонский массив, нижняя пермь (×2): *a* — голотип № 10/02-06.103, ядро левой створки с участками сохранившейся раковины; левобережье р. Парень; ассельский ярус, мунугуджакский надгоризонт, орочский горизонт, зона по двустворкам *Prothyris elongatus*; обн. 4а, нижняя часть магивеевской свиты, сборы автора, 2006 г.; *б* — экз. № 1/02-06.116, ядро левой створки; р. Мунугуджак; сакмарский ярус, мунугуджакский надгоризонт, огонерский горизонт, зона по двустворкам *Merismopteria permiana*; обн. 8, средняя часть мунугуджакской свиты, сборы автора, 1999 г.; *в* — экз. № 2/02-06.116, ядро правой створки с частично сохранившейся раковинной; местонахождение и возраст те же; *г* — экз. № 22/02-06.103, неполное ядро левой створки; местонахождение и возраст те же, что и у фиг. *a*; *д–м* — *S. gracilicosta* sp. nov., Омолонский массив, средняя пермь, × 1.5 (кроме рис. 3, *ж*): *д* — экз. № 4/02-06.116, ядро правой створки с частично сохранившейся раковинной; р. Левая Бургали-Коркодонская; роудский ярус, омолонский надгоризонт, русско-омолонский горизонт, зона по двустворкам *Aphanaia dilatata*; т.н. 40-2Б, низы омолонской свиты, сборы Н.И. Караваевой, 1980 г.; *е, ж* — экз. № 5/02-06.116: *е* — неполное ядро левой створки с сохранившейся раковинной; руч. Кривой, правый приток р. Левый Кедон; роудский ярус, омолонский надгоризонт, русско-омолонский горизонт, зона по двустворкам *Koelymia inosegamiformis*; обн. 2, сл. 6, нижняя часть омолонской свиты, сборы Н.И. Караваевой, 1980 г.; *ж* — участок скульптуры створки того же экземпляра, ×5; *з* — экз. № 6/02-06.116, ядро правой створки с участками сохранившейся раковины; местонахождение и возраст те же, сл. 5; *и–л* — голотип № 3/02-06.116, ядро двустворчатого экземпляра с частично сохранившейся раковинной; руч. Лев. Водопадный, верховья р. Хивач (бассейн р. Гижига); возраст тот же, что и у фиг. *д*, обн. 3а, сл. 4-2, верхи джигдалинской свиты, сборы автора, 1983 г.: *и* — со стороны правой створки, *к* — со стороны макушки, *л* — со стороны левой створки; *м* — экз. № 7/02-06.116, ядро правой створки с частично сохранившейся раковинной; местонахождение и возраст те же, что и у фиг. *е*, сл. 4; *н* — *S. rotunda* (Lutkevich et Lobanova), экз. № 1/02-06.117, ядро левой створки с участками сохранившейся раковины (×1.5), видно строение связочной площадки, покрытой параллельными замочному краю бороздками, типичное для рода; Центральный Таймыр, листы S-48-I, II, верховья руч. Васин; верхняя пермь, обр. 43105, сборы К.В. Борисенкова, 2017 г.

Изменчивость проявляется в изменении соотношения длины раковины к ее высоте — от почти округлых очертаний створок до несколько более вытянутых в длину. Вероятно, также может варьировать степень выраженности радиальной скульптуры.

Сравнение. По очертаниям раковины наиболее близок к широко распространенному виду *S. englehardti* (Etheridge et Dun, 1906), однако отличается несколько более крупными размерами и своеобразным характером скульптуры.

Распространение. Омолонский массив; средняя пермь, роудский ярус, омолонский надгоризонт, русско-омолонский горизонт, зоны по двустворкам *Aphanaia dilatata* и *Kolymia inoceramiformis*.

Материал. Около 10 ядер обеих створок и двустворчатых экземпляров, иногда с сохранившейся раковиной хорошей и удовлетворительной сохранности из четырех местонахождений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бяков А.С.* Новая зональная схема пермских отложений Северо-Востока Азии по двустворчатым моллюскам. Статья 1. Зональное расчленение // Тихоокеан. геол. 2012. Т. 31. № 5. С. 13–40.
- Бяков А.С., Данукалова М.К., Кузьмичев А.Б., Соболев Е.С.* Пермские двустворчатые моллюски кряжа Прончищева (север Сибири): новые данные по биостратиграфии, таксономическому составу и биогеографическим связям // Палеонтол. журн. 2021. № 3. С. 24–34.
- Лихарев Б.К.* Верхнекаменноугольные пелециподы Урала и Тимана // Тр. Геол. ком-та. Нов. сер. 1927. Вып. 164. 140 с.
- Люткевич Е.М., Лобанова О.В.* Описание видов. Класс *Bivalvia* // Полевой атлас пермской фауны и флоры Северо-Востока СССР. Магадан: Магаданск. кн. изд-во, 1970. С. 42–63.
- Невесская Л.А., Попов С.В., Гончарова И.А., Гужов А.В., Янин Б.Т., Полуботко И.В., Бяков А.С., Гаврилова В.А.* Двустворчатые моллюски России и сопредельных стран в фанерозое. М.: Научный мир, 2013. 524 с.
- Муромцева В.А.* Двустворчатые моллюски карбона Казахстана и Сибири. Л.: Недра, 1974. 150 с. (Тр. ВНИГРИ. Вып. 336).
- Федотов Д.М.* Каменноугольные пластинчатожаберные моллюски Донецкого бассейна // Тр. ВГРО НКТП СССР. 1932. Вып. 103. 241 с.
- Amler M.R.W.* The earliest European streblopteriid bivalves (Pteriormorphia; Late Famennian) // Ann. Soc. Géol. Belg. 1994. V. 117. Fasc. 1. P. 1–17.
- Astaf'yeva M.M.* A revision of the Chaenocardiiidae (=Streblochondriidae) (*Bivalvia*, Pectinoidea) // Paleontol. J. 1994. V. 28. № 1A. P. 1–22.
- Carter J.G., Altaba C.R., Anderson L.C. et al.* A synoptical classification of the *Bivalvia* (Mollusca) // Paleontol. Contrib. 2011. № 4. P. 1–48.
- Ciriacks K.W.* Permian and Eotriassic bivalves of the Middle Rockies // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1963. V. 125. Art. 1. 99 p.
- Davydov V.I., Biakov A.S.* Discovery of shallow-marine biofacies conodonts in a bioherm within the Carboniferous-Permian transition in the Omolon Massif, NE Russia near the North paleo-pole: Correlation with a warming spike in the southern hemisphere // Gondwana Res. 2015. V. 28. P. 888–897. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2014.07.008>
- Dickins J.M.* Permian pelecypods and gastropods from Western Australia // Bull. Bur. Miner. Res. Geol. Geophys. Australia. 1963. № 63. 203 p.
- Gonzalez C.R.* Lower Permian bivalves from central Patagonia, Argentina // Paläontol. Z. 2006. V. 80. P. 130–155.
- Logan A.* The Permian *Bivalvia* of Northern England // Palaeontogr. Soc. Monogr. 1967. V. 121(518). 72 p.
- M'Coy F.* Description of some new Mountain Limestone fossils // Ann. Mag. Natur. Hist., 1851. Ser. 2. P. 167–175.
- Neves J.P., Anelli L.E., Simões M.G.* Early Permian post-glacial bivalve faunas of the Itararé Group, Paraná Basin, Brazil: Paleocology and biocorrelations with South American intraplate basins // J. South Amer. Earth Sci. 2014. V. 52. P. 203–233.
- Nakazawa K.* Permian bivalves from West Spitsbergen, Svalbard Islands, Norway // Paleontol. Res. 1999. V. 3. № 1. P. 1–17.
- Newell N.D., Boyd D.W.* Pectinoid bivalves of the Permian–Triassic crisis // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1995. V. 227. 95 p.
- Pagani M.A.* Los bivalvos carboníferos y permios de Patagonia (Chubut, Argentina). Parte IV: familias Aviculopectinidae, Deltopectinidae y Schizodidae // Ameghiniana (Rev. Asoc. Paleontol. Argent.). 2006. V. 43. № 2. P. 461–476.
- Simões M.G., Neves J.P., Taboada A.C. et al.* Macroinvertebrates of the Capivari marine bed, late Paleozoic glacial Itararé Group, northeast Parana Basin, Brazil: Paleoenvironmental and paleogeographic implications // J. South Amer. Earth Sci. 2020. V. 98. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102433>
- Waterhouse J.B.* Permian Pectinacea and Limacea (*Bivalvia*) from New Zealand // N. Z. Geol. Surv. Paleontol. Bull. 1982. № 49. 75 p.
- Waterhouse J.B.* Late Paleozoic Brachiopoda and Mollusca from Wairaki Downs, New Zealand // Earthwise. 2001. V. 3. 195 p.
- Waterhouse J.B.* Aspects of the evolutionary record for fossils of the Bivalve Subclass Pteriormorphia Beurlen // Earthwise. 2008. V. 8. 220 p.
- Waterhouse J.B.* Early Permian Conulariida, Brachiopoda and Mollusca from Homevale, Central Queensland // Earthwise. 2014. V. 11. 390 p.

**New Bivalves of the Genus *Streblopteria* (Pectinida, Streblochondriidae)
from the Permian of Northeast Russia**

A. S. Biakov

*North-East Interdisciplinary Scientific Research Institute n.a. N.A. Shilo, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences,
Magadan, 685000 Russia*

The problems of taxonomy of Permian pectinoid bivalves are briefly considered in the context of the study well-known Upper Paleozoic genus *Streblopteria* M' Coy and its historical development in Northeast Russia. Two new stratigraphically important species have been described from the Lower and Middle Permian deposits of the Omolon massif: *S. parenensis* sp. nov. and *S. gracilicosta* sp. nov.

Keywords: pectinoid bivalves, problems of pectinoid systematics, genus *Streblopteria*, Permian, Northeast Russia

УДК 564.329:551.763(470.44/47)

БРЮХОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ РОДА *SULCOASTAEON* COSSMANN ИЗ БАРРЕМСКИХ И ГОТЕРИВСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ УЛЬЯНОВСКОГО ПОВОЛЖЬЯ (РОССИЯ)

© 2023 г. И. В. Благовещенский*

Ульяновский государственный университет, Ульяновск, 432017 Россия

*e-mail: globularia@mail.ru

Поступила в редакцию 28.03.2022 г.

После доработки 24.10.2022 г.

Принята к публикации 27.10.2022 г.

Описано восемь новых видов рода *Sulcoastaeon* из баррема и готерива Ульяновского Поволжья: *S. gerassimovi* sp. nov., *S. fallax* sp. nov., *S. simbirskensis* sp. nov. и *S. kremenkensis* sp. nov. из баррема; *S. insuetus* sp. nov., *S. rotundus* sp. nov., *S. polivnensis* sp. nov. и *S. shumilkini* sp. nov. из готерива. Приведены сведения об их географическом и стратиграфическом распространении.

Ключевые слова: *Gastropoda*, *Opisthobranchia*, *Bullinidae*, *Sulcoastaeon*, нижний мел, баррем, готерив, Ульяновское Поволжье

DOI: 10.31857/S0031031X23020058, **EDN:** LBQQNU

В барремских и готеривских отложениях нижнего мела Ульяновского Поволжья гастроподы встречаются широко и имеют высокое видовое разнообразие. Их находки приурочены к терригенным глинистым и песчано-глинистым фациям, сформировавшимся в условиях относительно глубоководных бассейнов. Помимо гастропод, в этих отложениях встречаются двустворчатые, лопатоногие и головоногие моллюски. Последние представлены разнообразными родами и видами белемнитов и аммонитов. Из других групп беспозвоночных встречаются плеченогие, кольчатые черви (*Ditropa*), мшанки, медузы, иглокожие и др.

Фауна брюхоногих моллюсков довольно разнообразна. Из готеривских и барремских отложений известны следующие роды: *Khetella* Beisel, 1977, *Cretadmete* Blagovetshenskiy et Shumilkin, 2006, *Crispotrochus* Blagovetshenskiy et Guzhov, 2010, *Hudlestioniella* Cossmann, 1909, *Eucyclus* Eudes-Deslonchamps, 1860, *Turbinopsis* Pčelincev, 1963, *Tintorium* Sohl., 1960, *Gibboscala* Kollmann, 2005, *Trilemma* Blagovetshenskiy et Shumilkin, 2006, *Palaeorissoina* Gründel, 1999, *Avellana d'Orbigny*, 1842, *Tornatellaea* Conrad, 1860, *Cylindrobullina* Ammon, 1878 и *Sulcoastaeon* Cossmann, 1895. Кроме того, в коллекции автора имеются экземпляры неясной родовой принадлежности. Ранее из нижнего мела Ульяновского Поволжья были описаны представители *Tornatellaea* (Благовещенский, 2017).

Настоящая статья посвящена изучению морфологии и таксономического состава рода *Sulco-*

astaeon Cossmann, 1895. Этот род распространен от нижней юры (верхний плинсбах) до нижнего мела (нижний альб). Автором была проведена ревизия рода, в результате которой было установлено, что он включает в себя 53 вида. Изображения и стратиграфическое распространение некоторых представителей *Sulcoastaeon* были опубликованы ранее, но не сопровождалось видовыми определениями (Благовещенский, 2012).

В результате проведенных исследований было установлено, что в изученном регионе представители рода *Sulcoastaeon* массово встречаются только в барреме: *S. gerassimovi* sp. nov., *S. fallax* sp. nov., *S. simbirskensis* sp. nov. и *S. kremenkensis* sp. nov. В готериве находки *Sulcoastaeon* довольно редки, а видовой состав рода меняется: *S. insuetus* sp. nov., *S. rotundus* sp. nov., *S. polivnensis* sp. nov. и *S. shumilkini* sp. nov. В апте и альбе представители рода *Sulcoastaeon* не были обнаружены. На основе полученных данных для баррема может быть выделена акме-зона *Sulcoastaeon gerassimovi* (в интервале от бр-6 до бр-10), а в ее пределах — две подзоны: *Sulcoastaeon fallax* (слой бр-6) и *Sulcoastaeon kremenkensis* (слой бр-10). *S. simbirskensis* встречается лишь единично в слое бр-6. Для готерива может быть установлена акме-зона *Sulcoastaeon shumilkini* (слои г-12, г-13). Этот вид встречается чаще других готеривских представителей изучаемого рода. Стратиграфическое значение выделенных акме-зон особенно важно для баррема Поволжья, где аммониты практически отсутствуют, а зональное расчленение ведется только по белемни-

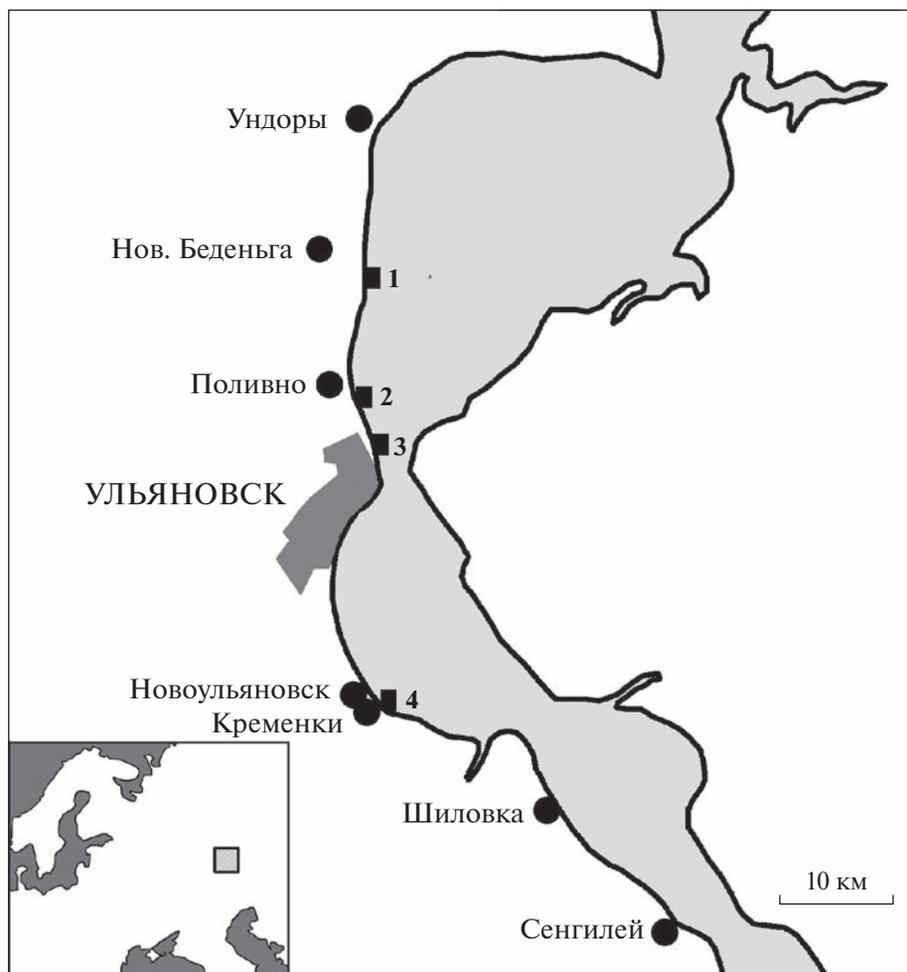


Рис. 1. Местоположение изученных разрезов готерива и баррема в Ульяновском Поволжье. Обозначения: 1 – разрез верхнего готерива при с. Новая Беденьга; 2 – разрез верхнего готерива при с. Поливно; 3 – разрез баррема в северной части г. Ульяновск; 4 – разрез верхнего баррема при с. Кременки.

там. Сведения о строении разрезов готерива и баррема с пояснениями к нумерации слоев и уровней опубликованы ранее (Благовещенский, Шумилкин, 2006, 2012).

МАТЕРИАЛ

Материалом для настоящей статьи послужили сборы автора, включающие в себя около 150 экз. рода *Sulcoactaeon*, и два экз. из сборов И.А. Шумилкина. Барремские виды отобраны из естественных обнажений г. Ульяновска, а также около с. Кременки (ныне в черте г. Новоульяновск). Готеривские виды происходят из разрезов около пос. Поливно (в черте Ульяновска) и с. Новая Беденьга Ульяновского р-на (рис. 1). Методика сбора и обработки материала, а также сведения о местоположении и строении изученных разрезов нижнего мела с нумерацией слоев и уровней даны в более ранних работах (Благовещенский, Шумилкин, 2006, 2012).

МОРФОЛОГИЯ

Видовая диагностика представителей *Sulcoactaeon* представляет собой определенную сложность в связи с тем, что морфологические признаки раковины довольно однообразны, а морфометрические показатели одного вида могут варьировать в широких пределах. Схема промеров раковины и терминология показаны на рис. 2 (см. также Благовещенский, Шумилкин, 2006).

В настоящей работе для диагностики видов были использованы следующие признаки.

1. *Число спиральных бороздок.* Этот показатель подвержен индивидуальной и, в меньшей степени, возрастной изменчивости (с возрастом количество бороздок несколько увеличивается). В последнем случае между первичными бороздками возникают вторичные (т.е., появившиеся в процессе развития телеоконха), или появляются новые бороздки в нижней части (в области пупка) последнего оборота.

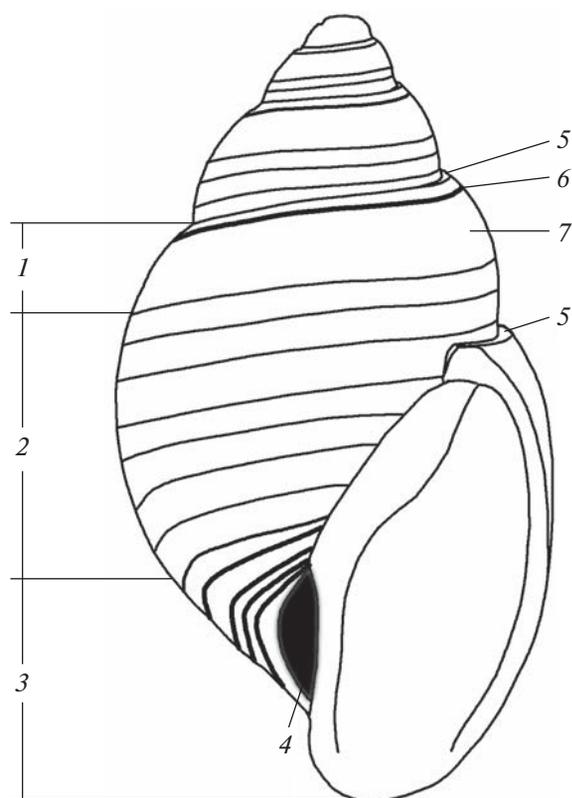


Рис. 2. Строение раковины рода *Sulcoactaeon* и пояснения к применяемой терминологии. Обозначения: 1 – верхняя часть последнего оборота, 2 – средняя часть последнего оборота, 3 – нижняя часть последнего оборота (умбиликальная область), 4 – пупок, 5 – канальчатый шов, 6 – верхняя (подшовная) борозда, 7 – промежуток между верхней бороздой и нижележащими бороздками.

2. *Характер распределения бороздок.* Важным признаком является не только общее число бороздок, но и особенности их распределения по поверхности последнего оборота. Нередко при сравнении раковин с одинаковым числом бороздок они могут визуально сильно отличаться, т.к. у одних экземпляров значительная часть бороздок сосредоточена в умбиликальной области, а у других – в средней части последнего оборота. В связи с этим в морфометрической таблице последовательно указано количество бороздок: в верхней, средней и нижней части последнего оборота (ПО). Границы частей ПО поясняются на рис. 2. Расстояния между бороздками, даже если они распределены более или менее равномерно по всей поверхности ПО, у одних видов могут быть почти равными, у других – значительно отличаться.

3. *Ширина верхней (подшовной) борозды на последнем обороте.* Верхняя бороздка всегда в той или иной степени шире (и часто глубже) нижележащих бороздок. У одних видов она мало отлича-

ется от нижележащих бороздок, у других ее ширина может в несколько раз превышать ширину прочих бороздок. Этот признак достаточно устойчив на уровне видов и потому может быть успешно использован для диагностики. Ширина верхней борозды уменьшается по отношению к остальным бороздкам по мере развития телеоконха, поэтому этот признак следует применять при сравнении одновозрастных особей.

4. *Наличие/отсутствие широкого промежутка под верхней бороздой.* У многих видов этот промежуток закладывается сразу в процессе развития телеоконха. У одних видов он значительно (в три–пять раз) превышает промежутки между нижележащими бороздками и всегда отчетливо проявляется. У других видов этот промежуток отсутствует или слабо отличается по ширине, или в нем могут присутствовать слабо выраженные бороздки. В случае, если широкий промежуток отсутствует, в морфометрической таблице верхняя борозда отдельно не указывается.

5. *Характер бороздок.* Для рода *Sulcoactaeon* наиболее характерны извилистые бороздки, реже встречаются ячеистые, состоящие из овальных, округлых или округло-квадратных ячеек. Если ячейки сливаются, то образуются сплошные бороздки с извилистыми или зубчатыми краями. На одной раковине могут наблюдаться два или три типа бороздок.

6. *Особенности шва.* Характерен канальчатый шов, у большинства видов узкоканальчатый, у некоторых – ширококанальчатый, в котором даже заметны линии роста. Некоторые авторы (Bandel, 2016) рассматривают такой широкий канал как верхнюю борозду, образующую узкую пришовную площадку (gap). Во избежание двусмысленности автор избегает этого термина в такой трактовке, поскольку в литературе термин “пришовная площадка” понимается как относительно плоская отлогая поверхность в верхней части оборота, ограниченная снизу перегибом. Среди видов рода *Sulcoactaeon* (и близких родов) имеются формы, одновременно имеющие и широкий канальчатый шов, напоминающий пришовную площадку, и собственно пришовную площадку в классическом понимании.

7. *Отношение высоты раковины к диаметру (В/Д).* Этот показатель увеличивается с ростом раковины.

8. *Отношение высоты последнего оборота к высоте раковины (ВПО/В).* Данный параметр уменьшается с ростом раковины.

9. *Особенности тангент-линии* (линия обвода завитка). Эта линия может быть от слабовыпуклой до умеренновыпуклой.

При анализе морфометрических показателей изученные экземпляры были разделены на молодые (до четырех оборотов, в т. ч. протоконх) и

взрослые (от четырех и более оборотов). Такое разделение необходимо для того, чтобы корректно проводить сравнение с другими видами.

При описании протококхов использована терминология М. Шрёдера (Schröder, 1995). Изученный материал хранится в Естественно-научном музее Ульяновского государственного ун-та (ЕНМ УлГУ), колл. № 228. Выражаю благодарность А.В. Гужову (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН) за помощь в изготовлении фотографий на сканирующем микроскопе и И.А. Шумилкину за передачу для исследования нескольких раковин *Sulcoactaeon*.

ПОДКЛАСС OPISTHOBRANCHIA

ОТ РЯД CEPHALASPIDEA

НАДСЕМЕЙСТВО АСТЕОНОИДЕА D'ORBIGNY, 1843

СЕМЕЙСТВО BULLINIDAE GRAY, 1850

Род *Sulcoactaeon* Cossmann, 1895

Типовой вид — *Actaeonina striatosulcata* Zittel et Goubert, 1861; Франция (Глос, Нормандия); окфорд.

Диагноз. Раковины мелкие или средних размеров, от узко- до широкоовально-конических. Протококх обычно от коаксиального до медиоаксиального (редко почти трансаксиальный), состоит из полутора до почти двух оборотов, гладкий. Начало телеококха выражено в появлении спиральных бороздок. Обороты выпуклые, разделены глубоким, часто канальчатым швом. Последний оборот составляет не менее 0.65 высоты раковины. Скульптура представлена спиральными бороздками, обычно более узкими, чем промежутки между ними. Бороздки чаще всего извилистые или прямые, иногда ячеистые. Верхняя (подшовная) борозда в той или иной степени шире остальных бороздок. Бороздки в умбиликальной области всегда отличаются от вышележащих — они шире, часто сближены и обычно имеют хорошо заметные линии роста.

Линии нарастания прозоциртные, изогнутые от шва к центру основания. Пупок щелевидный, частично прикрытый краем колумеллярной части устья. Устье от узкого до широкого овально-ромбического, суженное сверху, закругленное и слегка отогнутое книзу. Палатальный край устья равномерно выпуклый.

Видовой состав. Помимо типового, еще 53 вида: *S. albineus* Beisel, 1983 из нижнего валанжина России (север Красноярского края); *S. bellireticulatus* Yu Wen, 1975 из мела Китая (Гималаи); *S. bojarkensis* Kaim et Beisel, 2005 из нижнего кимериджа России (север Красноярского края); *S. canalicularis* Beisel, 1983 из нижнего валанжина

России (север Красноярского края); *S. cinctus* (Rouillier, 1846) из волжского яруса Центральной России; *S. elongatus* (Rouillier, 1846) из волжского яруса Центральной России; *S. erratica* Gründel, 1997 из келловея Германии; *S. fallax* sp. nov. из нижнего баррема России (Поволжье); *S. grayensis* Maire, 1913 из титона Франции; *S. gerassimovi* sp. nov. из нижнего баррема России (Поволжье); *S. groenlandicus* (Spath, 1936) из волжского яруса Восточной Гренландии и Центральной России, волжского яруса — берриаса Средней Сибири; *S. haboensis* Szabó et Jaitly, 2019 из бата Индии; *S. imprimum* (Schulbert, Nützel et Gründel, 2013) из верхнего тоара и нижнего аалена Германии; *S. insuetus* sp. nov. из верхнего готерива России (Поволжье); *S. inusitata* (Gründel, 1997) из верхнего аалена Германии; *S. kremenkensis* sp. nov. из верхнего баррема России (Поволжье); *S. laevis* Gründel, Nützel et Schulbert, 2007 из нижнего аалена Германии; *S. latestriata* (Walther, 1951) из верхнего байоса — нижнего бата Германии; *S. lugdunensis* Riche, 1904 из байоса Франции; *S. ovoides* Cossmann, 1895 из баррема Франции (Лазурный берег); *S. opalinus* (Quenstedt, 1867) из средней юры Германии; *S. paucisulcata* (Gründel, 1997) из нижнего и среднего келловея Польши; *S. peroskianus* (d'Orbigny, 1845) из келловея — волжского яруса Центральной России и Южного Урала, келловея—кимериджа севера Красноярского края; *S. polivnensis* sp. nov. из верхнего готерива России (Поволжье); *S. polonicus* Kaim, 2004 из среднего бата Польши; *S. pulloides* (Hudleston, 1896) из нижнего бата—верхнего келловея Польши и Германии; *S. pullus* (Koch et Dunker, 1837) из бата Польши и верхнего аалена Германии; *S. rantera* Gründel, 2006 из верхнего бата (зона *discus*) Франции; *S. raresculpta* Gründel, 1997 из верхнего келловея Германии; *S. rigauxi* Cossmann, 1895 из средней юры (?бат—келловей) Польши; *S. rotundus* sp. nov. из верхнего готерива России (Поволжье); *S. sedgvi*ci (Philips, 1829) из нижней юры (верхний тоар)—средней юры (байос) Великобритании; *S. sendelbachensis* Nützel et Gründel, 2015 из верхнего плинсбаха Германии; *S. shumilkini* sp. nov. из верхнего готерива России (Поволжье); *S. simbirskensis* sp. nov. из нижнего баррема России (Поволжье); *S. subglossus* (Brauns, 1865) из верхнего байоса Германии; *S. tenuistriatus* Gerasimov, 1992 из волжского яруса (зона *nikitini*) Центральной России; *S. sulcata* (Gründel, 1997) из верхнего аалена Германии; *S. timanicus* Kaim et Beisel, 2005 из верхней юры России (Северный Тиман); *S. viadrinus* Schmidt, 1905 из верхнего оксфорда Польши и Германии; *S. wawalensis* Kaim, 2004 из верхнего валанжина Польши; *S. zelata* Bandel, Gründel et Maxwell, 2000 из нижней и средней юры Новой Зеландии; ?*S. atuelensis* (Gründel, 2001) из нижне-

го плинсбаха Аргентины; ?*S. dorsetensis* (Gründel et al., 2011) из верхнего плинсбаха (зона *marginatus*) Великобритании; ?*S. icaunensis* (Cotteau, 1854) из неокома Франции; *S. ?leblanci* (Loriol et Pellat, 1874) из портланда Франции; ?*S. minimus* Pčelincev, 1927 из нижнего альба России (Крым); ?*S. nereii* (d'Orbigny, 1847) из неокома Франции; ?*S. nereiformis* Pčelincev, 1927 из нижнего альба России (Крым); ?*S. phasianoides* (Lycett, 1863) из байоса–келловей Великобритании; ?*S. pulchella* (d'Orbigny, 1849) из байоса Франции (Кальвадос); ?*S. striata* (Piette, 1855) из нижнего байоса–верхнего бата Северной Германии; ?*S. transatlantica* (Behrendsen, 1891) из плинсбаха Чили; ?*S. uralicus* Kaim et Beisel, 2005 из валанжина России (Западная Сибирь).

С р а в н е н и е. *Sulcoactaeon* отличается от рода *Bullina* Ferussac, 1822 большей высотой последнего оборота по отношению к высоте раковины.

З а м е ч а н и я. В настоящей работе систематическое положение рода *Sulcoactaeon* принимается согласно представлениям М. Шрёдера, И. Грюнделя, А. Кайма и К. Банделя (Schröder, 1995; Gründel, 1997, 2007; Kaim, 2004; Bandel, 2018). Многие виды, ранее включавшиеся в состав *Parvulactaeon* Gründel, 1997 и *Ragactaeon* Gründel, 1997 (Gründel, 1997) перемещены в состав *Sulcoactaeon*.

Sulcoactaeon отличается от родов семейства *Acteonidae* со сходной скульптурой и обликом раковины (*Acteon* Montfort, 1810, *Tornatellaea* Conrad, 1860, *Ravniella* Rosenkrantz, 1970 и *Triploca* Tate, 1893) отсутствием складок в устье.

***Sulcoactaeon gerassimovi* Blagovetshenskiy, sp. nov.**

Sulcoactaeon wawalensis: Головинова, Гужов, 2009, с. 31, табл. 3, фиг. 4 [non *Sulcoactaeon wawalensis* Kaim, 2004].

На з в а н и е вида в память палеонтолога П.А. Герасимова.

Г о л о т и п – ЕНМ УлГУ, № 228/3; г. Ульяновск; нижний баррем, зона *Præoxyteuthis pugio*, слой бр-8.

О п и с а н и е (рис. 3, *a–u*). Раковина маленькая, до 8.3 мм высотой, овально-коническая, из четырех–шести быстро нарастающих слабо выпуклых оборотов с более или менее четкими спиральными бороздками. Обороты разделены канальчатым швом. Индекс “удлиненности” В/Д колеблется в пределах 1.41–1.79. Последний оборот составляет 0.78–0.89 высоты раковины. Показатель ШПО/ВНУ 2.16–3.5. Апикальный угол первых двух оборотов телеоконха 79°. По мере роста раковины плевральный угол быстро уменьшается, и у взрослых экземпляров составляет 60°. Тангент-линия выпуклая.

Протоконх коаксиальный, гладкий, из 1.6–1.8 оборотов. Начало телеоконха обозначено последовательным появлением сначала верхней борозды, а затем нижележащих спиральных бороздок. В общей сложности на завитке наблюдаются от двух до четырех бороздок, из них от одной до трех – на нижней половине оборота. На последнем обороте число бороздок варьирует от девяти до 19-ти, бороздки обычно занимают нижние 4/5 его поверхности. Верхняя борозда расположена сразу под швом, узкая, слабоизвилистая или почти прямая, в 1.2–2 раза шире нижележащих бороздок. Очень редко образуются две подшовные бороздки (рис. 3, *з, и*). Между верхней и нижележащими бороздками имеется широкий промежуток. Остальные бороздки тонкие, извилистые или почти прямые; от двух до пяти нижних бороздок становятся более широкими и сближенными, в них часто заметны линии нарастания в виде перемычек. Расстояние между бороздками в средней части последнего оборота одинаковое, оно в 9–13 раз больше ширины бороздок. Осевая скульптура представлена слабо прозоциртными линиями роста. Устье овальное или овально-ромбическое (ВУ/ШУ 1.9–2.57), суженное сверху и слегка расширенное и отогнутое книзу. Высота устья составляет 0.51–0.63 высоты раковины. Имеется пупок, частично закрытый отворотом колумеллярной части устья.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	В	Д	ВПО	ВУ	ШУ	ЧО	ЧБс	В/Д	ВПО/В	ВУ/В	ВУ/ШУ
228/1	8.3	4.9	6.5	4.5	2.0	6	1 + 11 + 7	1.70	0.78	0.54	2.25
228/2	7.3	4.8	–	–	–	5	1 + 8 + 4	1.57	–	–	–
228/3	6.9	3.9	5.5	3.8	1.5	5.2	1 + 10 + 4	1.79	0.8	0.56	2.57
голотип											
228/4	6.8	3.9	5.4	3.9	1.7	5	1 + 9 + 4	1.73	0.8	0.58	2.33
228/5	6.4	4.0	5.2	4.0	1.6	4.4	1 + 6 + 3	1.62	0.81	0.63	2.54
228/6	6.3	4.0	5.3	3.6	1.5	4.7	2 + 7 + 4	1.6	~0.85	~0.57	2.44

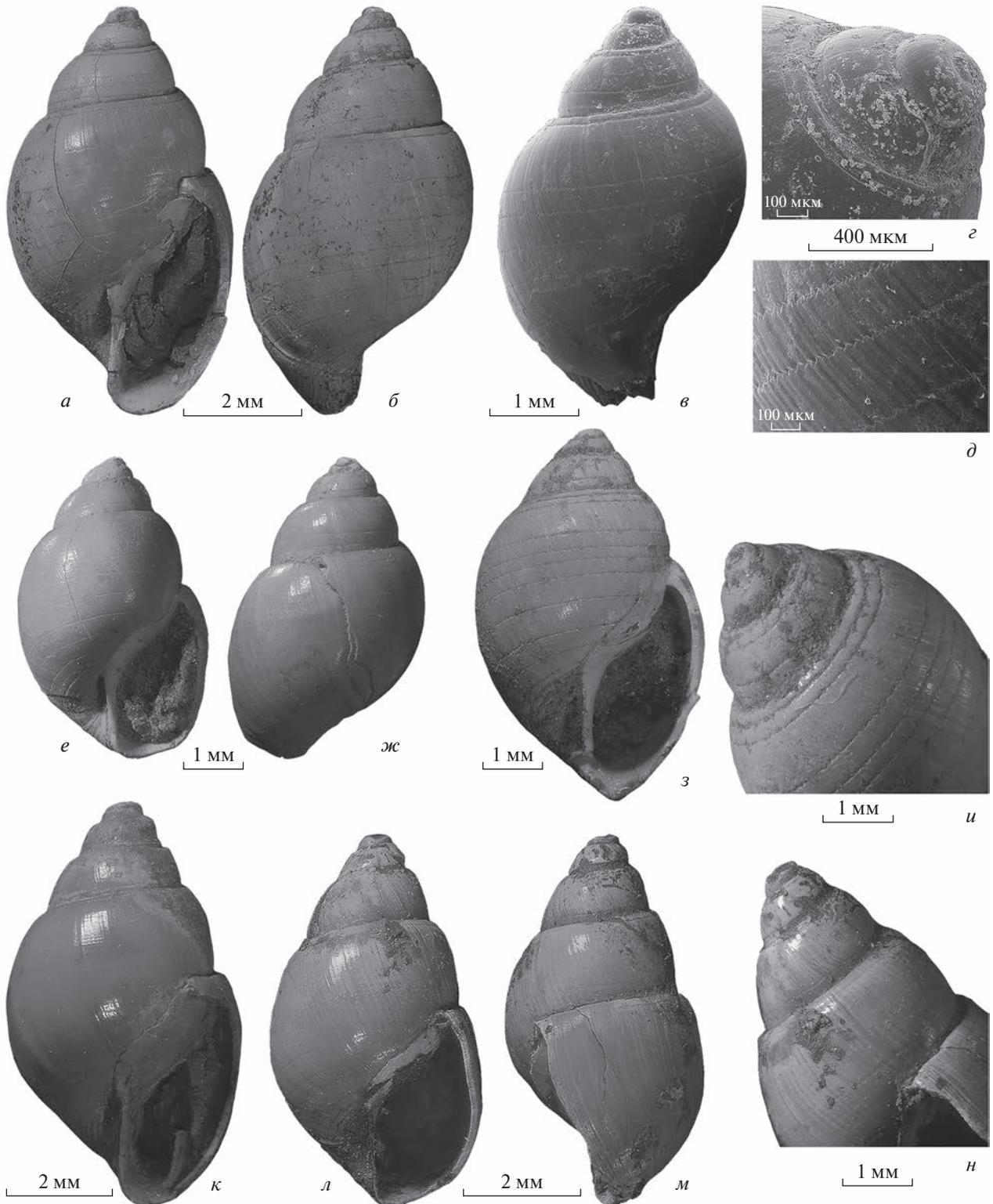


Рис. 3. Новые виды *Sulcoactaeon*: *a–u* – *S. gerassimovi* sp. nov.: *a, б* – голотип ЕНМ УлГУ, № 228/3 ($\times 10$): *a* – со стороны устья, *б* – со стороны, противоположной устью; *г*. Ульяновск; нижний баррем, зона *rugio*, слой бр-8; *в–д* – экз. ЕНМ УлГУ, № 228/15, молодая раковина с протоконхом: *в* – общий вид со стороны, противоположной устью ($\times 12$), *з* – протоконх и начальные обороты телеоконха ($\times 50$), *д* – фрагмент верхней части последнего оборота со скульптурой ($\times 50$); местонахождение и возраст те же; *е, ж* – экз. ЕНМ УлГУ, № 228/12 ($\times 10$): *е* – со стороны устья, *ж* – со стороны, противоположной устью; *с*. Кременки; верхний баррем, зона *lahuseni*, слой бр-10; *з, u* – экз. ЕНМ УлГУ, № 228/6: *з* – общий вид со стороны устья ($\times 10$), *u* – сверху со смещением ($\times 12$); местонахождение и возраст те же; *к–n* – *S. fallax* sp. nov.: *к* – экз. ЕНМ УлГУ, № 228/21, со стороны устья ($\times 9$); *л–n* – голотип ЕНМ УлГУ, № 228/27: *л* – со стороны устья ($\times 10$), *м* – со стороны палатального края устья ($\times 10$), *н* – верхняя часть раковины со стороны устья ($\times 12$); *г*. Ульяновск; нижний баррем, зона *jasikofiana*, слой бр-6.

Экз. №	В	Д	ВПО	ВУ	ШУ	ЧО	ЧБс	В/Д	ВПО/В	ВУ/В	ВУ/ШУ
228/7	6.1	3.9	5.0	3.2	1.5	4.7	1 + 11 + 3	1.56	0.82	0.53	2.1
228/8	6.1	3.7	5.0	3.4	1.4	3.7	1 + 5 + 4	1.63	0.81	0.56	2.37
228/9	5.7	3.2	4.4	3.0	1.3	5	1 + 5 + 3	1.74	0.78	0.55	2.31
228/10	5.4	3.3	4.3	3.1	1.2	4	1 + 10 + 2	1.64	0.79	0.56	2.47
228/11	5.1	3.1	4.3	3.1	1.2	4.2	1 + 9 + 2	1.66	0.84	0.61	2.53
228/12	5.1	3.2	4.1	2.7	1.4	4.5	1 + 6 + 3	1.61	0.81	0.51	1.9
228/13	5.0	3.0	4.0	2.7	1.1	4.5	1 + 8 + 3	1.65	0.79	0.54	2.49
228/14	4.7	2.9	3.7	2.6	1.2	4.5	1 + 5 + 3	1.62	0.8	0.56	2.18
228/15	4.5	2.8	—	—	—	5.2	1 + 7 + ?	1.64	—	—	—
228/16	4.5	2.8	3.7	2.6	1.1	4.5	1 + 5 + 3	1.62	0.83	0.59	2.49
228/17	4.0	2.7	3.4	2.3	1.1	4.5	1 + 8 + 3	1.52	0.84	0.58	2.17
228/18	3.7	2.5	3.1	2.2	1.0	3.7	1 + 7 + 2	1.49	0.84	0.61	2.24
228/19	3.0	2.2	~2.7	~1.9	~1.0	3.4	1 + 10 + 2	~1.41	~0.88	~0.62	~1.92

Сокращения: В — высота раковины, Д — диаметр, ВПО — высота последнего оборота, ВУ — высота устья, ШУ — ширина устья, ЧО — число оборотов, ЧБс — число борозд спиральных.

Примечание. В столбце ЧО (число оборотов) указано сохранившееся число оборотов. В случае полной сохранности, включая протоконх, цифра выделена полужирным.

Экз. ЕНМ УлГУ, №№ 228/1, 228/2, 228/4, 228/5, 228/9, 228/19: г. Ульяновск, зона *jasikofiana*, слой г-6; экз. ЕНМ УлГУ, №№ 228/3, № 228/7, 228/10, 228/11, 228/15: г. Ульяновск, зона *rugio*, слой бр-8; экз. ЕНМ УлГУ, №№ 228/6, 228/8, 228/12–14, 228/16–18: с. Кременки, зона *lahusenii*, слой бр-10.

Возрастные изменения. С появлением новых оборотов незначительно увеличивается стройность раковины (у молодых особей В/Д 1.41–1.49, у взрослых — 1.56–1.79), показатель ВПО/В уменьшается (0.84–0.89 и 0.78–0.85), и ширина верхней борозды по отношению к нижележащим бороздкам уменьшается. На последнем обороте взрослых особей ширина верхней борозды почти не отличается от нижележащих.

Изменчивость. Очень редко образуются две подшовные бороздки (рис. 3, з, и)

Сравнение. *S. gerassimovi* sp. nov. отличается от *S. wawalensis* (Kaim, 2004, с. 152–153, фиг. 130) большим числом бороздок в средней части последнего оборота (от пяти до 11-ти) и значительно большими размерами одновозрастных особей. От *S. erratica erratica* (Gründel, 1997, с. 186–187, табл. 4, фиг. 8, 9) новый вид отличается значительно меньшим промежутком между верхней и нижележащими бороздками, а также более редким размещением бороздок в средней части последнего оборота при их равном числе. От *S. erratica globosa* (Gründel, 1997, с. 187–188, табл. 4, фиг. 12–14, табл. 5, фиг. 1, 2) новый вид отличается более четким (канальчатым) швом,

меньшим значением ВПО/В у взрослых особей (0.78–0.85 против 0.9 у сравниваемого вида). От *S. pulloides* (Gründel, 1997, с. 186, табл. 3, фиг. 15, табл. 4, фиг. 1–7) новый вид отличается менее удлиненной взрослой раковиной (1.56–1.79 против 1.9 у *S. pulloides*) и наличием стабильного по ширине промежутка между верхней и нижележащими бороздками (у *S. pulloides* этот промежуток иногда почти равен расстоянию между нижележащими бороздками).

З а м е ч а н и я. Экз. из верхнего готерива Чувашии, определенный ранее как *S. wawalensis* (Головинова, Гужов, 2009, с. 31, табл. 3, фиг. 4), относится к *S. gerassimovi* sp. nov. Его раковина в средней части последнего оборота орнаментирована шестью бороздками, в то время как раковина *S. wawalensis* — только тремя. Авторы объясняют это различие учащением скульптуры с ростом раковины, так как считают ювенильным типовой материал *S. wawalensis*. Однако, по моим данным, после заложения верхней борозды, остальные появляются почти одновременно. С увеличением числа оборотов число бороздок почти не увеличивается, однако появляются немногочисленные вторичные бороздки в средней части последнего оборота и две–три (редко четыре) бороздки близ пупка. Кроме того, форму, описанную Каймом, нельзя считать ювенильной, поскольку она состоит из 4.5 оборотов, это скорее очень маленькая (1.95 мм), но почти взрослая раковина. Одновозрастные раковины описываемого вида при 4.5 оборотах имеют высоту около 5 мм. Также

есть сомнения в правильности определения возраста экземпляра из Чувашии, так как автором не обнаружена подобная форма в готериве. *S. gerasimovi* является массовым видом в барреме Среднего Поволжья, поэтому высока вероятность, что чувашский материал того же возраста.

Распространение. Нижний и верхний баррем Среднего Поволжья.

Материал. 120 экз. из слабопесчанистой глины нижнего баррема и алевритистой глины верхнего баррема (42 — зона *Praeoxyteuthis jaskofiana*, г. Ульяновск; 35 — зона *Praeoxyteuthis pugio*, г. Ульяновск; 43 — зона *Oxyteuthis lahuseni*, с. Кременки).

Sulcoactaeon fallax Blagovetshenskiy, sp. nov.

Название вида *fallax lam.* — обманчивый.

Голотип — ЕНМ УлГУ, № 228/27; г. Ульяновск; нижний баррем, зона *Praeoxyteuthis jaskofiana*, слой бр-б.

Описание (рис. 3, *к–н*). Раковина небольшая, до 7.7 мм высотой, овально-коническая, из четырех–шести быстро нарастающих слабых оборотов. Обороты разделены канальчатым швом, покрыты на телеоконхе очень мелкими и часто нерегулярно расположенными спиральными бороздками. Индекс “удлиненности” В/Д колеблется в пределах 1.55–1.82. Последний оборот составляет 0.73–0.81 высоты раковины. Показатель ШПО/ВНУ 1.87–2.86. Апикальный

угол двух оборотов телеоконха 95°. По мере роста раковины плевральный угол быстро уменьшается, и у взрослых экземпляров составляет 50°–55°. Тангент-линия выпуклая.

Протоконх коаксиальный, гладкий, состоит примерно из 1.5–2 оборотов. На завитке видно три–пять бороздок, из них две–четыре — непосредственно над швом. На последнем обороте 4–15 бороздок. Бороздки извилистые, очень тонкие и неглубокие, нередко часть из них выполаживается, из-за чего оставшиеся бороздки распределены крайне неравномерно. Иногда бороздки на последнем обороте исчезают, кроме верхней и двух–пяти нижних. Поэтому ширина промежутка между верхней и нижележащими бороздками на последнем обороте сильно варьирует. Верхняя бороздка несколько глубже и шире остальных, но иногда и она почти незаметна. На последнем обороте нижние две–пять бороздок шире бороздок в средней части оборота и чаще расположены, иногда в них заметны линии нарастания в виде слабых перемычек. Осевая скульптура представлена лишь слабо прозоциртными линиями роста. Устье овальное или овально-ромбическое (ВУ/ШУ 2.08–2.9), суженное кверху, и слегка расширенное и отогнутое книзу. Высота устья составляет 0.5–0.65 высоты раковины. Имеется пупок, частично закрытый колумеллярным краем устья.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	В	Д	ВПО	ВУ	ШУ	ЧО	ЧБс	В/Д	ВПО/В	ВУ/В	ВУ/ШУ
228/20	7.7	4.7	6.1	4.3	2.0	5	1 + 10 + ?	1.63	0.79	0.55	2.1
228/21	7.6	4.4	6.0	4.1	—	5	1 + 0* + 4	1.76	0.77	0.53	—
228/22	7.6	4.6	5.6	4.0	1.9	6	1 + 0* + 5	1.7	0.73	0.53	2.08
228/23	7.2	3.9	5.9	—	—	4	1 + 10 + 4	1.9	0.81	—	—
228/24	6.9	4.5	5.6	4.5	2.0	4	1 + 11 + 2	1.55	0.81	0.65	2.25
228/25	6.9	3.8	5.3	3.4	1.6	5.3	1 + 0* + 3	1.82	0.77	0.50	2.1
228/26	6.7	3.8	5.0	3.5	1.6	5.2	1 + 5** + 2	1.74	0.74	0.52	2.2
228/27	6.3	3.7	4.9	3.4	1.5	4	1 + 5** + 4	1.75	0.76	0.53	2.2
голотип											
228/28	6.2	3.5	4.9	3.4	1.4	4.8	1 + 9 + 4	1.76	0.79	0.55	2.5
228/29	6.1	3.5	4.9	3.3	1.2	4.4	1*** + 0* + 3	1.74	0.8	0.55	2.9
228/30	5.9	3.5	—	—	—	5	1 + 0* + 3	~1.64	—	—	—

* Борозды в средней части последнего оборота редуцированы.

** Некоторые борозды на боковой стороне последнего оборота выпадают, поэтому оставшиеся распределены крайне неравномерно.

*** Верхняя подшовная бороздка отчетливо видна лишь на начальных оборотах.

С р а в н е н и е. От *S. gerassimovi* sp. nov. новый вид отличается очень тонкими и неглубокими бороздками, их переменным числом, зачастую их неравномерным распределением, а также нестабильным промежутком под верхней бороздой.

S. fallax sp. nov. очень напоминает *S. garesculpta* (Gründel, 1997, с. 189–190, табл. 5, фиг. 5–10), однако отличается отсутствием подшовной борозды у последнего.

М а т е р и а л. 11 экз. из типового местонахождения.

Sulcoactaeon simbirskensis Blagovetshenskiy, sp. nov.

Н а з в а н и е вида от г. Симбирск (прежнее название г. Ульяновск).

Г о л о т и п – ЕНМ УлГУ, № 228/31; г. Ульяновск; нижний баррем, зона *Præoxyteuthis jasikofiana*, слой бр-6.

О п и с а н и е (рис. 4, а–в). Раковина маленькая, 3.1 мм в высоту, широкоовально-коническая, из пяти–шести быстро нарастающих выпуклых оборотов, разделенных канальчатым швом.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	В	Д	ВПО	ВУ	ШУ	ЧО	ЧБс	В/Д	ВПО/В	ВУ/В	ВУ/ШУ
228/31 голотип	3.1	2.5	2.8	2.2	1.2	3.3	1 + 12 + 1	1.27	0.91	0.69	1.81

С р а в н е н и е. От остальных видов отличается широкоовальной раковиной, относительно широкими почти прямыми или слабоизвилистыми бороздками.

М а т е р и а л. Голотип.

Sulcoactaeon kremenkensis Blagovetshenskiy, sp. nov.

Н а з в а н и е вида по типовому местонахождению – с. Кременки.

Г о л о т и п – ЕНМ УлГУ, № 228/35; Ульяновская обл., с. Кременки; верхний баррем, зона *Oxyteuthis lahuseni*, слой бр-10.

О п и с а н и е (рис. 4, г–з). Раковина маленькая, до 5 мм высотой, овально-коническая, из трех–пяти быстро нарастающих слабо выпуклых оборотов, разделенных широко канальчатым швом. Обороты покрыты четкими и глубокими спиральными бороздками. Индекс “удлиненности” В/Д колеблется в пределах 1.29–1.68. Последний оборот составляет 0.85–0.91 высоты раковины. Показатель ШПО/ВНУ 1.85–2.56. Апикальный угол первых двух оборотов телеоконха 79°. По мере роста раковины плевральный угол

Индекс В/Д 1.27, последний оборот составляет 0.91 высоты раковины, показатель ШПО/ВНУ 3.3. Апикальный угол первых двух оборотов 95°. Плевральный угол составляет 88°. Тангент-линия слабо выпуклая.

Протоконх коаксиальный, гладкий, состоит примерно из 1.5 оборотов. На завитке видны четыре бороздки, из них три непосредственно над швом. На последнем обороте 14 бороздок, они занимают нижние 9/10 последнего оборота. Верхняя бороздка расположена сразу ниже шва, имеет более или менее ровные края, на ее дне видны линии нарастания. Она немного шире и глубже остальных бороздок, от которых отделена широким промежутком. Прочие бороздки довольно широкие, слабоизвилистые или почти прямые, на основании чуть чаще расположенные. В области пупка одна–две нижние бороздки становятся шире. Осевая скульптура представлена слабопрозоциртными линиями роста. Устье овально-ромбическое (ВУ/ШУ 1.81). Высота устья составляет 0.69 высоты раковины. Имеется пупок, частично закрытый колумеллярным краем устья.

уменьшается, и у взрослых экземпляров составляет 71°. Тангент-линия слабо выпуклая.

Протоконх коаксиальный, гладкий, состоит примерно из 1.5–2 оборотов. На завитке обычно видно три–четыре, редко пять бороздок, из которых две–три непосредственно над швом. На последнем обороте 12–18 бороздок, которые обычно занимают нижние четвертые его высоты. Верхняя бороздка расположена сразу под швом; она в два–три раза шире других бороздок, слабо вогнутая и имеет перемычки, последние образованы линиями нарастания. Края борозды обычно зазубренные или извилистые. Между верхней и нижележащими бороздками имеется широкий промежуток. Иногда образуются две подшовные бороздки, причем верхняя широкая, а нижняя узкая и тоже извилистая (рис. 4, ж, з). Бороздки нижних трех четвертей последнего оборота тонкие, глубокие, сильно извилистые, и лишь от двух до пяти нижних из них становятся значительно шире. Последние по краям ровные или зазубренные, в них обычно заметны линии нарастания. Ширина промежутков между бороздками в средней части последнего оборота в четыре–пять раз превышает ширину бороздок. Осевая скульпту-

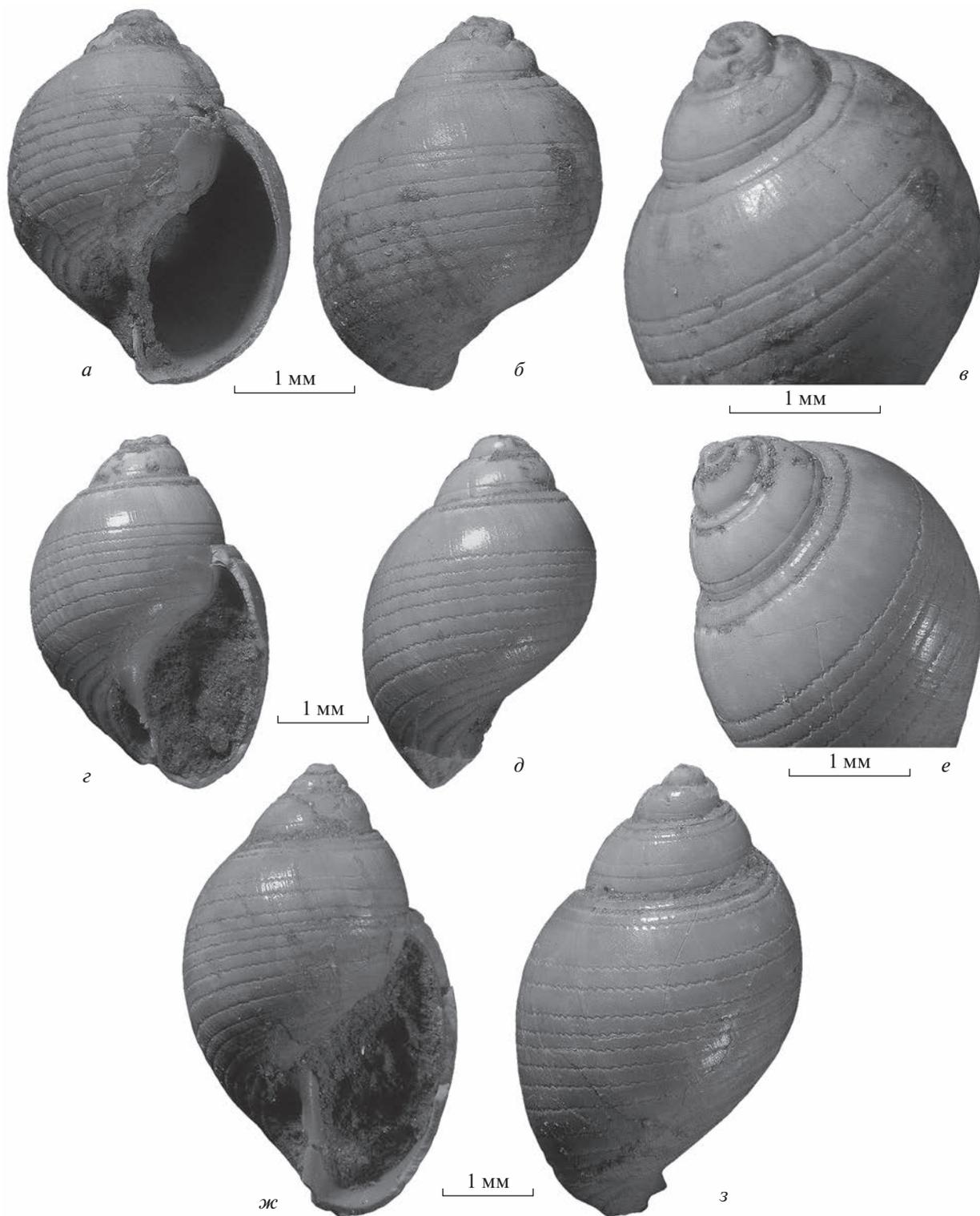


Рис. 4. Новые виды *Sulcoactaeon*: *a–v* – *S. simbirskensis* sp. nov., голотип ЕНМ УлГУ, № 228/31: *a* – со стороны устья ($\times 20$), *b* – со стороны, противоположной устью ($\times 20$), *v* – сверху со смещением ($\times 25$); г. Ульяновск; нижний баррем, зона *jasikofiana*, слой бр-6; *z–z* – *S. kremenkensis* sp. nov.: *z–e* – голотип ЕНМ УлГУ, № 228/35: *z* – со стороны устья ($\times 15$), *d* – со стороны, противоположной устью ($\times 15$), *e* – сверху со смещением ($\times 20$); *zh, z* – экз. ЕНМ УлГУ, № 228/32 ($\times 15$): *zh* – со стороны устья, *z* – со стороны, противоположной устью; с. Кременки; верхний баррем, зона *lahuseni*, слой бр-10.

ра представлена прозоциртными линиями роста, образующими перемишки в широких бороздках. Устье овальное или овально-ромбическое (ВУ/ШУ 1.85–2.64), суженное кверху и

слегка расширенное книзу. Высота устья составляет 0.62–0.70 высоты раковины. Имеется пупок, частично прикрытый колумеллярным краем устья.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	В	Д	ВПО	ВУ	ШУ	ЧО	ЧБс	В/Д	ВПО/В	ВУ/В	ВУ/ШУ
228/32	5.0	3.0	4.2	3.2	1.3	4.2	2* + 12 + 4	1.68	0.85	0.63	2.55
228/33	4.6	2.9	3.9	~3.0	1.2	3.5	1 + 8 + 5	1.58	0.85	0.64	2.64
228/34	4.5	2.8	—	—	—	3.5	1 + 8 + 4	1.55	—	—	—
228/35 голотип	3.9	2.6	3.4	2.4	1.2	3.2	1 + 10 + 2	1.49	0.87	0.62	1.94
228/36	3.6	2.5	3.0	—	—	4.1	1 + 8 + 3	1.44	0.87	—	—
228/37	2.1	1.6	1.9	1.5	0.8	2.4	1 + 9 + 3	1.29	0.91	0.70	1.85

* Имеются две подшовные борозды, верхняя более широкая.

Возрастные изменения. С возрастом увеличивается стройность раковины (от В/Д 1.29 у молодых раковин до 1.44–1.68 у взрослых) и несколько уменьшается показатель ВПО/В (соответственно 0.91 и 0.85–0.87).

Изменчивость. У некоторых экз. (№ 228/36) все спиральные бороздки почти прямые или слабоизвилистые.

Сравнение. *S. kremenkensis* sp. nov. отличается от *S. gerasimovi* sp. nov. в два–три раза большей шириной верхней борозды по сравнению с таковой у остальных бороздок, более глубокими, сильно извилистыми и четкими бороздками, а также в среднем менее стройной взрослой раковиной (В/Д 1.49–1.68 против 1.52–1.79 у *S. gerassimovi* sp. nov.). От *S. polonicus* (Kaim, 2004, с. 153–154, фиг. 131) отличается стабильно широким промежутком между верхней и нижележащими бороздками, их извилистостью (у *S. polonicus* они почти прямые). От *S. pullus* (Gründel, 1975, с. 782, 786, 787, фиг. 14) отличается широкой верхней бороздой и стабильным промежутком под ней (у *S. pullus* на месте промежутка расположена ослабленная бороздка). От *S. erratica erratica* (Gründel, 1997, с. 186–187, табл. 4, фиг. 8, 9) отличается значительно меньшим интервалом между верхней и нижележащими бороздками, широкой верхней бороздой и более глубокими и отчетливыми бороздками.

Материал. 6 экз. из типового местонахождения.

Sulcoactaeon insuetus Blagovetshensky sp. nov.

Название вида *insuetus* lat. — необычный.

Голотип — ЕНМ УлГУ, № 228/38; Ульяновская обл., 3 км к юго-востоку от с. Новая Беденьга; верхний готерив, зона *Spreetoniceras versicolor*, слой г-6.

Описание (рис. 5, а–в). Раковина очень маленькая, 2.2 мм высотой, широко-овально-коническая (В/Д 1.39). Состоит примерно из 3.5 быстро нарастающих выпуклых оборотов. Последний оборот составляет 0.9 высоты раковины. Показатель ШПО/ВНУ 2.95. Плевральный угол 67°.

Протоконх коаксиальный, гладкий, состоит примерно из 1.5 оборотов. Начало телеоконха обозначено появлением верхней борозды, через 0.2–0.3 оборота формируются остальные бороздки. На оборотах завитка видны три–четыре бороздки, на последнем обороте 17 бороздок. Верхняя бороздка расположена у самого шва, она в четыре–пять раз шире нижележащих бороздок. Расстояния между бороздками варьируют, но в четыре–восемь раз шире бороздок. В верхней и частично средней части последнего оборота бороздки извилистые, ниже они приобретают ячеистый вид, а в области пупка пять бороздок становятся более сближенными, глубокими и широкими, без ячей. Шов широко канальчатый. Осевая скульптура представлена слабо прозоциртными линиями роста. Устье широкое, овально-ромбическое или полулунное (ВУ/ШУ 1.72), его высота составляет 0.67 высоты раковины. Пупок хорошо выражен, частично закрыт колумеллярным краем устья.

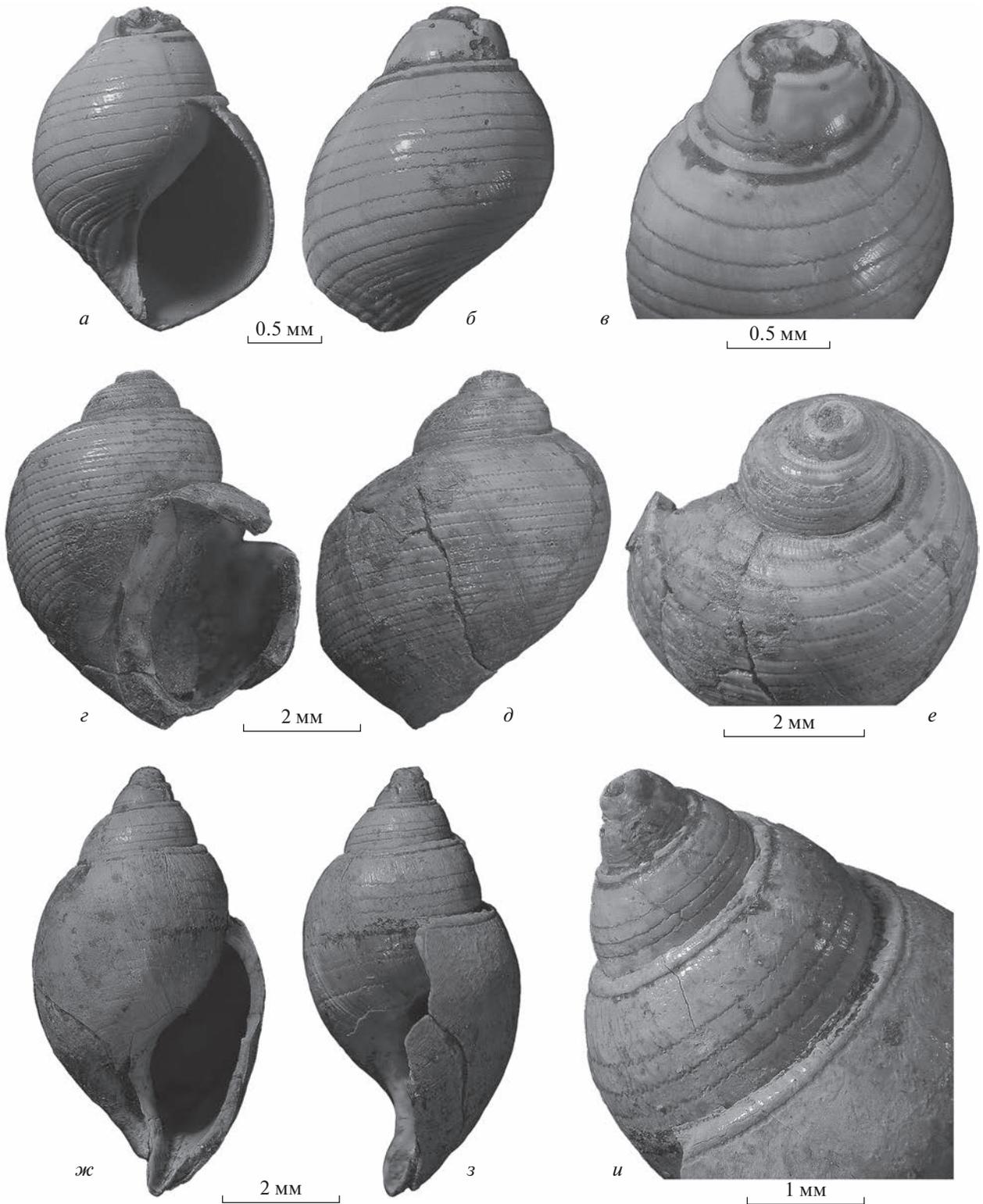


Рис. 5. Новые виды *Sulcoactaeon*: *a–в* – *S. insuetus* sp. nov., голотип ЕНМ УлГУ, № 228/38: *a* – со стороны устья ($\times 25$), *б* – со стороны, противоположной устью ($\times 25$), *в* – сверху со смещением ($\times 35$); Ульяновская обл., с. Новая Беденьга; верхний готерив, зона *versicolor*, слой г-6; *г–е* – *S. rotundus* sp. nov., голотип ЕНМ УлГУ, № 228/39: *г* – со стороны устья ($\times 10$), *д* – со стороны, противоположной устью ($\times 10$), *е* – сверху со смещением ($\times 12$); возраст и место сбора те же, уровень Г5; *ж–и* – *S. polivnensis* sp. nov., голотип ЕНМ УлГУ, № 228/40: *ж* – со стороны устья ($\times 10$), *з* – со стороны палатального края устья ($\times 10$), *и* – сверху со смещением ($\times 20$); Ульяновская обл., пос. Поливно; верхний готерив, зона *decheni*, слой г-14.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	В	Д	ВПО	ВУ	ШУ	ЧО	ЧБс	В/Д	ВПО/В	ВУ/В	ВУ/ШУ
228/38 голотип	2.2	1.6	2.1	1.5	0.9	2.5	1+11+5	1.39	0.90	0.67	1.72

Сравнение. *S. insuetus* sp. nov. отличается от *S. kremenkensis* sp. nov. отсутствием широкого промежутка под верхней бороздой и относительно нерегулярно расположенными нижележащими бороздками. От *S. polonicus* (Kaim, 2004, с. 153–154, фиг. 131) из среднего бата Польши отличается разными расстояниями между бороздками и более широкой раковиной (В/Д 1.39 против 1.52 у *S. polonicus*). От *S. pullus* (Gründel, 1975, с. 782, 786, 787, фиг. 14) из бата Польши отличается более широкой раковиной (В/Д 1.39 против 1.63 у сравняемого вида) и широкой верхней бороздой (у *S. pullus* она по ширине почти неотличима от нижележащих бороздок). От *S. peroskianus* (Gründel, Mitta, 2013, табл. 7, фиг. 15–17) из келловей (зона calloviense) России отличается меньшим числом бороздок (17 против примерно 33–37 у *S. peroskianus*) и менее стройной раковиной.

Материал. Голотип.

Sulcoactaeon rotundus Blagovetshenskiy, sp. nov.

Название вида *rotundus* *лат.* — круглый, шаровидный.

Голотип — ЕНМ УлГУ, № 228/39; Ульяновская обл., 3.6 км к юго-востоку от с. Новая Беденьга; верхний готерив, зона *Spreetoniceras versicolor*, уровень Г5.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	В	Д	ВПО	ВУ	ШУ	ЧО	ЧБс	В/Д	ВПО/В	ВУ/В	ВУ/ШУ
228/39 голотип	6.1	5.0	5.4	3.6	—	3.3	21	1.23	0.89	0.59	1.63

Сравнение. От большинства видов *Sulcoactaeon* отличается совокупностью признаков: широкой овально-конической, почти шаровидной раковиной, большим количеством бороздок и их ячеистым видом. От *S. rantera* (Gründel, 2006, с. 15, табл. 5, фиг. 9–13), также имеющего широкую овально-коническую раковину, отличается более округлой формой [В/Д 1.23 против 1.37 у *S. rantera* (голотип, фиг. 9–11)], большим числом бороздок на последнем обороте (21 против 9–11 у сравняемого вида), большим значением ВПО/В (0.89 против 0.83) и значительно большими размерами.

Материал. Голотип.

Описание (рис. 5, *г–е*). Раковина маленькая, до 6.1 мм высотой, широко овально-коническая, почти шаровидная, примерно из четырех быстро нарастающих выпуклых оборотов, разделенных широким канальчатым швом. Индекс В/Д 1.23, последний оборот составляет 0.89 высоты раковины, показатель ШПО/ВНУ 2.82. Плевральный угол 84°. Тангент-линия слабовыпуклая.

На оборотах завитка видно семь–восемь, а на последнем обороте — 21 спиральная бороздка. Бороздки довольно неравномерно распределены по поверхности последнего оборота: более разрежены в его средней части и сгущаются в верхней и нижних частях. Ширина промежутков между бороздками в четыре–девять раз превышает ширину бороздок. Бороздки состоят из округло-квадратных, округло-прямоугольных или овальных ячеек. Две верхние бороздки в 2.5–3 раза шире бороздок средней части оборота, а три нижние — лишь немного шире последних. Хорошо выражено закругленное плечо оборота из-за развития широкой пришовной площадки. Осевая скульптура представлена проциртными линиями роста. Устье широкоовальное (ВУ/ШУ 1.63). Высота устья составляет 0.59 высоты раковины. Имеется пупок, отчасти закрытый колумеллярным краем устья.

Sulcoactaeon polivnensis Blagovetshenskiy, sp. nov.

Название вида — от пос. Поливно.

Голотип — ЕНМ УлГУ, № 228/40; Ульяновская обл., 2.4 км вниз по реке от пос. Поливно; верхний готерив, зона *Simbirskites decheni*, слой г-14.

Описание (рис. 5, *ж–и*). Раковина маленькая, до 7.3 мм в высоту, узкая, овально-коническая, из четырех–шести быстро нарастающих слабовыпуклых оборотов, орнаментированных более или менее четкими спиральными бороздками. Обороты разделены канальчатым швом. Индекс “удлиненности” В/Д 1.39–1.84. Последний оборот составляет 0.82 высоты раковины. Показатель ШПО/ВНУ 2.75–3.15. Апикальный угол первых двух оборотов телеоконха 70°. По мере ро-

ста раковины плевроальный угол быстро уменьшается, и у взрослых экземпляров составляет 56° . Тангент-линия выпуклая.

Протоконх коаксиальный, гладкий, примерно из 1.5 оборотов. Начало телеоконха выражено в появлении спиральных борозд. Сначала формируется верхняя борозда, затем остальные. На завитке видны три–четыре бороздки, из которых одна непосредственно над швом. На последнем обороте 12–13 бороздок, которые занимают, главным образом, нижние 9/10 его поверхности. Верхняя бороздка, расположенная сразу под швом, имеет слабоволнистые края. Она в два–три

раза шире нижележащих извилистых бороздок и отделена от них широким промежутком. Самые нижние три–четыре бороздки становятся шире и ближе. Бороздки в средней части последнего оборота разделены разными промежутками, которые в 1.5–6.5 раза шире бороздок. Осевая скульптура представлена слабо прозоциртными линиями роста, образующими перемычки в нижних бороздках. Устье взрослого экземпляра узкое, овально-ромбическое (ВУ/ШУ 3.1). Высота устья составляет 0.61–0.68 высоты раковины. Имеется пупок, отчасти закрытый колумеллярным краем устья.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	В	Д	ВПО	ВУ	ШУ	ЧО	ЧБс	В/Д	ВПО/В	ВУ/В	ВУ/ШУ
228/40 голотип	7.3	4.0	6.0	4.5	1.4	4.3	1 + 8 + 4	1.84	0.82	0.61	3.1
228/41	2.3	1.62	1.9	1.5	0.8	2.8	1 + 8 + 3	1.39	0.82	0.68	1.97

Экз. ЕНМ УлГУ, № 228/41 – верхний готерив, зона decheni, слой г-12; Ульяновская обл., в 1.5 км вниз по реке от пос. Поливно.

Возрастные изменения. По мере роста раковины увеличивается показатель “удлиненности” В/Д (у молодой особи – 1.39, у взрослой – 1.84).

Сравнение. От *S. kremenkensis* sp. nov. отличается более стройной взрослой раковиной (В/Д 1.84 против 1.49–1.68 у *S. kremenkensis*). От *S. gerassimovi* sp. nov. из баррема Ульяновского Поволжья отличается большей шириной верхней борозды по отношению к таковой у остальных бороздок и более стройными взрослыми раковинами (В/Д 1.84 против 1.52–1.79 у *S. gerassimovi*).

Материал. Два экз. из слабопесчанистой глины верхнего готерива, зона Simbirskites decheni; Ульяновская обл., берег р. Волги ниже пос. Поливно.

Sulcoactaeon shumilkini Blagovetshenskiy sp. nov.

Название вида – в честь палеонтолога И.А. Шумилкина.

Голотип – ЕНМ УлГУ, № 228/42; Ульяновская обл., 2.5 км к югу от пос. Поливно; верхний готерив, зона Simbirskites decheni, слой г-12.

Описание (рис. 6). Раковина маленькая, до 8.5 мм в высоту, овально-коническая, состоит из 4–5.5 быстронарастающих, слабовыпуклых оборотов, покрытых спиральными бороздками. Обороты разделены ширококанальчатым швом со слабовогнутым дном. Индекс “удлиненности”

В/Д 1.51–1.84. Последний оборот составляет 0.78–0.85 высоты раковины. Показатель ШПО/ВНУ 2.17–3.22. Апикальный угол первых двух оборотов 80° . С ростом раковины плевроальный угол постепенно уменьшается, и у взрослой раковины составляет 52° . Тангент-линия слабо-выпуклая.

Протоконх коаксиальный, гладкий, состоит примерно из 1.5 оборотов. Начало телеоконха выражено в появлении спиральных борозд. Первой закладывается верхняя (подшовная) борозда, через 0.3 оборота появляются остальные борозды. На первом обороте телеоконха видно четыре или пять борозд, затем их число возрастает до семи за счет возрастания величины переноса оборота. На последнем обороте от 15 до 20 спиральных бороздок, которые довольно равномерно покрывают его поверхность. Верхняя бороздка немного шире остальных, она извилистая или имеет волнистые края. Нижележащие бороздки более тонкие и извилистые, около пупка внезапно сменяются тремя–четырьмя широкими, довольно глубокими и несколько сближенными бороздами. Промежутки между бороздками в средней части последнего оборота в 2–3.5 раза шире бороздок. Осевая скульптура представлена слабо прозоциртными линиями роста и очень тонкими перемычками в широких бороздах и в ширококанальчатом шве. Устье овально-ромбическое (ВУ/ШУ 1.89–2.52). Высота устья составляет 0.52–0.64 высоты раковины. Имеется пупок, отчасти закрытый колумеллярным краем устья.

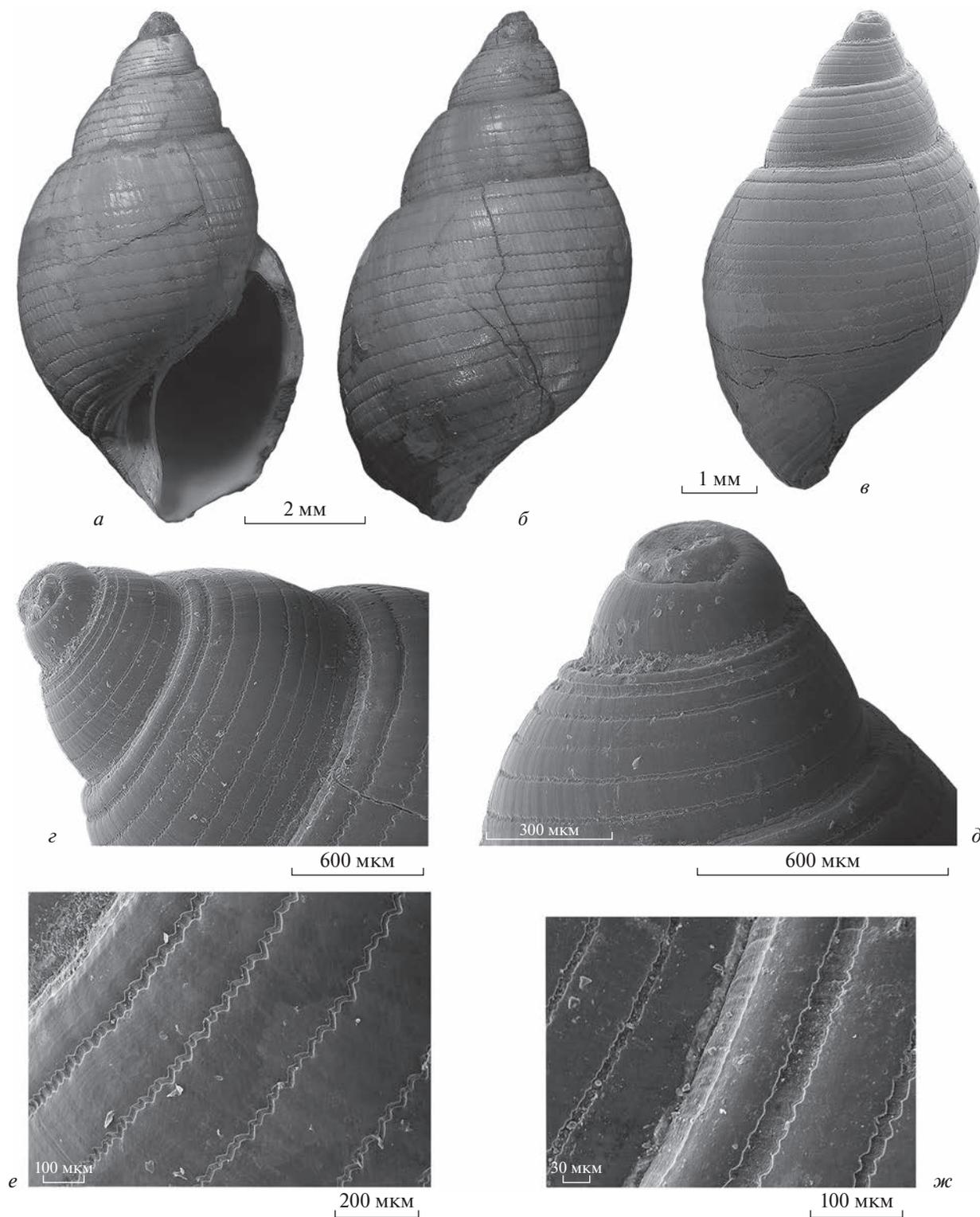


Рис. 6. *Sulcoactaeon shumilkini* sp. nov.: *а, б* – голотип ЕНМ УлГУ, № 228/42 ($\times 10$): *а* – со стороны устья, *б* – со стороны, противоположной устью; Ульяновская обл., пос. Поливно; верхний готерив, зона *decheni*, слой г-12; *е–ж* – экз. ЕНМ УлГУ, № 228/43: *в* – со стороны, противоположной устью ($\times 15$), *г* – верхняя часть раковины ($\times 35$), *д* – протоконх и начальные обороты телеоконха, *е* – фрагмент поверхности раковины со скульптурой на последнем обороте, слева сверху виден шов ($\times 70$), *ж* – фрагмент поверхности раковины со скульптурой на предпоследнем и вышележащем оборотах ($\times 150$); г. Ульяновск; верхний готерив, зона *decheni*, слой г-13.

Размеры в мм:

№	В	Д	ВПО	ВУ	ШУ	ЧО	ЧБс	В/Д	ВПО/В	ВУ/В	ВУ/ШУ
228/42 голотип	8.5	4.8	6.7	4.5	2.0	5.1	15 + 4	1.78	0.78	0.52	2.31
228/43	6.4	3.6	5.3	4.1	1.6	4.1	17 + 3	1.80	0.83	0.64	2.52
228/44	6.3	3.4	5.2	—	—	4.5	11 + 4	1.84	0.82	—	—
228/45	5.3	3.4	4.2	2.9	1.5	4	14 + 3	1.56	0.80	0.55	1.88
228/46	3.7	2.5	3.2	2.3	1.1	3	15 + 3	1.51	0.85	0.62	1.99

Голотип и экз. ЕНМ УлГУ, № 228/46 — Ульяновская обл., 2.5 км к югу от пос. Поливно; слой г-12; экз. ЕНМ УлГУ, № 228/43–45 — Ульяновская обл., 1.5 км к югу от пос. Поливно; слой г-13.

Возрастные изменения. Степень извилистости бороздок увеличивается с ростом раковины (на третьем–четвертом обороте спиральные бороздки почти прямые, затем становятся все более извилистыми). Верхняя борозда также меняется: сначала она имеет прямые края, которые позже становятся волнистыми, а на последнем обороте борозда может стать извилистой (рис. 6, в–ж). На начальных оборотах телеоконха верхняя борозда втрое шире нижележащих бороздок, тогда как на последнем обороте ширина всех бороздок выравнивается.

Изменчивость. Число спиральных борозд на ПО в среднем 18–20, но иногда уменьшается до 15. Показатель “удлиненности” В/Д у взрослых особей варьирует от 1.56 до 1.84.

Сравнение. Новый вид отличается от большинства видов Sulcoactaeon отсутствием широкого промежутка между верхней и нижележащими бороздками. От *S. haboensis* Szabó et Jaitly, 2019 отличается меньшим значением ВПО/В взрослых особей (0.78–0.83 против 0.86–0.88 у *S. haboensis*), извилистыми бороздками и их меньшим числом на последнем обороте (15–20 против примерно 25 у *S. haboensis*).

Материал. 5 экз. из слабопесчанистой глины верхнего готерива, зона Simbirskites decheni; Ульяновская обл., берег р. Волга ниже пос. Поливно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Благовещенский И.В. Заднежаберные брюхоногие моллюски нижнемеловых отложений Ульяновского Поволжья и их значение для стратиграфии // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии: Матер. Шестого Всеросс. совещ. с международным участием (10–15 сентября 2012 г., г. Геленджик). Краснодар: Кубанский гос. ун-т, 2012. С. 51–55.

Благовещенский И.В. Заднежаберные брюхоногие моллюски из нижнего мела Ульяновского Поволжья. 1.

Род Tornatellaea Conrad // Палеонтол. журн. 2017. № 1. С. 34–41.

Благовещенский И.В., Шумилкин И.А. Брюхоногие моллюски из готеривских отложений Ульяновского Поволжья. 1. Семейство Aporrhaidae // Палеонтол. журн. 2006. № 1. С. 33–42.

Благовещенский И.В., Шумилкин И.А. Брюхоногие моллюски семейства Aporrhaidae из нижнемеловых отложений Ульяновского Поволжья // Палеонтол. журн. 2012. № 4. С. 16–26.

Головинова М.А., Гужов А.В. Раннемеловые гастроподы Среднего и Нижнего Поволжья из коллекции П.А. Герасимова // Палеонтол. журн. 2009. № 5. С. 31–36.

Bandel K. A glimpse into the Jurassic gastropods of the shallow sea with description of Mid-Jurassic species of Madagascar (Sakaraha) and their relation to species of similar age in Europe and elsewhere // Freiburger Forschungshefte. Reihe C. 2016. № 550. S. 137–203.

Cossmann M. Essais de paléoconchologie comparée. Livr. 1. P.: Chez l'auteur et Comptoir géol., 1895. 159 p.

Gründel J. Gastropoden aus dem Dogger. IV. Euomphaliidae, Pseudomelaniidae, Neritidae, Pyramidellidae und Actaeonidae // Z. geol. Wiss. 1975. Jh. 3. H. 6. S. 777–787.

Gründel J. Heterostropha (Gastropoda) aus dem Dogger Norddeutschlands und Nordpolens. III. Opisthobranchia // Berliner geowiss. Abh. Reihe E. 1997. Bd 25. S. 177–223.

Gründel J. Gastropoden aus dem oberen Bathonium von Lus-sur-Mer/Calvados (Normandie, Frankreich): III. Heterostropha // Freiburger Forschungshefte. Reihe C. 2006. № 511. S. 1–30.

Gründel J., Mitta V. Gastropoden aus dem Untercallovium des Unzha-Beckens (Zentralrussland) // Freiburger Forschungshefte. Reihe C. 2013. № 545. S. 107–139.

Kaim A. The evolution of conch ontogeny in Mesozoic open sea gastropods // Palaeontol. Pol. 2004. № 62. P. 1–183.

Schröder M. Frühontogenetische Schalen jurassischer und unterkretazischer Gastropoden aus Norddeutschland und Polen // Palaeontogr. Abt. A. 1995. Bd 238. P. 1–95.

Szabó J., Jaitly A.K. Additional Middle Jurassic gastropods from Kachchh (western India) in the collections of the Banaras Hindu University (Varanasi, India) // Fragmenta palaeontol. Hung. 2019. V. 36. P. 3–30.

Gastropods of the genus *Sulcoactaeon* Cossmann from the Barremian and Hauterivian Deposits of Ulyanovsk Volga Region (Russia)

I. V. Blagovetshenskiy

Ulyanovsk State University, Ulyanovsk, 432017 Russia

Eight new species of the genus *Sulcoactaeon* are described from the Barremian and Hauterivian of the Ulyanovsk Volga region: *S. gerassimovi* sp. nov., *S. fallax* sp. nov., *S. simbirskensis* sp. nov. *S. kremenkensis* sp. nov. from the Barremian, *S. insuetus* sp. nov., *S. rotundus*, sp. nov., *S. polivnensis* sp. nov., *S. shumilkini* sp. nov. from the Hauterivian. Information about their geographical and stratigraphic distribution is given.

Keywords: Gastropoda, Opisthobranchia, Bullinidae, *Sulcoactaeon*, Lower Cretaceous, Barremian, Hauterivian, Ulyanovsk Volga region

УДК 564.3:551.782.12(470.6)

МИОЦЕНОВЫЕ AMATHINIDAE (GASTROPODA) ВОСТОЧНОГО ПАРАТЕТИСА

© 2023 г. А. В. Гужов*

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

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

Поступила в редакцию 03.06.2022 г.

После доработки 04.08.2022 г.

Принята к публикации 04.08.2022 г.

Проведена ревизия тархан—чокракских представителей семейства Amathinidae. Выявлено два рода — *Leucotina* и *Carinorbis*. В составе *Leucotina* описаны виды *L. ventosa* (Bajarunas, 1910), *L. belskaya* (*L. Pijna*, 1993), *L. costata* sp. nov., *L. excussa* sp. nov., *L. ovata* sp. nov. и *L. ovatoides* sp. nov. Из несомненного тархана известен вид *L. ventosa*, продолжающий существовать в чокраке, тогда как остальные виды встречены только в чокраке. Родственные взаимоотношения между видами *Leucotina* остаются неясными, хотя их можно разделить на несколько морфологических групп. Сделан вывод, что чокракское разнообразие рода является результатом более ранней (тарханской) предистории *Leucotina*. Род *Carinorbis* представлен редкими и очень юными раковинами *C. clathrata* (*Philippi*), встреченными в верхах тархана и нижнем чокраке. Высказано предположение, что *Carinorbis* не имел воспроизводящейся популяции в Восточном Паратетисе, а его находки связаны с заносом личинок из соседних бассейнов (Центральный Паратетис или Средиземноморье).

Ключевые слова: неоген, миоцен, тархан, чокрак, Восточный Паратетис, Amathinidae, Gastropoda

DOI: 10.31857/S0031031X23020083, **EDN:** LDLZPQ

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА СБОРОВ

Из-за мелких размеров раковин и рассеянности материала в породе основным методом выявления Amathinidae является отбор проб, которые проходят стадии химического разжижения осадка, промывки и сушки. Затем визуально или под биноклем отбираются раковины из полученного концентрата, разделенного на размерные фракции (более 3, 1–3, 0.5–1 мм).

Помимо собственных сборов были просмотрены раковины в коллекции Л.Б. Ильиной, хранящейся в лаб. моллюсков Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН, Москва (ПИН РАН). Этот материал приведен отдельной графой при описании видов, за исключением раковин, использованных Ильиной в публикациях и хранящихся в отделе фондов института.

Послойная привязка материала дана по опубликованным разрезам: Малый Камышлак (Гончарова, 1989), р. Пшеха и район Синопа (Неоген..., в печати), р. Белая (Белуженко и др., 2007). В нумерацию разреза на р. Белая внесены изменения. В слой 3 включено четыре циклита, регрессивные пачки которых здесь обозначены как номерные известняки: с первого по четвертый. В настоящей статье принято двучленное деление чокрака. Для более точной привязки находок ука-

зывается, к какой именно части нижнего чокрака они приурочены.

Изображенные оригиналы хранятся в колл. №№ 4450 и 5859 ПИН РАН.

СПИСОК МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ

Арабадурагы: Турция, пров. Синоп, район Синоп, Синопский залив, берег моря под д. Арабадурагы.

Белая (обрыв): Россия, Республика Адыгея, Майкопский р-н, правый берег р. Белая в 0.5–0.8 км выше впадения руч. Семиколенный.

Белая (пороги): Там же, оба берега р. Белая в 0.5–1.5 км ниже впадения руч. Семиколенный.

Брык: Россия, Ставропольский край, Андроповский р-н, гора Брык в 2.5 км к юго-западу от с. Султан.

Даманка: Россия, Краснодарский край, Крымский р-н, овраг южнее хут. Даманка.

Джарта 1: Турция, пров. Синоп, район Синоп, берег моря на мысе Джарта.

Джарта 2: Там же, берег моря в 0.7 км южнее мыса Джарта (безымянный мыс).

Малый Камышлак: Россия, Республика Крым, Ленинский р-н, бухта Булганак, разрез Малый Камышлак.

Ново-Кувинск: Россия, Карачаево-Черкесская Республика, Адыге-Хабльский р-н, левый берег р. Большой Зеленчук у верхней окраины аула Ново-Кувинск.

Новоурупский: Россия, Краснодарский край, Отрадненский р-н, правый берег р. Уруп в 0.5 (Новоурупский 1) и 1.5 (Новоурупский 2) км ниже по реке от хут. Новоурупский.

Орду: Турция, пров. Синоп, район Синоп, Синопский залив, берег моря под с. Орду, 300–400 м к северу от впадения руч. Хазнедароглу.

Семиколенный: Россия, Республика Адыгея, Майкопский р-н, овраг руч. Семиколенный на правом берегу р. Белая.

Яман-Джалга: Россия, Ставропольский край, Кочубеевский р-н, правый берег р. Кубань в районе балки Яман-Джалга.

СОСТАВ СЕМЕЙСТВА AMATHINIDAE, ЭВОЛЮЦИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

В неогене Восточного Паратетиса семейство Amathinidae известно только в тархан–чокракских отложениях. Впервые его представитель был описан из нижнечокракских отложений г. Брык (Баярунас, 1910) как *Acteon ventosus* Bajarunas, 1910. Он фигурирует в описаниях Б.П. Жижченко (1936, 1959) под тем же определением, а Ильина (1993) включила его в подрод *Leucotina* A. Adams, который рассматривала в составе рода *Kleinella* A. Adams. Тогда же был описан второй вид — *K. (L.) belskayae* L. Iljina, 1993, указанный из тархана на р. Пшиш. Оба вида оставлены здесь в составе рода *Leucotina*. *L. ventosa* был единственным видом, который указывался из разных частей чокракского бассейна: из Предкавказья (Ильина, 1993), Закавказья (Грузия: Бидзинашвили, 1971, 1975) и Болгарии (Страшимиров, 1953). Единственное плохое изображение материала из Грузии дополнено текстовым описанием (Бидзинашвили, 1975), которое исключает его принадлежность к схожим высокозавитым вариантам *Ringicula subglobosa* Guzhov. Изображение материала из Болгарии также оставляет желать лучшего, но, исходя из фациальной приуроченности и сопутствующего комплекса гастропод, исключается его принадлежность к сходным *R. subglobosa*. Поэтому грузинский и болгарский материал мы относим к *L. ventosa*. Проведенные нами сборы показали, что *Leucotina* представлен и в других частях чокракского и тарханского бассейнов. Так, род обнаружен в чокраке Крыма (Керченский п-ов), тархане и чокраке Турции (район Синопа).

В статье приняты некоторые условности при описании морфологии видов *Leucotina*. Для рода характерна скульптура в виде борозд, как у большинства других заднежаберных моллюсков. Это очевидно для чокракских *L. ventosa*, у которых ширина бороздократно меньше ширины разделяющих их промежутков. Кроме того, у части раковин бороздки разбиваются линиями нарастания на цепочку ячеек, максимально повторяя особенности такой же скульптуры других заднежаберных. Однако визуально поверхность оборотов не всегда воспринимается как исчерченная бороздами. У других видов тархан–чокракских *Leucotina* ширина бороздок сопоставима или даже больше ширины разделяющих их промежутков, а их ложе неясное. Поэтому визуально такие раковины воспринимаются как покрытые ребрами, что отражено в описании. При описании закругления или появлении ramпы вверху оборота следует отметить, что из-за особенностей съемки на электронном микроскопе эти черты скрадываются, хотя ясно видны при обычном освещении. Другой эффект связан с визуальным восприятием скульптуры: при осмотре “ребристых” видов при малых увеличениях и обычном освещении складывается впечатление, что ребра разделены узкими бороздками, тогда как на самом деле бороздки той же ширины или даже немного шире.

Несмотря на малочисленность материала, тархан–чокракские *Leucotina* отличаются большим морфологическим разнообразием по сравнению со смежными бассейнами (Центральный Паратетис, Средиземноморье). Это виды *L. ventosa* (Bajarunas, 1910), *L. belskayae* (L. Iljina, 1993), известные с тархана и продолжающие жить в чокракское время, а также только чокракские *L. ovata* sp. nov., *L. ovatoides* sp. nov., *L. excussa* sp. nov. и *L. costata* sp. nov. Родственные взаимоотношения между видами остаются неясными, в т.ч. из-за крайне скудных данных по тарханскому этапу их развития. В чокраке мы видим итог более ранней дивергенции внутри рода.

Пока имеются скудные данные о тарханских *L. ventosa*, полученные при обработке сборов из верхнего тархана Турции и Предкавказья. Турецкий материал представлен морфой (табл. III, фиг. 1; см. вклейку) с хорошо развитыми бороздками, разделенными более широкими промежутками. В чокраке эта морфа трансформируется в скульптурированные морфы *L. ventosa*, которые обычно отличаются менее развитыми бороздками: они мельче и слабо контрастируют с остальной поверхностью оборота. В выборке из верхов тархана (Даманка, проба ДМ1) мы встречаем большой полиморфизм. Помимо турецкого варианта *L. ventosa*, в пробе встречен наиболее коренастый вариант вида (табл. III, фиг. 3). Также есть гладкая морфа *L. ventosa* (табл. III, фиг. 2), характеризующаяся утратой бороздок.

В чокраке встречаются раковины *L. ventosa*, варьирующие от скульптурированных к гладким морфам. В комплексах, собранных у балки Яманджалги и на горе Брык, преобладают скульптурированные раковины. Причем сложилось впечатление, что в брыковском материале раковин гладких морф больше, чем переходных вариантов к скульптурированным морфам. В малочисленных сборах из других местонахождений также мало переходных форм. Обычно встречаются раковины с сильной редукцией скульптуры или с хорошо развитыми бороздками, реже соотношения этих двух типов иные. Так, в пробах с р. Большой Зеленчук доминируют скульптурированные раковины, кроме пробы Б35, где преобладают гладкие. Вероятно, внутри *L. ventosa* шло медленно прогрессирующее разделение на два морфологических типа, которое еще не привело к оформлению самостоятельных видов.

Другой тренд – трансформация характера бороздок при переходе от тарханских *L. ventosa* к чокракской скульптурированной морфогруппе. У тарханских раковин бороздки хорошо развиты: их границы более четкие из-за более крутых склонов, чем у чокракских раковин. Таким образом, развитие шло в сторону выполаживания бороздок у скульптурированных морф, а также появления крайнего варианта – редукции бороздок уже в конце тархана. Также у многих чокракских *L. ventosa* появилась слабо обозначенная рампа вверху оборота, чего нет у имеющих тарханских раковин.

Leucotina belskayae отличается от *L. ventosa* шириной борозд. Ее “ребра” уплощены и имеют примерно ту же ширину, что и у разделяющих их борозд. Типовой материал *L. belskayae* указан Ильиной (1993; Пжина, 1994) как тарханский. В коллекции лаборатории сохранились камерки от обоих оригиналов с полной стратиграфической привязкой Р.Л. Мерклина. Раковины происходят с р. Пшиш в черте г. Хадыженск: голотип (ПИН, № 4450/317) с уровня Д21, а паратип (ПИН, № 4450/316) – с уровней Д22–24. В 2020 г. автору удалось осмотреть обнажение, которое располагается на спрямленном участке реки и доступно в ее русле только при очень низкой воде. По сохранности раковин и по полевой привязке Мерклина ясно, что типовой материал происходит из базальной части нижнего чокрака. Он представлен темными (в мокром состоянии) глинами с большим количеством грубозернистого материала, от песка до более редких гравия и мелкой гальки, с прослоем гравийного грубозернистого песчаника. В глинах встречены более или менее рассеянные раковины гастропод в переотложенном состоянии. Чокрак залегает на визуально близких, но однородных глинах тархана с редким детритом. Примечательно, что Ильина (1993) датировала часть материала из тех же уров-

ней по Мерклину как чокракскую – для видов, привычных в комплексах чокрака. Вероятно, она отнесла раковины *L. belskayae* к тархану, т.к. вид не был известен из несомненного чокрака других местонахождений. В действительности он может быть в равной степени переотложен – как из тархана, так и базального чокрака. У Ново-Кувинска вид был собран из несомненных низов нижнего чокрака (табл. III, фиг. 11).

В тархане Турции (Арабадурягы) найдена раковина (табл. III, фиг. 12; табл. IV, фиг. 1, см. вклейку), близкая к *L. belskayae*. Она отличается более крупными размерами, более узкими, частыми и нерегулярно вставленными ребрами и закруглением оборотов в пришовной части, из-за чего завиток приобретает слегка ступенчатые очертания. Возможно, раковина является примером более раннего этапа морфогенеза *L. belskayae*.

Leucotina costata sp. nov. морфологически наиболее близок к *L. belskayae*. Этот вид отличается более коренастыми раковинами, нередко со слабоступенчатыми оборотами, более узкими и высокими полукруглыми ребрами, разделенными относительно более широкими промежутками. *L. costata* происходит из верхов нижней трети нижнего чокрака, тогда как *L. belskayae* из-под Ново-Кувинска – из средней части нижней трети нижнего чокрака. Маловероятно, что *L. costata* может быть непосредственным потомком *L. belskayae*: из-за столь малой разницы в возрасте при столь существенных различиях в морфологии. Скорее всего, эти виды восходят от общего предка, но дивергенция произошла в более раннее время. Исходя из морфологического сходства *L. belskayae*, *L. costata* и экземпляра из Турции, можно объединить всех их в морфогруппу *L. belskayae*.

Leucotina ovata sp. nov. отличается от других видов мелкими овальными раковинами с частой слабо дифференцированной спиральной скульптурой, состоящей из низких ребер, постепенно переходящих в неглубокие борозды той же ширины. Аналогичную скульптуру, но более стройные и длинные раковины имеет вид *L. excussa* sp. nov. Еще ближе к *L. ovata* раковины *L. ovatoides* sp. nov., отличающиеся более широкими плосковерхими ребрами и немного более коренастыми раковинами. Эти виды образуют морфогруппу *L. ovata*.

Также имеются находки единичных неполных раковин, которые отличаются своеобразием морфологии и не могут быть с уверенностью отнесены к какому-либо из указанных видов. В качестве примера приведем изображение ювенильной раковины из верхнего тархана на р. Пшиш (рис. 1, з). Эта раковина по скульптуре более близка к ранним *L. ventosa*, но отличается стройностью раковины. Столь стройные *L. ventosa* известны из

верхней части нижнего чокрака, из комплексов с горы Брык (табл. III, фиг. 6).

Помимо *Leucotina*, в Восточном Паратетисе установлено присутствие рода *Carinorbis* Conrad по редким находкам ювенильных раковин, отнесенных здесь к виду *C. clathrata* (Philippi, 1844). Состояние сохранности могло быть связано с фрагментацией более крупных оборотов, так как у рода *Carinorbis* они объемные и быстро растущие. Это делает целостность раковины более зависимой от условий фоссилизации. В таком случае толщина стенки оборотов у примакущечных фрагментов должна быть существенно больше, чем она есть на самом деле. Поэтому мы имеем дело с истинно ювенильными экземплярами. Это заставляет сомневаться, что представители *Carinorbis* имели полный жизненный цикл в чокрацких водах, т.е. достигали половозрелого возраста для воспроизводства. Вероятно, мы имеем дело с заносом планктонных личинок из соседних более соленых акваторий. Они оседали в чокрацком бассейне и через короткое время погибали в юном возрасте.

Распространение Amathinidae в Восточном Паратетисе. Наибольшее распространение, но очень неравномерное по территории бассейна, имеет вид *L. ventosa*. В тархане это редкие находки только в двух местонахождениях разной литологии. В Турции вид приурочен к алевроитовым глинам, тогда как в Предкавказье собран из глинистого песка с примесью гравия и мелкой гальки. В чокраке это исключительно песчаные фации, особенно чокрак Ставропольской возвышенности. В фациях на горе Брык концентрация вида *L. ventosa* достигает максимальных значений: 0.9 (проба БР4), 3.6 (проба БР1) и 16.5% (проба БР3) от всех раковин.

Виды морфогруппы *L. belskaya* редки и известны из очень малого числа выборок. *L. belskaya* (Ново-Кувинск) происходит из грубозернистой штормовой фации верхней литорали. Экз. *L. ex gr. belskaya* из Арабадурегы приурочен к алевроитовым глинам. *L. costata* sp. nov. происходит из фации зоны А (зоны по: Guzhov, 2019, 2022), представленной гастроподовым ракушняком.

Группа *L. ovata* также приурочена к мелководным фациям. *L. ovata* sp. nov. и *L. ovatoides* sp. nov. собраны из осадков зоны С. *L. excussa* sp. nov. происходит из зоны С (р. Белая) и прибрежной фации (фауна верхов сублиторали, переотложенная в литорали бухты) р. Уруп.

Род *Carinorbis* происходит из осадков зоны С (р. Белая) и песчаных фаций Турции и Ставропольской возвышенности.

ОПИСАТЕЛЬНАЯ ЧАСТЬ СЕМЕЙСТВО AMATHINIDAE PONDER, 1987

Род *Leucotina* A. Adams, 1860

Leucotina ventosa (Bajarunas, 1910)

Табл. III, фиг. 1–8

Acteon ventosus: Баярунас, 1910, с. 260, 268, табл. 1, фиг. 79–81; Жижченко, 1936, с. 262, рис. 14, табл. 25, фиг. 8–14; Страшимиров, 1953, с. 75, табл. 17, фиг. 9, 10; Жижченко, 1959, с. 280, табл. 18, фиг. 23–25; Страшимиров, 1960, с. 290, табл. 59, фиг. 62, 63; Зелинская и др., 1968, с. 232, табл. 52, фиг. 13, 14; Бидзинашвили, 1971, табл. 2, фиг. 18; 1975, с. 114, рис. 16.

Kleinella (*Leucotina*) *ventosa*: Ильина, 1993, с. 111, табл. 14, фиг. 14–16.

Типовой материнский вид утрачен, происходил из верхней части нижнего чокрака в окрестностях горы Брык.

Описание. Раковина маленькая, овально-яйцевидная, незияющая, состоит из 4–4.5 быстрорастущих оборотов, разделенных неглубоким швом, высотой до 5–5.2 мм и шириной до 3–3.2 мм. Угол телеоконха варьирует от 46° до 65°, высота последнего оборота составляет от 72 до 83% высоты раковины. Протоконх медиаксимальный, вероятно, гладкий, не ограничен от телеоконха, длиной менее оборота. Телеоконх состоит из выпуклых оборотов. Вверху их обычно формируется менее наклонный участок поверхности оборота (рампа), который отделен слабовыраженным округлым перегибом. На поверхности развита более или менее выраженная спиральная бороздчатость двух порядков. Бороздки первого порядка хорошо видны при обычном увеличении и представляют собой мелкие понижения с пологими склонами. Они варьируют от хорошо видимых по всей поверхности оборота либо могут в разной степени редуцироваться, вплоть до почти полного исчезновения. В последнем случае на последнем обороте они остаются слабовыраженными вверху оборота и в нижней части основания, либо исчезают вовсе. При хорошей выраженности бороздки нередко имеют ячеистый характер, создающийся линиями роста, которые в виде перемычек пересекают бороздки. Бороздки разделены в два–три раза более широкими промежутками. Помимо бороздок первого порядка, развита более или менее густая или регулярная спиральная микробороздчатость, которая покрывает как промежутки между бороздками первого порядка, так и ложе последних. Микробороздки ровные или волнистые. Последний оборот и обороты завитка довольно равномерно выпуклые, с максимальной шириной около середины их высоты. Боковая сторона плавно переходит в высокое коническое выпуклое основание. Линии нарастания прозоклинные, обычно без сильного скоса. Устье вытянуто-каплевидной формы, с максимальной шириной в его нижней трети, выше которой происходит равномерное сужение.

Устье внизу округлое, сверху округло-угловатое. Обе губы тонкие с ровным краем. Вверху коллумелярной части формируется широкая невысокая складка, которая видна только при сколоте устье. В палатальной части внутренняя губа утончается, облекая основание оборота.

Изменчивость облика чокракских раковин выражена в варьировании степени развития пришовного закругления оборотов (рампы), степени выраженности бороздок, стройности раковин. Более стройные раковины имеют более вытянутое в высоту устье. Указанная Ильиной высота раковины до 6 мм, скорее всего, была взята из более ранней публикации (Страшимиров, 1960). В ее коллекции самый крупный экз. имеет 5.5 мм и почти пять оборотов в длину. В наших сборах: 5.7 мм при пяти оборотах. Высота основной части взрослых раковин варьирует в пределах 4–5 мм, более крупные экземпляры редки.

Распространение. Верхний тархан–нижний чокрак Восточного Паратетиса.

Материал. Верхний тархан: Арабадурагы (12 экз.); Даманка, проба ДМ1 (26 экз.). Нижний чокрак: Белая (пороги), слои 10 (1 экз.), 20 (1 экз.); Брык, во всех пробах (448 экз.); Даманка, проба ДМ2 (3 экз.); Джарта 2 (1 экз.); Ново-Кувинск, во всех пробах (68 экз.); Новоурупский 2, проба УР2 (2 экз.); Орду, в верхах зеленоцветной толщи (2 экз.); Яман-Джалга, низы песчаной толщи, пачки I (2 экз.) и II (15 экз.). Колл. Л.Б. Ильиной (нижний чокрак): Брык (90 экз.); Джгали (1 экз.); Ново-Кувинск (13 экз.); Новоурупский I (2 экз.); Яман-Джалга (5 экз.).

Морфогруппа *Leucotina belskayae*

Leucotina belskayae (L. Pijina, 1993)

Табл. III, фиг. 9–11

Kleinella (*Leucotina*) *belskayae*: Ильина, 1993, с. 111 табл. 14, фиг. 17, 18.

Голотип – ПИН, № 4450/317; Россия, Краснодарский край, Апшеронский р-н, р. Пшиш в черте г. Хадыженск; верхний тархан или низы чокрака (табл. III, фиг. 9).

Описание. Раковина маленькая, удлиненно-яйцевидная, незияющая, состоит из 4–4.5 быстро растущих оборотов, разделенных мелким швом, высотой до 3.5 мм и шириной до 2 мм. Угол телеоконха 47°–50°, высота последнего оборота составляет три четверти от высоты раковины. Протоконх медиаксальный. Телеоконх состоит из равномерно выпуклых оборотов, с максимальной шириной посередине на последнем обороте. Поверхность оборотов покрыта широкими плосковерхими ребрами. На последнем обороте около 15–16 ребер, они разделены промежутками примерно той же ширины. Боковая сторона плавно переходит в высокое, конически

выпуклое основание. Линии нарастания прозоклинные, хорошо видны только в межреберных промежутках, где образуют хорошо выраженные перемычки. Устье не сохранилось, поперечное сечение овальное, дорсовентрально вытянутое. Вверху коллумелярной части развита складка.

Сравнение. От наиболее близкого *L. costata* отличается более стройной раковиной из-за более высоких оборотов, широкими уплощенными ребрами, хорошо выраженными линиями нарастания в межреберных промежутках.

Распространение. ? Верхний тархан, нижний чокрак Восточного Паратетиса.

Материал. Нижний чокрак: 6 экз. из Ново-Кувинска, проба БЗЗ. Колл. Л.Б. Ильиной (верхний тархан ?–низы нижнего чокрака): Хадыженск (2 экз. – типовой материал).

Leucotina costata Guzhov, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 2, 3

Название вида от *costatus lam.* – ребристый.

Голотип – ПИН, № 5859/11; Россия, Адыгея, Майкопский р-н, прав. берег р. Белая в 0.8 км выше впадения руч. Семиколенный, 2-й известняк слоя 3; нижний чокрак (табл. IV, фиг. 2).

Описание. Раковина маленькая, овально-яйцевидная, незияющая, состоит из четырех быстрорастущих оборотов, разделенных неглубоким швом, высотой 2.5–3 мм и шириной 1.6–1.8 мм. Угол телеоконха варьирует от 45° до 52°, высота последнего оборота составляет три четверти высоты раковины. Протоконх близкий к коаксиальному, гладкий, длиной около оборота, ясно отделен от телеоконха. Телеоконх состоит из равномерно-выпуклых оборотов, с максимальной шириной посередине на завитке и на последнем обороте. Поверхность покрыта высокими и широкими полукруглыми ребрами. На последнем обороте 12 ребер. Промежутки между ребрами постепенно расширяются с ростом раковины. На последнем полуобороте промежутки от равных до в 1.5 раза более широких, чем ребра. Боковая сторона плавно переходит в высокое конически-выпуклое основание. Линии нарастания прозоклинные. Устье каплевидной формы с максимальной шириной примерно посередине. Устье внизу округлое, сверху округло-угловатое. Обе губы тонкие, с ровным краем. Вверху коллумелярной части формируется складка, которая плохо видна при целом устье. В палатальной части внутренняя губа утончается, облекая основание оборота.

Сравнение. От *L. ventosa* отличается более мелкими и короткими раковинами, скульптурой, менее удлиненным устьем.

З а м е ч а н и я. К новому виду, вероятно, относятся окатанные раковины (четыре экз.) из пляжных грубозернистых песчаников нижнего чокрака Турции (Джарта 2, кровля слоя 9 в: Неоген..., в печати).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний чокрак Восточного Паратетиса.

М а т е р и а л. Помимо голотипа, 44 экз. из того же слоя.

Морфогруппа *Leucotina ovata*

***Leucotina ovata* Guzhov, sp. nov.**

Табл. IV, фиг. 4–6

Н а з в а н и е вида от *ovatus* *лат.* — овальный.

Г о л о т и п — ПИН, № 5859/13; Россия, Адыгея, Майкопский р-н, прав. берег р. Белая в 1 км ниже впадения руч. Семиколенный, слой 19; нижний чокрак (табл. IV, фиг. 4).

О п и с а н и е. Раковина маленькая, овально-яйцевидная, незияющая, состоит из 3.5–4 быстрорастущих оборотов, разделенных неглубоким швом, высотой до 2.6 мм и шириной до 1.3 мм. Угол телеоконха 39°–45°, высота последнего оборота составляет 75–78% от высоты раковины. Протоконх медиаксиальный, гладкий, длиной менее оборота. Телеоконх состоит из высоких и равномерно выпуклых оборотов, с максимальной шириной посередине на завитке и на последнем обороте. Поверхность оборотов покрыта широкими низкими ребрами, округлыми в поперечном профиле. На последнем обороте около 18–20 ребер, они разделены промежутками примерно той же ширины. В промежутках многочисленны более или менее тонкие спиральные струйки. Боковая сторона плавно переходит в высокое конически-выпуклое основание. Линии нарастания прозоклинные. Устье вытянуто-овальное, с максимальной шириной около середины, закругленное снизу и угловатое вверх. Обе губы тонкие. Вверху коллумелярной части развита складка. В палатальной части внутренняя губа утоньшается, облекая основание оборота.

С р а в н е н и е. От наиболее близкого *L. excussa* sp. nov. отличается более мелкой, короткой и коренастой раковиной.

З а м е ч а н и я. К этому виду, вероятно, может относиться окатанная раковина, собранная из пляжных грубозернистых песчаников нижнего чокрака Турции (Джарта 2, кровля слоя 9 в: Неоген..., в печати).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний чокрак Восточного Паратетиса.

М а т е р и а л. Белая (пороги), слои 15 (3 экз.) и 19 (49 экз.); Малый Камышлак, слой 26 (2 экз.). Колл. Л.Б. Ильиной: Белая (пороги) (1 экз.).

***Leucotina ovatoides* Guzhov, sp. nov.**

Табл. IV, фиг. 7

Н а з в а н и е вида указывает на морфологическую близость к виду *L. ovata* sp. nov.

Г о л о т и п — ПИН, № 5859/16; Россия, Адыгея, Майкопский р-н, прав. берег р. Белая в 1 км ниже впадения руч. Семиколенный, слой 19; нижний чокрак.

О п и с а н и е. Раковина маленькая, яйцевидная, незияющая, состоит из четырех быстрорастущих оборотов, разделенных неглубоким швом, высотой до 2.8 и шириной до 1.7 мм. Угол телеоконха у голотипа 53°. Протоконх медиаксиальный, гладкий, длиной около оборота. Телеоконх состоит из высоких и равномерно выпуклых оборотов, с максимальной шириной посередине на последнем обороте. Поверхность оборотов покрыта широкими низкими уплощенными ребрами; они слабо возвышаются над разделяющими их немного более узкими бороздками. На последнем обороте 17–18 ребер. Боковая сторона плавно переходит в высокое, конически-выпуклое основание. Линии нарастания прозоклинные, видны только в межреберных промежутках. Устье не сохранилось, вверху столбика расположена складка.

С р а в н е н и е. От наиболее близкого вида *L. ovata* sp. nov. отличается более коренастой раковиной, с более широкими оборотами, плоскими и еще более низкими ребрами.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний чокрак Восточного Паратетиса.

М а т е р и а л. Помимо голотипа, 12 экз. из того же слоя.

***Leucotina excussa* Guzhov, sp. nov.**

Н а з в а н и е вида от *excussus* *лат.* — вытянутый.

Г о л о т и п — ПИН, № 5859/17; Россия, Адыгея, Майкопский р-н, прав. берег р. Белая, руч. Семиколенный, слой 7; нижний чокрак.

О п и с а н и е (рис. 1, *a–e*). Раковина маленькая, вытянуто-башенковидная, незияющая; состоит из пяти быстрорастущих оборотов, разделенных мелким швом, высотой около 4.5 мм и шириной около 2 мм. Угол телеоконха около 35°, высота последнего оборота составляет около двух третей от высоты раковины. Протоконх медиаксиальный, потертый, длиной около оборота. Телеоконх состоит из высоких и равномерно-выпуклых оборотов, с максимальной шириной посередине на завитке и на последнем обороте. Вверху, у шва, обороты закругляются. Поверхность оборотов покрыта широкими низкими ребрами. На последнем обороте около 20 ребер, они разделены промежутками равной или немного большей ширины. В промежутках многочислен-

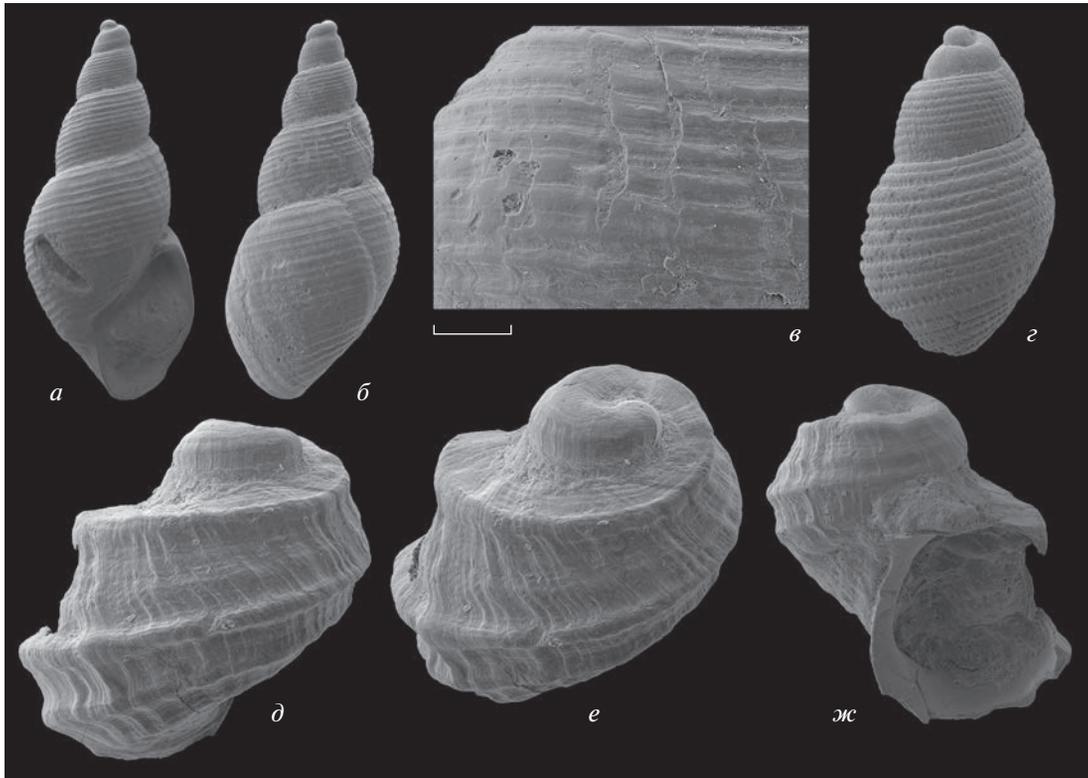


Рис. 1. *a–в* – *Leucotina excussa* sp. nov., голотип ПИН, № 5859/17, высота 4.6 мм: *a* – вид со стороны устья, *б* – вид с обратной стороны, *в* – скульптура (масштаб отрезка 200 мкм); Семиколенный, слой 7, проба БЧ4, нижний чокрак; *г* – *Leucotina* sp., экз. ПИН, № 5859/18, высота 1.9 мм; Хадзыженск, проба ПШ4, верхний тархан; *д–ж* – *Carinorbis clathrata* (Philippi, 1844), экз. ПИН, № 5859/19, высота 1.4 мм: *д* – вид со стороны, обратной устью, *е* – вид немного сверху, *ж* – вид со стороны устья; Семиколенный, слой 7, проба БЧ4, нижний чокрак.

ные тонкие спиральные струйки. Боковая сторона плавно переходит в высокое конически-выпуклое основание. Линии нарастания прозо-клинные. Устье высокоовальное, с максимальной шириной около середины, закругленное снизу и округло-угловатое сверху. Обе губы тонкие с ровным краем. Вверху коллумелярной части формируется складка, которая плохо видна при целом устье. В палатальной части внутренняя губа утоньшается, облекая основание оборота.

С р а в н е н и е. От *L. ventosa* отличается стройными и более мелкими раковинами, менее выпуклыми и более высокими оборотами и мелким швом, более высоким завитком, характером скульптуры, высокоовальным устьем. От *L. costata* sp. nov. – стройными и длинными раковинами с более высоким завитком, менее выпуклыми и более высокими оборотами и более мелким швом, спиральной струйчатостью, малорельефными и более многочисленными ребрами, высокоовальным устьем.

З а м е ч а н и я. В колл. Л.Б. Ильиной обнаружен окатанный экземпляр из низов чокрака Грузии (р. Чанисцкали в черте с. Джгали), соответствующий по пропорциям раковины *L. excussa*.

Он происходит из низов слоя 12 (нижние 10 м) по описанию К.Г. Багдасарян (1965).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний чокрак Восточного Паратетиса.

М а т е р и а л. Голотип и один экз. из Новорупского 2.

Род *Carinorbis* Conrad, 1862

Carinorbis clathrata (Philippi, 1844)

О п и с а н и е (рис. 1, *д–ж*). Ювенильные раковины высотой и шириной до 1.5 мм, имеющие до двух очень быстрорастущих низкозавитых оборотов. Даже у столь юных раковин соотношение высоты и ширины сильно варьирует. Пупок щелевидный. Обороты телеоконха с четырьмя киями, из которых два верхних более высокие и резкие. Расстояние между двумя верхними киями примерно вдвое больше, чем между остальными. Верхний киль проходит вверх оборота и ограничивает почти горизонтальную и ровную площадку, расположенную выше. Второй киль проходит примерно на границе боковой стороны и основания. Два нижних кия следуют по основанию. Поверхность оборотов, в т. ч. кили, покрыта мно-

гочисленными спиральными струйками. Линии нарастания прозоклинные. Устье ювенильных раковин почти круглое, округлое вверху и внизу.

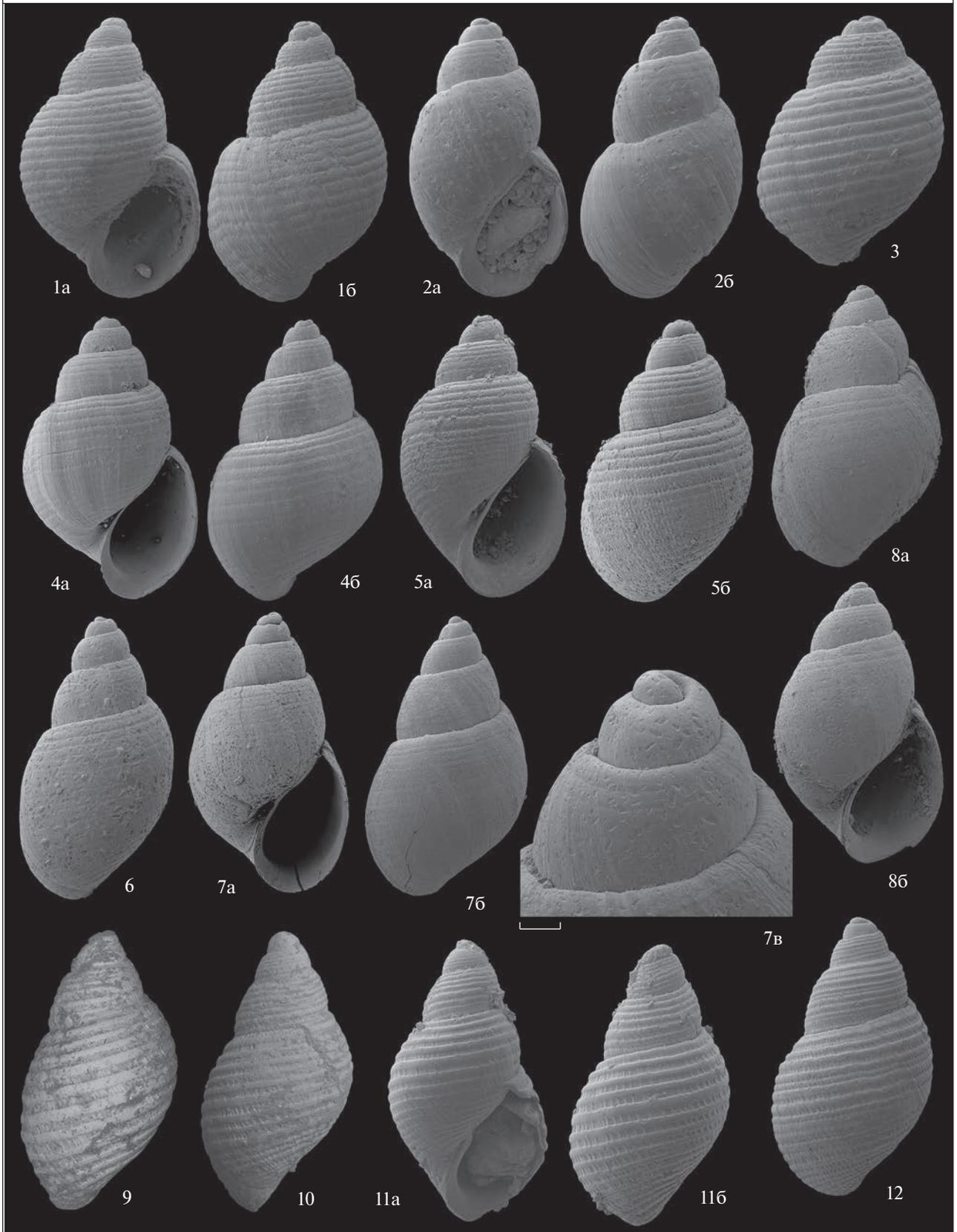
З а м е ч а н и я. Из плиоценовых отложений Италии была описана (Brocchi, 1814) *Nerita costata* Brocchi, 1814 (non *N. costata* Gmelin, 1791), впоследствии ставшая типовым видом рода *Clathrella* Récluz, 1864. Позже вид Дж. Брокки был включен (Cavallo, Repetto, 1992) в синонимию *S. clathrata* (Philippi, 1844), описанного из современных вод Средиземного моря. В настоящее время род *Clathrella* рассматривается младшим синонимом *Carinorbis* Conrad, 1862 с типовым видом *S. luga* (Conrad, 1864) из плиоцена Западной Атлантики (Campbell et al., 1995). Из миоценовых отложений Средиземноморья (Sacco, 1895; Landau et al., 2013) и Центрального Паратетиса (Friedberg, 1923; Csepregy-Meznerics, 1954; Strausz, 1966; Krach, 1981; Bałuk, 1995) *Carinorbis clathrata* обычно указывался под названием вида Брокки. Также из миоцена Италии описан вид *S. taurelegans* (Sacco, 1895), который отличается большим числом килей. Если бы наш ювенильный материал принадлежал к последнему виду, то уже должен был бы присутствовать дополнительный киль между двумя верхними. Поэтому молодь *Carinorbis* из Восточного Паратетиса нами отнесена к *S. clathrata*.

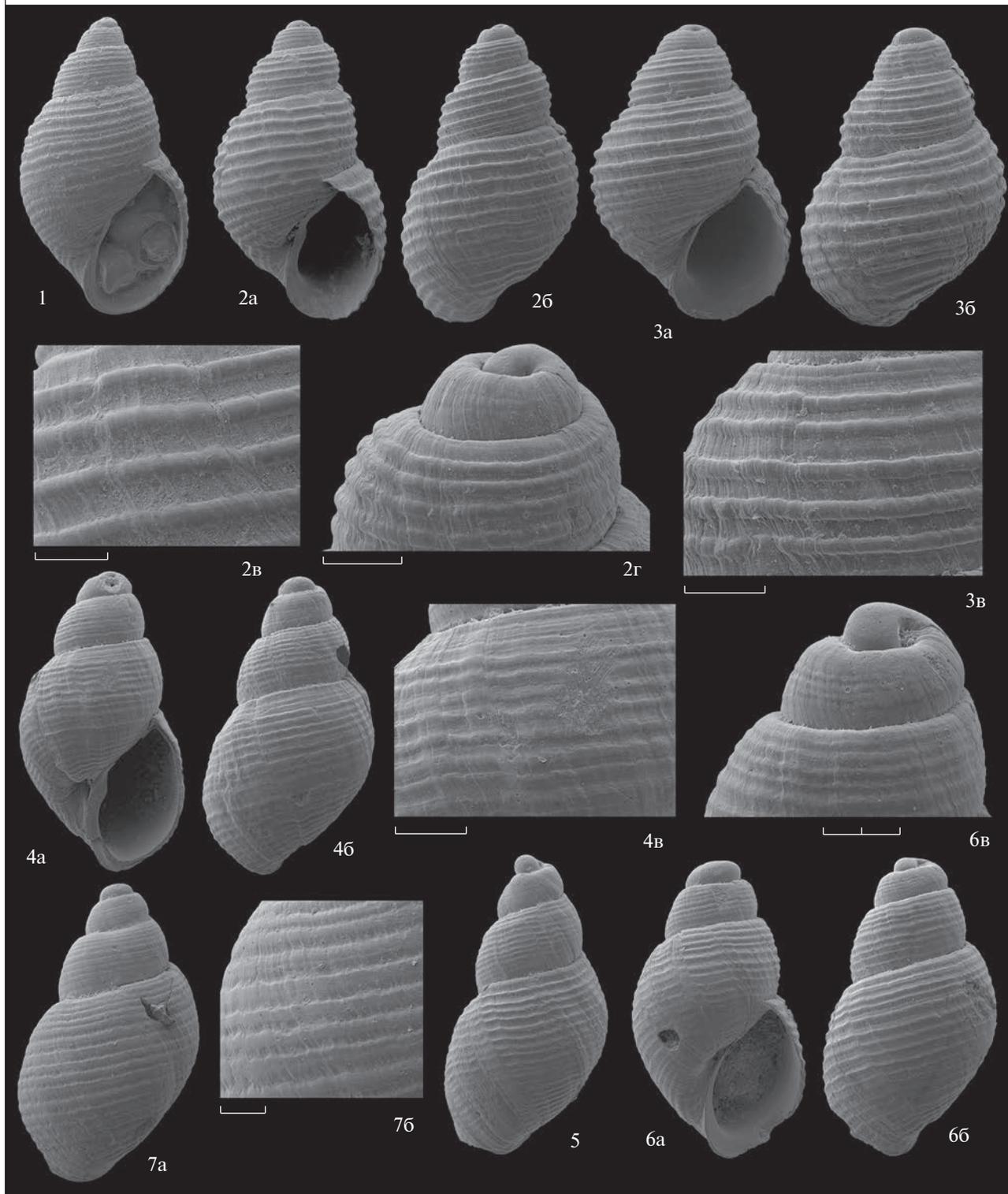
Р а с п р о с т р а н е н и е. В Восточном Паратетисе — верх тархана и нижний чокрак.

М а т е р и а л. Верхний тархан (верхи): Даманка, проба ДМ1 (3 экз.). Нижний чокрак: Белая (пороги), слои 15 (2 экз.) и 19 (10 экз.); Брык (3 экз.); Джарта 1 (1 экз.); Семиколенный, слой 7 (1 экз.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баярунас М.В.* Фауна ставропольских миоценовых песков // Зап. Киевского об-ва естествоиспыт. 1910. Т. 21. Вып. 3. С. 239–268.
- Багдасарян К.Г.* Развитие моллюсковой фауны чокрака Грузии. Тбилиси: Мещниереба, 1965. 242 с.
- Белуженко Е.В., Волкодав И.Г., Деркачева М.Г. и др.* Олигоценые и неогеновые отложения долины реки Белой (Адыгея). Майкоп: Изд-во Адыгейского гос. ун-та, 2007. 110 с.
- Бидзинашвили Л.М.* Моллюсковая фауна среднего миоцена южной части Имеретии и ее стратиграфическое значение // Тр. Всес. н.-и. геол.-развед. нефт. ин-та. 1971. Вып. 115. С. 40–55.
- Бидзинашвили Л.М.* Некоторые малоизученные моллюски среднего миоцена Грузии // Тр. Всес. н.-и. геол.-развед. нефт. ин-та. Груз. отд. 1975. Вып. 188. С. 99–121.
- Гончарова И.А.* Двустворчатые моллюски тарханского и чокракского бассейнов // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 234. С. 1–200.
- Жижченко Б.П.* Чокракские моллюски // Палеонтология СССР. 1936. Т. 10. Ч. 3. С. 1–355.
- Жижченко Б.П.* Моллюски // Атлас среднемиоценовой фауны Северного Кавказа и Крыма. М.: Гостоптехиздат, 1959. С. 141–293.
- Зелинская В.А., Куличенко В.Г., Макаренко Д.Е., Сорочан Е.А.* Палеонтологический справочник. Том 2. Брюхоногие и лопатоногие моллюски палеогена и миоцена Украины. Киев: Наук. думка, 1968. 390 с.
- Неоген Восточного Паратетиса (регионарусная шкала, стратотипы, опорные разрезы и проблемы корреляции) // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 2023 (в печати).
- Страшимиров Б.* Терциерная фауна от Черноморского крайбрежия между р. Камчия и нос Емине // Изв. на Геол. институт (София). 1953. Кн. 2. С. 27–87.
- Страшимиров Б.* Кримо-Кавказки тип тортон // Коюмджиева Е., Страшимиров Б. Фосилите на България. VII. Тортон. София: Изд-во на Българската акад. наук., 1960. С. 247–299.
- Bałuk W.* Middle Miocene (Badenian) gastropods from Korytnica, Poland; part II // Acta geol. pol. 1995. V. 45. № 3–4. P. 153–255.
- Brocchi G.B.* Conchiologia fossile subapennina. Tomo primo. Milano: Stamperia Reale, 1814. 240 p.
- Campbell L.D., Campbell D.C., Carter J.G.* Molluscs of the Natural Well locality, Duplin stratotype, near Magnolia, North Carolina, and rediscovery of *Carinorbis quadricostata* (Emmons, 1858) (Gastropoda: Amathinidae) // Tulane stud. in geol. and paleontol. 1995. V. 27. № 1–4. P. 165–178.
- Cavallo O., Repetto G.* Conchiglie fossili del Roero. Atlante iconografico // Mem. Assoc. Natur. Piemontese. 1992. № 2. P. 1–251.
- Csepregy-Meznerics I.* A Keletcserháti helvétii es tortónai fauna // A Magyar Állami Földtani Intézet évkönyve. 1954. Kötet 41. Füzet 4. P. 1–185.
- Friedberg W.* Mięczaki miocenijskie ziem polskich. Część I. Ślimaki i łódkonogi. Zeszyt 4. Lwów, Poznań: Muzeum imienia Dzieduszyckich, 1923. P. 361–440.
- Guzhov A.V.* Zonality in the early Chokrakian gastropod communities of the Eastern Paratethys on the example of the Western Ciscaucasia, Russia // Neogene of Central and South-Eastern Europe. Abstract vol., field trip guidebook. Warsaw: Univ. of Warsaw, 2019. P. 45–46.
- Guzhov A.V.* Genus *Bittium* Gray, 1847 (Cerithiidae, Gastropoda) from the Tarkhanian and Chokrakian (Miocene) of the Eastern Paratethys // Paleontol. J. 2022. V. 56. № 10. P. 1085–1113.
- Krach W.* Badańskie utwory rafowe na Roztoczu Lubelskim // Prace geologiczne. 1981. № 121. P. 5–115.
- Landau B.M., Harzhauser M., İslamoğlu Y., Silva C.M.* Systematics and palaeobiogeography of the gastropods of the middle Miocene (Serravallian) Karaman Basin, Turkey // Cainozoic Res. 2013. V. 11–13. P. 1–584.
- Sacco F.* I molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria. Parte XVIII. Torino: Carlo Clausen, 1895. 52 p.
- Strausz L.* Die Miozän-mediterranen Gastropoden Ungarns. Budapest: Akad. Kiadó, 1966. 693 p.





Объяснение к таблице III

Фиг. 1–8. *Leucotina ventosa* (Bajarunas, 1910) (1–3 – верхний тархан; 4–8 – нижний чокрак горы Брык): 1 – экз. ПИН, № 5859/1, высота 4.15 мм: 1а – вид со стороны устья, 1б – вид с обратной стороны, Арабадурагы; 2 – экз. ПИН, № 5859/2, высота 3.5 мм: 2а – вид со стороны устья, 2б – вид с обратной стороны, Даманка, проба ДМ1; 3 – экз. ПИН, № 5859/3, высота 2.5 мм, там же; 4 – экз. ПИН, № 5859/4, высота 5 мм: 4а – вид со стороны устья, 4б – вид с обратной стороны, проба БР3; 5 – экз. ПИН, № 5859/5, высота 4 мм: 5а – вид со стороны устья, 5б – вид с обратной стороны, проба БР3; 6 – экз. ПИН, № 5859/6, высота 4.5 мм, проба БР1; 7 – экз. ПИН, № 5859/7, высота 5.15 мм: 7а – вид со стороны устья, 7б – вид с обратной стороны, 7в – протоконх (масштаб отрезка 200 мкм), проба БР3; 8 – экз. ПИН, № 5859/8, высота 4.65 мм: 8а – вид со стороны обратной устью, 8б – вид со стороны устья, проба БР3.

Фиг. 9–11. *Leucotina belskayae* L. Пјина, 1993: 9 – голотип ПИН, № 4450/317, высота 3.25 мм, Хадыженск, верхний тархан или низы чокрака; 10 – паратип ПИН, № 4450/316, высота 3.5 мм, место и возраст те же; 11 – экз. ПИН, № 5859/9, высота 2.3 мм: 11а – вид со стороны устья, 11б – вид с обратной стороны; Ново-Кувинск, проба Б33 нижний чокрак.

Фиг. 12. *Leucotina ex gr. belskayae* L. Пјина, 1993, экз. ПИН, № 5859/10, высота 3.75 мм; Арабадурагы, верхний тархан.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1. *Leucotina ex gr. belskayae* L. Пјина, 1993, экз. ПИН, № 5859/10, высота 3.75 мм; Арабадурагы, верхний тархан.

Фиг. 2, 3. *Leucotina costata* sp. nov.: 2 – голотип ПИН, № 5859/11, высота 3 мм: 2а – вид со стороны устья, 2б – вид с обратной стороны, 2в – скульптура, 2г – протоконх; 3 – экз. ПИН, № 5859/12, высота 2.3 мм: 3а – вид со стороны устья, 3б – вид с обратной стороны, 3в – скульптура; р. Белая (обрыв), 2-й известняк слоя 3, проба ПР2, нижний чокрак.

Фиг. 4–6. *Leucotina ovata* sp. nov.: 4 – голотип ПИН, № 5859/13, высота 2.35 мм: 4а – вид со стороны устья, 4б – вид с обратной стороны, 4в – скульптура; 5 – экз. ПИН, № 5859/14 (стройная морфа), высота 2 мм; 6 – голотип ПИН, № 5859/15, высота 1.85 мм: 6а – вид со стороны устья, 6б – вид с обратной стороны, 6в – протоконх; р. Белая (пороги), слой 19, нижний чокрак.

Фиг. 7. *Leucotina ovatooides* sp. nov., голотип ПИН, № 5859/16, высота 2.8 мм: 7а – раковина, 7б – скульптура; р. Белая (пороги), слой 19, нижний чокрак.

Масштаб отрезка 200 мкм.

Miocene Amathinidae (Gastropoda) of the Eastern Paratethys

A. V. Guzhov

Borissiak Paleontological Institute of RAS, Moscow, 117647 Russia

Review was made for the Tarkhanian and Chokrakian representatives of the family Amathinidae. Two genera were defined—*Leucotina* and *Carinorbis*. The species *L. ventosa* (Bajarunas, 1910), *L. belskayae* (L. Пјина, 1993), *L. costata* sp. nov., *L. excussa* sp. nov., *L. ovata* sp. nov. and *L. ovatooides* sp. nov. were described in a composition of the genus *Leucotina*. *L. ventosa* is known from the undoubted Tarkhanian and continues to live in the Chokrakian, whereas the rest species were collected from the Chokrakian only. Relationships between the species of *Leucotina* remain unclear, although they can be divided into several morphological groups. It is concluded that a Chokrakian biodiversity of the genus is result of earlier (Tarkhanian) prehistory of *Leucotina*. Genus *Carinorbis* is represented by the rare and juvenile shells, which occur in uppermost Tarkhanian and in lower Chokrakian. The shells were determined as a species *C. clathrata* (Philippi). A proposal was made that *Carinorbis* not had a reproducing population in the Eastern Paratethys, but its finds is a result of bringing of the larvae from the neighboring bassins (Central Paratethys or Mediterranean).

Keywords: Neogene, Miocene, Tarkhanian, Chokrakian, Eastern Paratethys, Amathinidae, Gastropoda

УДК 564.53:551.762.22(470.631)

О НЕКОТОРЫХ PARKINSONIA (AMMONOIDEA: PARKINSONIIDAE) ИЗ ВЕРХОВ БАЙОСА МЕЖДУРЕЧЬЯ КУБАНИ И УРУПА (СЕВЕРНЫЙ КАВКАЗ)

© 2023 г. В. В. Митта^{a, b, *}

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

^bЧереповецкий государственный университет, Череповец, 162600 Россия

*e-mail: mitta@paleo.ru

Поступила в редакцию 07.07.2022 г.

После доработки 01.09.2022 г.

Принята к публикации 02.09.2022 г.

На новом материале из верхней части зоны Parkinsoni байоса (средняя юра) Карачаево-Черкесии изучены представители рода Parkinsonia. Аммониты найдены не *in situ* в стратотипе джангурской свиты (южный склон горы Джангура). Определены и частью изображены *P. perplanulata* Wetzel [m], *P. wetzeli* Schmidtil et Krumbek [m], *P. cf. parkinsoni* (Sowerby), *P. cf. fredericiaugusti* Wetzel. Приведена дополненная характеристика вида *P. pseudoplanulata* Besnosov [M, m], установленного изначально только по макроконхам.

Ключевые слова: Ammonoidea, Parkinsoniidae, Parkinsonia, средняя юра, верхний байос, зона Parkinsoni, Северный Кавказ

DOI: 10.31857/S0031031X23020101, **EDN:** LDTYUU

ВВЕДЕНИЕ

Семейство Parkinsoniidae является одной из важнейших групп аммонитов для биостратиграфического расчленения и корреляции пограничных отложений байоса и бата перитетических районов. В предыдущих статьях (Митта, 2015, 2017а, 2022а) были рассмотрены северокавказские представители родов *Oraniceras*, *Rarecostites* и ранних *Parkinsonia*, а также предложена уточненная схема филогении семейства в объеме подсемейств *Parkinsoniinae* и *Pseudocosmocerotinae* (Митта, Бакарюкина, 2020).

В новой работе обсуждаются находки аммонитов рода *Parkinsonia*, происходящие из средней–верхней части хронозоны *Parkinsonia parkinsoni* верхнего байоса бассейна Кубани (Карачаево-Черкесия).

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Первое изображение паркинсонии с Северного Кавказа, под названием *Parkinsonia ferruginea* Orpel, опубликовал К. Папп (Papp, 1907). Экземпляр, с которого был сделан рисунок, был найден в окрестностях с. Гуниб (Дагестан) экспедициями 1884–1902 гг. под руководством М. фон Дехи.

Укажем сразу, что в статье А. Галаца и И. Сенте (Galácz, Szente, 2008) приведены фотографии этого экземпляра, переопределенного как *P. pseudoparkinsoni* (Wetzel), а также описание и изображения *P. parkinsoni* (Sowerby), *P. zatwornitzkii* Besnosov и др. по коллекциям, собранным экспедициями фон Дехи.

К. Ренц (Renz, 1913) уточнил определения собранной им коллекции аммонитов из юры Дагестана, опубликованные ранее (Renz, 1904). В этом списке более 10 видов и вариететов относятся к роду *Parkinsonia*; опубликованы изображения *P. ferruginea* Orpel, *P. schloenbachi* Schlippe и *P. gadiata* Renz¹.

А.Я. Затворницкий (1914) описал две морфы *P. parkinsonia* (Sowerby): “*var. Orbignyana*” и “*Sowerby typus*”, найденные на склоне горы Джисса у ст. Зеленчукская, изобразив только последнюю морфу. Это первое изображение раковины *Parkinsonia* из бассейна Кубани.

¹ Кроме того, Ренц упоминает название *P. schamyli* Renz, sp. nov. (Renz, 1913, с. 651, 684). Но далее есть только указание, что это переходная форма между *P. ferruginea* (Orpel) и *P. wuerttembergica* (Orpel) из батского яруса окрестностей с. Гули (там же, с. 690); следовательно, по правилам МКЗН название *Parkinsonia schamyli* является *nomen nudum*.

И.Р. Кахадзе и В.И. Зесашвили (1956) привели описание и частью изображения *P. subarictis* Wetzel, *P. orbignyana* Wetzel, *P. depressa* (Quenstedt) и *P. cf. djanelidzei* Kakhadze из обнажения на левом берегу Кубани у ст. Красногорская.

Род *Parkinsonia* в числе других паркинсонид Северного Кавказа охарактеризован в статье Н.В. Безносова и В.В. Кутузовой (1982). Позднее (Безносков, Митта, 1993) было опубликовано описание всех видов *Parkinsonia*, обнаруженных к тому времени на Северном Кавказе – *P. parkinsoni* (Sowerby), *P. densicosta* (Quenstedt), *P. toulai* Trauth, *P. pachypleura* Buckman, *P. (?) neuffensis* (Oppel), а также новых видов *P. zatwornitzkii* Besnosov, *P. pseudoplanulata* Besnosov и *P. nitaensis* Besnosov. Отметим, что все паркинсонии, изображенные в этой работе, происходят из цудахарской свиты Дагестана; другие районы Северного Кавказа только упомянуты в рубрике “Материал”. Более многочисленные (и качественные) изображения указанных таксонов приведены в следующей работе (Безносков, Митта, 1998).

Изображения позднебайосских паркинсоний из разреза окрестностей с. Хурукра (Дагестан), определенных преимущественно в открытой номенклатуре, опубликованы без описания в путеводителе геологических экскурсий (Черкашин и др., 2015).

В последние годы в зоне *Parkinsoni* бассейна Кубани были обнаружены паркинсонии, до того известные только с Южного Кавказа (Kakhadze, 1937), переописанные как диморфная пара *P. djanelidzei* Kakhadze [M]/*P. dertshiensis* Kakhadze [m] (Митта и др., 2017; Митта, 2022a).

Исторический обзор показывает, что северокавказские паркинсонии изучались на протяжении долгого времени преимущественно на дагестанском материале, а с обширной территории бассейна Кубани до недавнего времени были опубликованы изображения лишь четырех раковин, отнесенных к роду *Parkinsonia*. Но экземпляр, описанный как *P. subarictis* (Кахадзе, Зесашвили, 1956, с. 40, табл. VII, фиг. 10), вполне определенно относится к *Rarecostites sherstyukovi* Mitta, а описанный как *Parkinsonia orbignyana* (там же, табл. VIII, фиг. 1) – к *Rarecostites subarictis* (Wetzel). Форма, описанная как *Parkinsonia cf. djanelidzei* Kakhadze, для которой приведена зарисовка поперечного сечения (там же, с. 42, рис. 6) определена безукоризненно точно. Аммонит, описанный Затворницким (1914, с. 551, табл. XVII, фиг. 18, 19) как *P. parkinsoni* (Sowerby), был перепределен Безносковым как *P. zatwornitzkii* Besnosov (Безносков, Митта, 1993, с. 191), а ниже включен в синонимию *P. pseudoplanulata* Besnosov.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ И МАТЕРИАЛ

Обсуждаемые аммониты были собраны в ходе полевых работ 2015–2021 гг. в обнажении южного склона горы Джангура (местонахождение 33; рис. 1). Верхний байос и нижний бат в этом разрезе представлены мощной толщей темно-серых глин с прослоями песчаников, алевролитов и, реже, туфопесчаников, относящейся к верхней подсвите джангурской свиты (Безносков, 1967). Макрофоссилии *in situ* здесь крайне редки, и почти все они найдены в осыпи (рис. 2) слоев 7–13 (описание разреза см. в: Безносков, Митта, 1998, с. 5–7). Из этого разреза, являющегося стратотипом джангурской свиты, автором опубликованы к настоящему времени только аммониты рода *Sadomites* (Митта, 2022b), но большая часть материала относится к средней и верхней подзонам хронозоны *Parkinsoni*; лишь немногие таксоны могут теоретически происходить из низов бата. Как показано ниже, все найденные здесь представители рода *Parkinsonia* (в т.ч. определенные в открытой номенклатуре) относятся к интервалу, охватывающему среднюю и верхнюю часть зоны *Parkinsoni*.

За весь период полевых наблюдений в междуречье Кубани и Урупа (Митта, Шерстюков, 2014) нами не найдено другого обнажения, где были бы вскрыты породы верхней части зоны *Parkinsoni*, охарактеризованные руководящими ископаемыми. Поэтому важно установить видовой состав аммонитов этого интервала, хотя и без послышной привязки к разрезу.

Подавляющее большинство аммонитов найдено в конкрециях алевролита известковистого, различного цвета и плотности. Коллекция насчитывает около 50 относительно целых раковин паркинсоний, частью еще не препарированных, и множество фрагментов.

На общем фоне уплощенных раковин, характерных для рода в целом, одна находка стоит особняком. Это фрагмент (рис. 3) диаметром 52 мм, с оборотами средней толщины ($Ш/Д \sim 0.36$) и очень широким пупком ($Ду/Д = 0.51$), представленный ядром с остатками раковины, в алевролите буром лимонитизированном, очень крепком. Сечение почти округлое, с высотой, ненамного превосходящей ширину. Ребра субрадиальные, преимущественно двураздельные, перемежающиеся с редкими одиночными; коэффициент ветвления равен 1.5. На середине боков в точке ветвления (а иногда и у одиночных ребер) развит острый бугорок. Судя по эволютивности последнего оборота, объемлющего лишь треть предыдущего, при малых размерах, обсуждаемый экземпляр является микроконхом.

По размерам, форме раковины и особенностям скульптуры указанный экземпляр почти

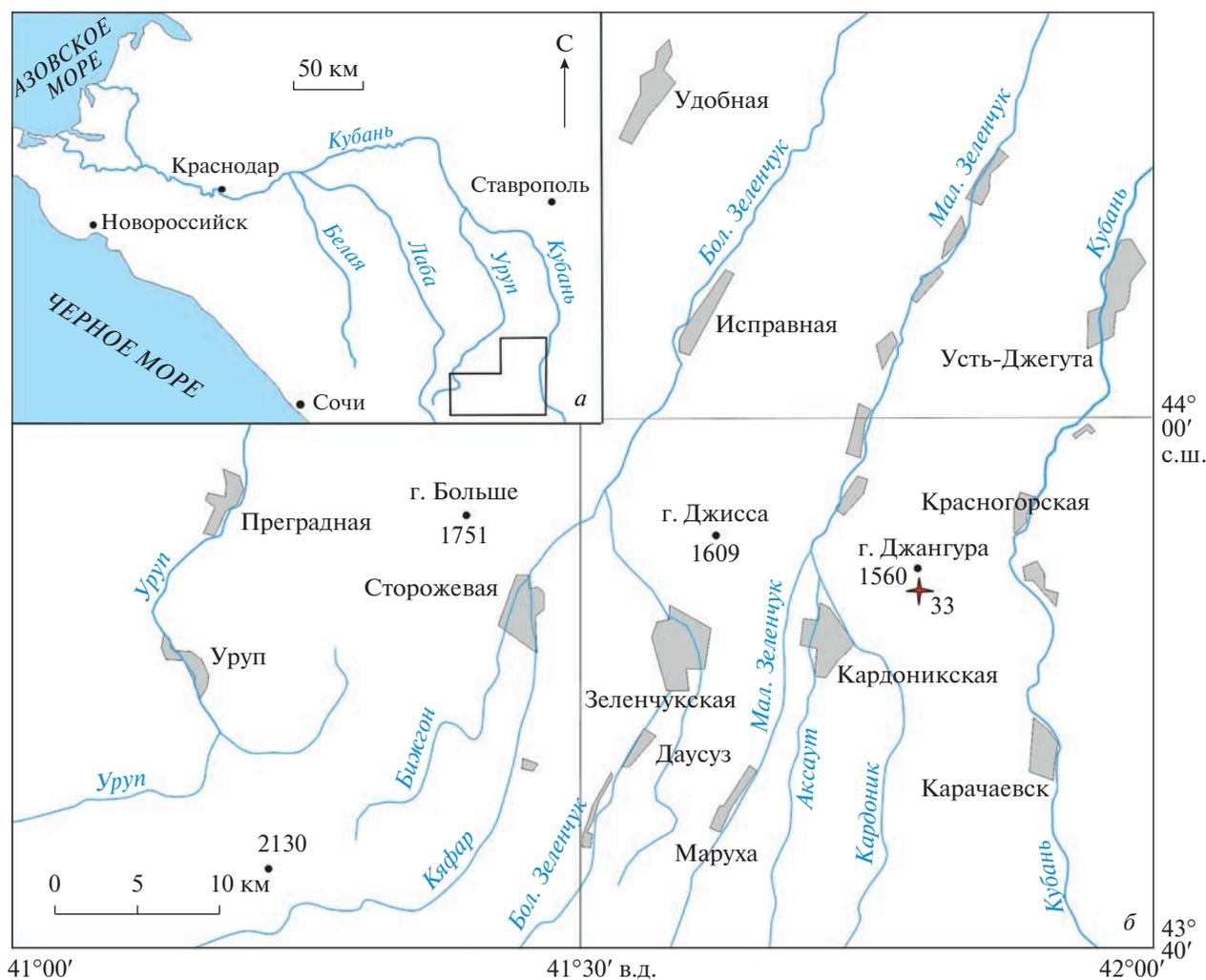


Рис. 1. Расположение местонахождения: а – общая схема, рамкой показан контур детальной карты; б – карта с указанием местонахождения 33.

идентичен голотипу (по монотипии) *Parkinsonia wetzeli* Schmidtil et Krumbeck (Schmidtil, Krumbeck, 1931, с. 862, табл. 82, фиг. 8) из средней части зоны Parkinsoni (“mittlere Parkinsonien-Schichten”) Баварии. Форма, описанная В. Ветцелем как *P. depressa* Qu. var. *pseudoreineckia* (Wetzel, 1937, с. 126, табл. XIV, фиг. 2) из зоны Parkinsoni Франции, является, по-видимому, младшим синонимом *P. wetzeli*.

Некоторые из более уплощенных раковин можно определить как *P. cf. parkinsoni* (Sowerby) и *P. cf. friedericiaugusti* Wetzel, их сохранность позволяет определение только в открытой номенклатуре. Как *Parkinsonia* sp. определено несколько фрагментов жилых камер экземпляров, достигавших ~180 мм диаметре.

Три достаточно полно сохранившиеся раковины от 60 до 100 мм в диаметре характеризуются

сильно уплощенными оборотами с высоким сечением и густо расположенными относительно тонкими изогнутыми вперед ребрами (рис. 4). Боковые бугорки выражены очень слабо, и только до $D = 55$ мм; коэффициент ветвления равен 1.9. Эти экземпляры сходны с аммонитами, описанными как “*P. Friederici Augusti* var. *perplanulata*” (Wetzel, 1911, с. 204, табл. XVI, фиг. 10), “*P. aff. friederici augusti* var. *perplanulata*” (Schmidtil, Krumbeck, 1931, с. 872, табл. 87, фиг. 6) и *P. cf. perplanulata* (Dietze, Dietl, 2006, табл. 6, фиг. 3) из верхней части зоны Parkinsoni разных районов Германии. Наличие у самого крупного экземпляра (рис. 4, в, з) только начавшего формироваться бокового ушка, и длина жилой камеры, не превышающая 0.6 оборота, подтверждают правоту Ф. Дитце и Г. Дитля (Dietze, Dietl, 2006), которые отнесли *P. perplanulata* Wetzel к микроконхам.



Рис. 2. Южный склон горы Джангура, верхняя часть разреза; видна осыпь терригенных пород верхнего байоса–нижнего бата.

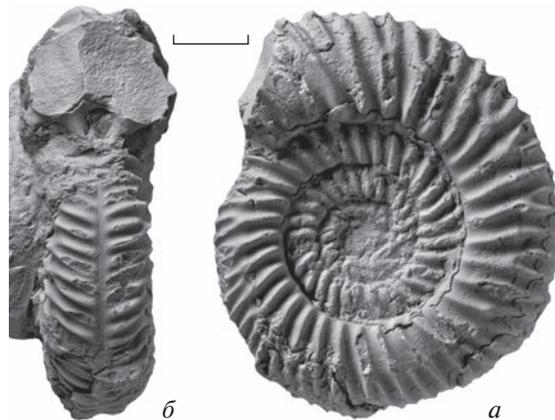


Рис. 3. *Parkinsonia wetzeli* Schmidtil et Krumbek [m], фрагмокон, экз. ПИН, № 5546/219: *a* – сбоку, *б* – с устья; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, юж. склон горы Джангура, местонахождение 33; осыпь верхов зоны Parkinsoni верхнего байоса–низов зоны Zigzag нижнего бата; сборы автора 2017 г.

И, наконец, бóльшая часть паркинсоний относится к макроконхам и микроконхам одного вида, определенного как *P. pseudoplanulata* Vesposov. Этот таксон был описан по макроконхам из верхов зоны Parkinsoni, опубликованы фотографии двух раковин сходного размера. Новый мате-

риал позволяет дополнить характеристику вида по раковинам разных возрастных стадий, в т.ч. микроконхов; ниже приводится его описание.

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

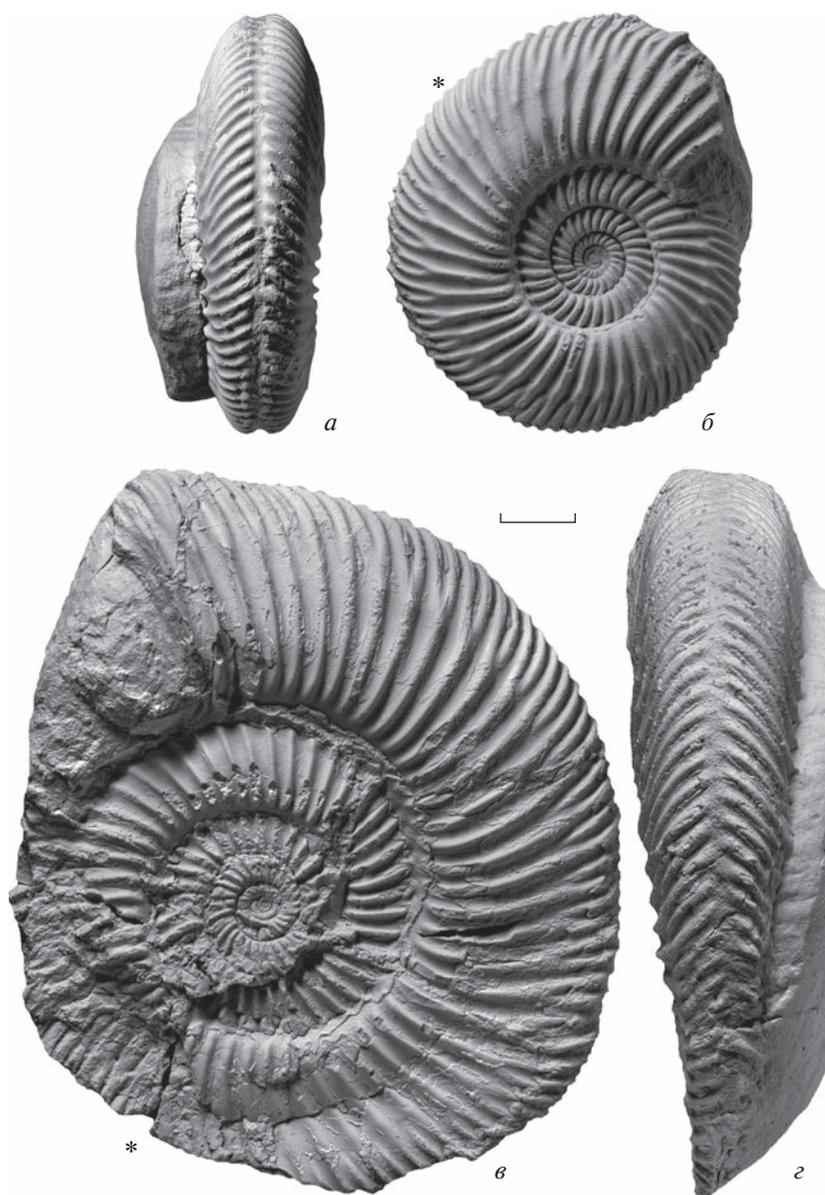


Рис. 4. *Parkinsonia perplanulata* Wetzel [M]: *a, б* – экз. ПИН, № 5546/240: *a* – сбоку, *б* – с вентральной стороны; *в, з* – экз. ПИН, № 5546/348: *в* – сбоку, *з* – с вентральной стороны; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, юж. склон горы Джангура, местонахождение 33; осыпь верхов зоны *Parkinsoni* верхнего байоса–низов зоны *Zigzag* нижнего бата; сборы автора 2018 г.

ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ

НАДСЕМЕЙСТВО PERISPHINCTOIDEA STEINMANN, 1890

СЕМЕЙСТВО PARKINSONIIDAE BUCKMAN, 1920

ПОДСЕМЕЙСТВО PARKINSONIINAE BUCKMAN, 1920

Род *Parkinsonia* Bayle, 1878

Parkinsonia pseudoplanulata Besnosov, 1993 [M, m]

Табл. V, фиг. 1–4; табл. VI, фиг. 1–5 (см. вклейку)

Parkinsonia planulata: Wetzel, 1911, с. 204, табл. 17, фиг. 1, 2.

Parkinsonia parkinsoni Sowerby typos: Затворницкий, 1914, с. 551, табл. XVII, фиг. 18, 19.

Parkinsonia pseudoplanulata: Безносков, Митта, 1993, с. 192, табл. 40, фиг. 1; 1998, табл. 20, фиг. 1, 2.

Parkinsonia zatwornitzkii: Митта, 2017б, с. 142, рис. 3 в, г.

Parkinsonia sp. (pars): Митта, Бакарюкина, 2020, с. 34, рис. 5, *a*, табл. VII, фиг. 2.

non *Ammonites parkinsoni planulatus*: Quenstedt, 1849, с. 143, табл. 11, фиг. 2, 3.

Голотип – Апрелевское отделение ВНИГНИ, экз. № 115/4001 (Безносков, Митта, 1993, табл. 40, фиг. 1; 1998, табл. 20, фиг. 2); Дагестан, с. Ахвахштаб; верхний байос, верхи зоны *Parkinsoni*, средняя подсвета цудахарской свиты.

О п и с а н и е. Раковины макроконхов достигают 120 мм и более в диаметре, взрослых микроконхов — до 85 мм. При Д до 20 мм обороты округлого сечения, с шириной, превосходящей высоту. Последующие обороты уплощенные; высота оборота превосходит его ширину, и сечение становится овальным, с наибольшей шириной в припупковой части или ближе к середине боков. Пупок широкий, мелкий; пупковая стенка невысокая, перегиб закругленный. Жилая камера молодых макроконхов занимает около одного оборота, у взрослых — 0.7–0.75 оборота; устьевой край простой. Жилая камера взрослых микроконхов занимает около 0.6 оборота; устьевой край с коротким, но хорошо выраженным ушком.

Скульптура представлена рельефными субрадиальными первичными и более тонкими изогнутыми вперед вторичными ребрами, обрывающимися на вентральной стороне с образованием срединной борозды. Ребра преимущественно двураздельные, перемежающиеся с редкими простыми и вставными; на фрагмокоме в точке ветвления могут наблюдаться слабо выраженные бугорки. Коэффициент ветвления ребер молодых раковин близок к 2.0, у взрослых экземпляров варьирует от 1.65 до 1.95.

Размеры в мм и отношения:

Экземпляр №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
5546/218 [M]	113	36	25	46.5	0.32	0.22	0.41
5546/196 [m]	81	24.5	20	37	0.3	0.25	0.46
5546/221 [M]	78	24.5	20.4	35	0.31	0.26	0.45
	60	17.5	14.3	27	0.29	0.24	0.45
5546/217 [m]	74.5	21.5	18.5	34	0.29	0.25	0.46
5546/351 [M]	67	22.5	17.5	28	0.34	0.26	0.42
	53.5	17.4	13.5	22.4	0.32	0.25	0.42
5546/230 [m]	65	22	16	27.5	0.34	0.25	0.42
	48	14	13	21	0.29	0.27	0.44
5546/220 [m]	68	22.6	19	29	0.33	0.28	0.43
5546/354 [m]	55	18.5	14	24.7	0.34	0.25	0.45
	40	13.7	12	17	0.34	0.30	0.43
	20.5	8	8.5	8.8	0.40	0.42	0.43

И з м е н ч и в о с т ь. Индивидуальные различия проявляются, прежде всего, в числе простых и вставных ребер на взрослых раковинах. Гендерные различия наблюдаются, начиная с Д = 45–50 мм: раковины макроконхов при сходных размерах более инволютны и обладают более длинной

жилой камерой, чем раковины микроконхов (ср. раковины, изображенные на табл. V, фиг. 1 и 3).

С р а в н е н и е. От описанного по макроконхам очень близкого *P. zatwornitzkii* Besnosov (голотип: Безносков, Митта, 1993, табл. 38, фиг. 1; 1998, табл. 19, фиг. 1) макроконхи описываемого вида отличаются менее грубыми ребрами со слабее выраженными бугорками в точке ветвления.

З а м е ч а н и я. Паркинсония, описанная Затворницким из местонахождения на склоне г. Джисса близ станицы Зеленчукская (см. рис. 1 и синонимии), была включена Безносовым (Безносков, Митта, 1993, с. 191) в синонимии *P. zatwornitzkii*. Однако по форме раковины и особенностям скульптуры этот экземпляр неотличим от микроконхов *P. pseudoplanulata*.

Обсуждение номенклатуры аммонитов, описанных Ф.А. Квенштедтом как *Ammonites parkinsoni planulatus* (см. синонимии) опубликовано ранее (Sturani, 1967, с. 32; Безносков, Митта, 1993, с. 203).

М а т е р и а л. 28 относительно полных экз.; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н; южный склон горы Джангура, местонахождение 33; верхняя подсвета джангурской свиты, осыпь пограничных отложений байоса и бата.

В полевых работах на разрезах средней юры междуречья Кубани и Урупа в течение ряда лет принимали участие О. Нагель (O. Nagel, Радеберг, Германия), Ш. Гребенштайн (S. Gräbenstein, Бодельсхаузен, Германия), В. Пиркль (V. Pirkl, Герлинген, Германия) и многие другие мои друзья и коллеги. Фотографии выполнены С.В. Багировым (ПИН РАН). Автор искренне благодарен всем, кто способствовал подготовке этой работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Безносков Н.В.* Байосские и батские отложения Северного Кавказа. М.: Недра, 1967. 179 с. (Тр. ВНИИГаз. Вып. 28/36).
- Безносков Н.В., Кутузова В.В.* Систематика паркинсонид (Ammonitida) // Палеонтол. журн. 1982. № 3. С. 41–52.
- Безносков Н.В., 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., Зесаивили 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. 2017а. № 5. С. 13–26.

Митта В.В. О некоторых результатах изучения аммонитов Зеленчукской юры (байос–бат Карачаево–Черкесии, Северный Кавказ) // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. М.: ГИН РАН, 2017б. С. 140–144.

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

Митта В.В. Род *Cadomites* (Ammonoidea: Stephanoceratidae) в верхнем байосе – нижнем бате (средняя юра) бассейна р. Кубань (Северный Кавказ) // Палеонтол. журн. 2022б. № 6. С. 33–41.

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

Митта В.В., Савельева Ю.Н., Фёдорова 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.

Митта В.В., Шерстюков М.П. О байосе и бате бассейна р. Большой Зеленчук (Северный Кавказ) // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Саратов: СГТУ, 2014. С. 74–81.

Черкашин В.И., Гаврилов Ю.О., Захаров В.А. и др. Юрские отложения центральной части Горного Дагестана. Путеводитель геол. экскурсий VI Всеросс. совещ. “Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии”. Махачкала: Алеф, 2015. 132 с.

Dietze V., Dietl G. Feinstratigraphie und Ammoniten-Faunenhorizonte im Ober-Bajocium und Bathonium des Ipf-Gebietes (Schwäbische Alb, Südwestdeutschland) // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B. 2006. № 162. S. 1–51.

Galácz A., Sente I. Middle Jurassic fossils from Daghestan. A revision of ammonites and bivalves collected by the Déchy Caucasus expeditions (1884–1902) // Hantkeniana. 2008. V. 6. P. 109–125.

Kakhadze J. Les ammonites bajociennes de la Géorgie occidentale // Bull. Inst. Geol. Géorgie. 1936 (1937). V. 2. № 2. P. 65–199.

Papp K. Beschreibung der während der Forschungsreisen M. v. Déchys im Kaukasus gesammelten Versteinerungen // M. von Déchy. Kaukasus Reisen und Forschungen im Kaukasischen Hochgebirge. Bd III. Berlin: Dietrich Reimer (Ernst Vohsen), 1907. S. 141–173.

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

Renz C. Der Jura von Daghestan // N. Jb. Miner. Geol. Palaeontol. 1904. Bd 2. S. 71–85.

Renz C. Zur Geologie des östlichen Kaukasus // N. Jb. Miner. Geol. Palaeontol. 1913. Beil.-Bd 36. S. 651–703.

Schmidtil E., Krumbeck L. Über die Parkinsonien-Schichten Nordbayerns mit besonderer Berücksichtigung der Parkinsonien-Schichten Nordwestdeutschlands // Jb. Preuß. Geol. Landesanst. 1931. Bd 51. Teil 2. S. 819–894.

Sturani C. Ammonites and stratigraphy of the Bathonian in the Digne-Barre area (South-Eastern France, dept. Bases-Alpes) // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 1966 (1967). V. 5. № 1. P. 3–57.

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

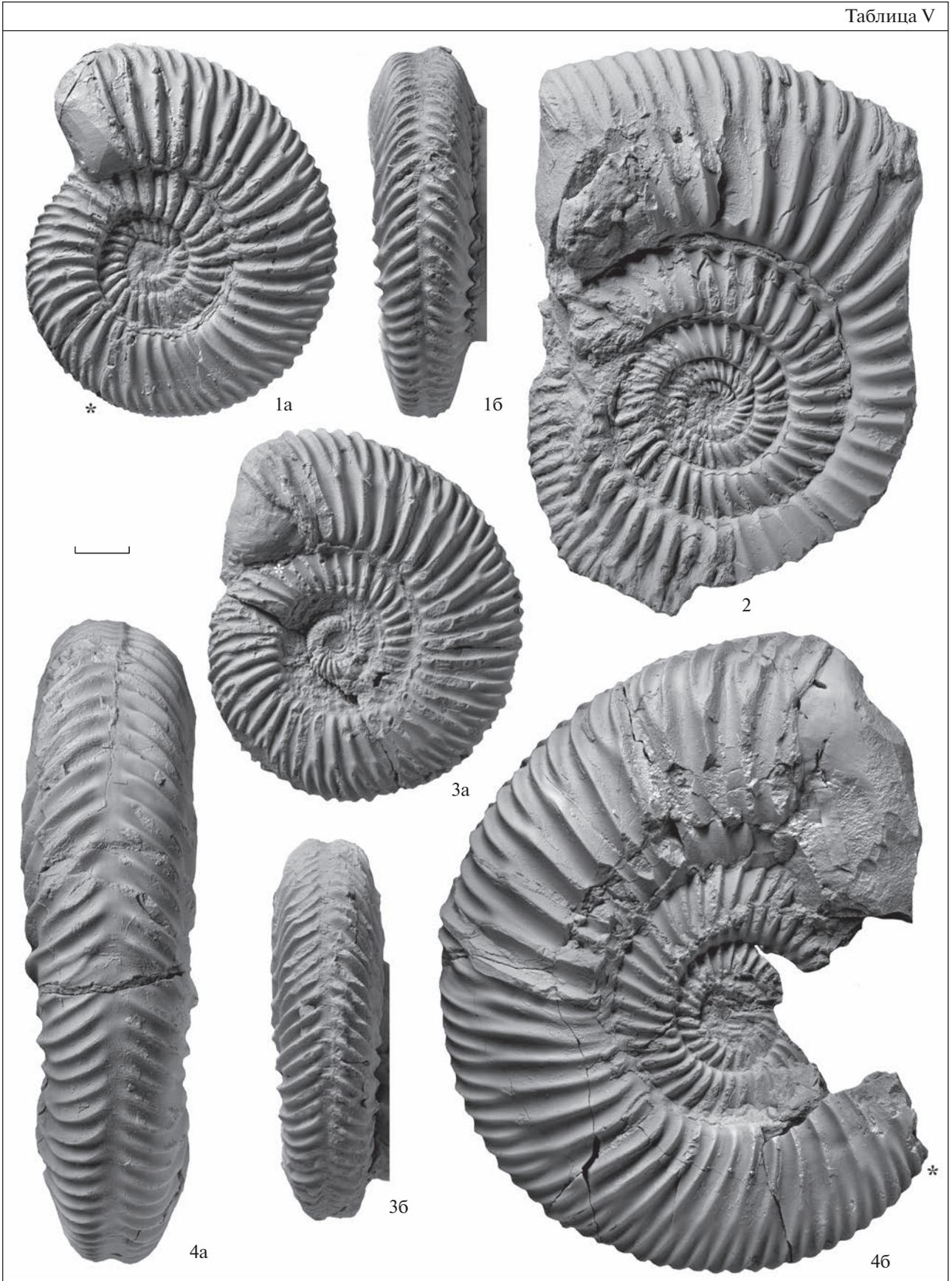
Wetzel W. Studien zur Paläontologie des Nordwesteuropäischen Bathonien // Palaeontogr. Ser. A. 1937. Bd 87. S. 77–157.

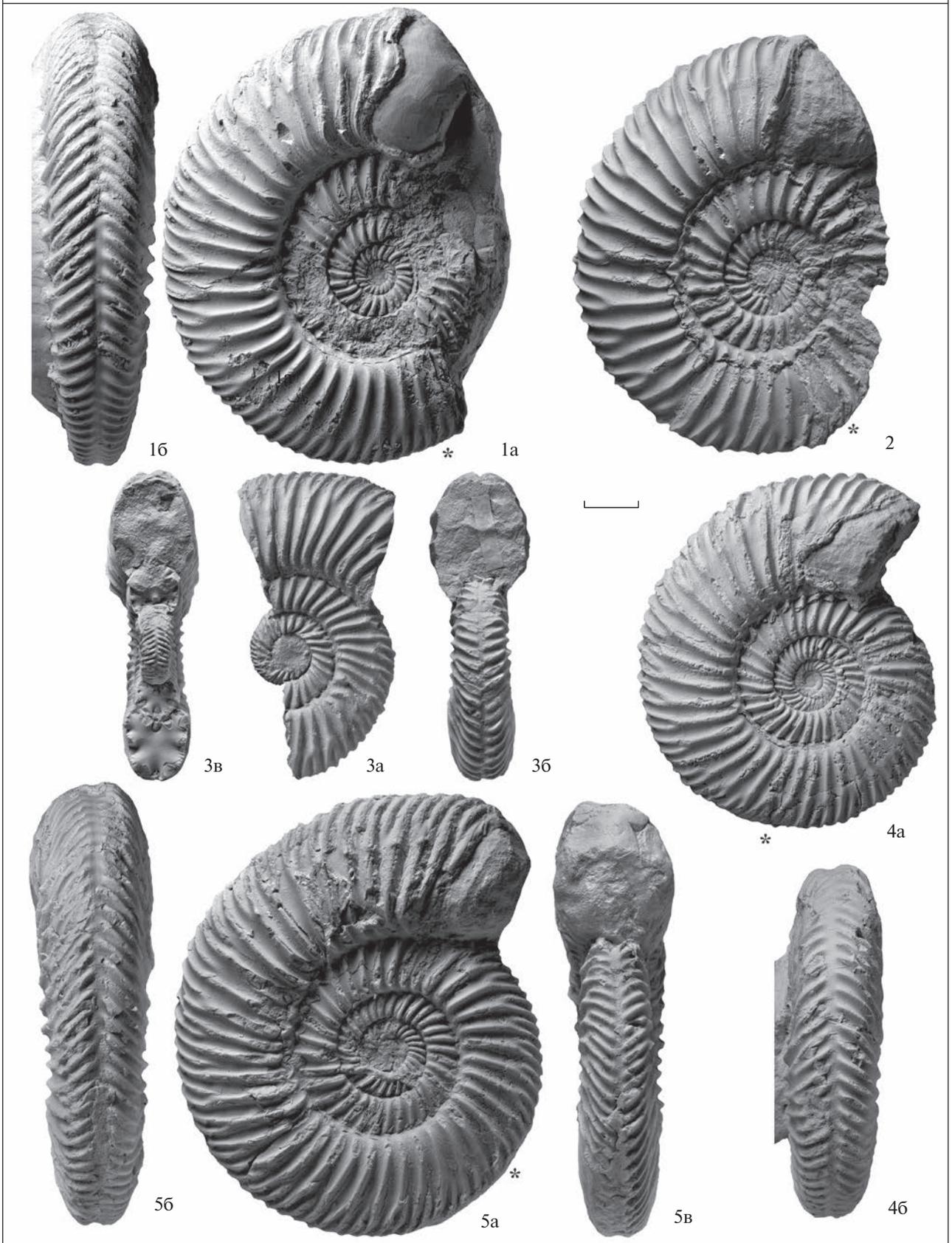
Объяснение к таблице V

Фиг. 1–4. *Parkinsonia pseudoplanulata* Besnosov [M, m]: 1 – экз. ПИН, № 5546/220, раковина молодого микроконха: 1а – сбоку, 1б – с вентральной стороны; 2 – экз. ПИН, № 5546/347, раковина взрослого (?) макроконха сбоку; 3 – экз. ПИН, № 5546/351, раковина молодого макроконха: 3а – сбоку, 3б – с вентральной стороны; 4 – экз. ПИН, № 5546/218, раковина взрослого (?) макроконха: 4а – сбоку, 4б – с вентральной стороны; Карачаево–Черкесия, Зеленчукский р-н, юж. склон горы Джангура, местонахождение 33; осыпь верхов зоны *Parkinsoni* верхнего байоса – низов зоны *Zigzag* нижнего бата; сборы автора 2015–2021 гг. Длина масштабной линейки 10 мм; звездочкой (*) отмечено начало жилой камеры.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1–5. *Parkinsonia pseudoplanulata* Besnosov [M, m]: 1 – экз. ПИН, № 5546/196, раковина взрослого микроконха с ушком: 1а – сбоку, 1б – с вентральной стороны; 2 – экз. ПИН, № 5546/217, раковина почти взрослого микроконха, сбоку; 3 – экз. ПИН, № 5546/354, раковина молодого микроконха: 3а – сбоку, 3б – с устья, 3в – поперечное сечение; 4 – экз. ПИН, № 5546/230 раковина молодого микроконха: 4а – сбоку, 4б – с вентральной стороны; 5 – экз. ПИН, № 5546/221, раковина молодого макроконха: 5а – сбоку, 5б – с вентральной стороны, 5в – с устья; Карачаево–Черкесия, Зеленчукский р-н, юж. склон горы Джангура, местонахождение 33; осыпь верхов зоны *Parkinsoni* верхнего байоса – низов зоны *Zigzag* нижнего бата; сборы автора 2015–2021 гг. Длина масштабной линейки 10 мм; звездочкой (*) отмечено начало жилой камеры.





On the Some *Parkinsonia* (Ammonoidea: Parkinsoniidae) from the Uppermost Bajocian of the Kuban and Urup Rivers Interfluve (Northern Caucasus, Russia)**V. V. Mitta^{1, 2}**¹*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*²*Cherepovets State University, Cherepovets, 162600 Russia*

Representatives of the genus *Parkinsonia* were studied using new material from the upper part of the Bajocian Parkinsoni Zone (Middle Jurassic) of Karachay-Cherkessia. Ammonites were found ex situ in the stratotype section of the Djangura Formation (southern slope of Dzhangura Mountain). The species *P. perplanulata* Wetzel [m], *P. wetzeli* Schmidtil et Krumbeck [m], *P. cf. parkinsoni* (Sowerby), *P. cf. friedericiaugusti* Wetzel are identified and partly illustrated. *P. pseudoplanulata* Besnosov [M, m], which was originally established only on macroconchs, is redescribed.

Keywords: Ammonoidea, Parkinsoniidae, *Parkinsonia*, Middle Jurassic, Upper Bajocian, Parkinsoni Zone, Northern Caucasus

УДК 564.8:56.07:57.012.3

ПОРИСТОСТЬ РАКОВИНЫ БРАХИОПОД РОДА SYRINGOTHYRIS WINCHELL (ОТРЯД SPIRIFERIDA)

© 2023 г. Г. А. Афанасьева*

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

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

Поступила в редакцию 23.06.2021 г.

После доработки 17.11.2022 г.

Принята к публикации 17.11.2022 г.

Описаны поры на наружной поверхности раковины спириферид рода *Syringothyris* Winchell, 1863 и охарактеризована связь пор с фибрами вторичного слоя. Рассмотрены вопросы таксономического значения пор и систематического положения рода *Syringothyris*.

Ключевые слова: брахиоподы, род *Syringothyris* Winchell, пористость раковины, систематическое положение рода

DOI: 10.31857/S0031031X23020022, EDN: LBOUDI

Наличие пор в раковине рода *Syringothyris* Winchell, 1863 из отряда Spiriferida неоднократно отмечалось при описании рода, однако их связь с фибрами вторичного слоя, играющая важную роль для определения типа секреции раковины, оставалась неизвестной. Поры на наружной поверхности раковины и соотношение их с фибрами удалось наблюдать у *Syringothyris altaica* Tolmatchow, 1924 на материале из верхнетурнейских отложений нижнего карбона (зона *Spirifer baianii*–*Marginatia burlingtonensis*) местонахождения в районе с. Кярки у подножия горы Тежгар на территории Нахичеванской автономной республики (Азербайджан). Изученный материал был собран в 1986 г. И.А. Гречишниковой.

Поры являются характерной чертой микроструктуры раковины многих брахиопод. По данным О.Н. Зезиной (1985), только 10% современных видов имеют непористую раковину. Присутствие пор в той или иной мере отмечено у представителей большинства отрядов ископаемых брахиопод (все Terebratulida, Spiriferinida и некоторые Orthida, Rhynchonellida, Strophomenida, Atrypida, Spiriferida, Thecideida).

Изученный вид *Syringothyris altaica* характеризуется довольно крупной раковинной ромбическо-го очертания с высокой ареей, с гладкими синусом и седлом и с неветвящимися, уплощенными боковыми ребрами (табл. VII, фиг. 1а–1д; см. вклейку). Этот вид распространен в отложениях

турнейского яруса нижнего карбона Кузнецкого бассейна, Китая, Ирана, Тянь-Шаня, Закавказья.

Поры *Syringothyris altaica* наблюдались на нарушенной наружной поверхности брюшной створки неполной сохранности вблизи переднего края (табл. VII, фиг. 2а–2д). Выходы пор имеют овальные очертания, размером около 4 × 8 мкм. Они беспорядочно расположены по поверхности створки. Расстояния между ними от 1 до 20 мкм. Каждая пора пронизывает одну фибру, которая в этом месте расширяется, но не прерывается. Две фибры, расположенные по бокам от этой фибры, изогнуты в сторону от поры.

Наблюдаемые у *S. altaica* структурные взаимоотношения поровых каналов и фибр сходны с таковыми современных теребратулид. Имеется в виду вариант образования у них порового отверстия на одной фибре. Отсутствие следов слияния фибр вблизи порового канала может косвенно свидетельствовать о соотношении “одна клетка–одна фибра” в процессе секреции раковины, а изгиб фибр характеризует смещение секретирующей клетки (Белякова, 1990; Williams, 1997). Это сходство у неродственных, далеких в таксономическом положении форм подтверждает мнение о том, что характеристику микроструктуры раковины не следует рассматривать в качестве таксономического признака какого-либо ранга, учитывая, что система брахиопод основана на морфологической дивергенции, уровни которой, как известно, не совпадают с уровнями микрострук-

турных, по сути, гистологических изменений в эволюции (Барсков, 1977; Афанасьева, 1984, 1988). Что же касается пористости, то она появляется неоднократно, независимо и спорадически в разных отрядах брахиопод (Эрлангер, 1986; Williams, 1997; Пахневич, 2022 и др.), и ее наличие не может быть основанием для однозначного объединения морфологически различных групп и разъединения морфологически подобных.

Я помещаю род *Syringothyris* в подсемейство *Syringothyridinae* Fredericks, 1926 семейства *Syringothyrididae* Fredericks, 1926 надсемейства *Spiriferoidea* King, 1846 в составе отряда *Spiriferida* Waagen, 1883 согласно системе, предложенной в "Treatise on Invertebrate Paleontology" (Boucot et al., 1965). Надсемейство *Spiriferoidea* (прежнее написание *Spiriferacea*) объединяло формы единого типа морфологии с непористой и, реже, пористой раковиной. Спирифериды с целиком пористой раковиной, общего облика, были выделены в надсемейство *Spiriferinoidea* Davidson, 1884 (прежнее написание *Spiriferinacea*). В дальнейшем в новом издании "Treatise ..." (Carter, Johnson, 2006) семейство *Syringothyrididae* на основании присутствия пор было включено в отряд *Spiriferinida* Ivanova, 1972, который объединил вместе с характерными регулярно пористыми формами все в разной мере пористые роды разнообразной морфологии. Таким образом, подобные по строению раковины роды, обладающие пирамидальной брюшной створкой, высокой плоской треугольной ареей, прямой макушкой, высоким дельтирием с дельтидальными покровами, плоской спинной створкой, уплощенными неветвящимися ребрами на боковых поверхностях, помещены в новом издании "Treatise ..." (Carter et al., 2006; Carter, Johnson, 2006) в разные отряды: роды *Syringospira* Kindle, 1909, *Tenticospirifer* Tien, 1938, *Sphenospirifer* Cooper, 1954, *Tarandospirifer* Simakov, 1970 и др. – в отряд *Spiriferida*, а роды *Syringothyris* Winchell, 1863, *Pseudosyrinx* Weller, 1914, *Septosyringothyris* Vandercammen, 1955 и *Verkhotomia* Sokolskaja, 1963 – в отряд *Spiriferinida*. В этом же издании у других представителей спириферирид отмечено преобладание двояковыпуклой раковины, с низкой вогнутой ареей, невысоким дельтирием, обычно без дельтидальных покровов, загну-

той макушкой брюшной створки, с высокими резкими ребрами на боковых поверхностях.

В связи с этим считаю нецелесообразным изменение отрядной принадлежности рода *Syringothyris*, оставив его в отряде *Spiriferida*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева Г.А.* Направления и методы морфологических исследований брахиопод // Тр. ПИН АН СССР. 1984. Т. 199. С. 10–19.
- Афанасьева Г.А.* Брахиоподы отряда *Chonetida* (историческое развитие, функциональная морфология, филогенез и система) // Тр. ПИН АН СССР. 1988. Т. 228. 124 с.
- Барсков И.С.* Структурные и биохимические аспекты изучения наружного скелета беспозвоночных // Тез. докл. III Всесоюз. конф. по мезозойским и кайнозойским брахиоподам. Харьков: Изд-во Харьк. ун-та, 1977. С. 7–9.
- Белякова О.Н.* К методике изучения пористости и фиброзного слоя раковин замковых брахиопод // Палеонтол. журн. 1990. № 3. С. 91–99.
- Зезина О.Н.* К вопросу о секреции раковины у замковых брахиопод // Материалы 2-ой Всесоюзной школы "Современное состояние и основные направления изучения брахиопод". Т. 2. М., 1985. С. 88–110.
- Пахневич А.В.* Пористые девонские и раннекарбонные ринхонеллиды (*Brachiopoda*) Закавказья // Палеонтол. журн. 2022. № 4. С. 23–31.
- Эрлангер О.А.* О систематике пористых ринхонеллид (*Brachiopoda*) // Палеонтол. журн. 1986. № 3. С. 52–59.
- Afanasjeva G.A.* Superfamily *Syringothyroidea* // Devonian and Carboniferous brachiopods and biostratigraphy of Transcaucasia (Ending). *Pleiades Publ.*, 2018. P. 1023–1025 (*Paleontol. J. V. 52. № 9*).
- Boucot A.J., Johnson J.G., Pitrat C.W., Staton R.D.* Order *Spiriferida* // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt H. *Brachiopoda*. V. 2. Lawrence: Geol. Soc. Amer., Univ. Kansas Press, 1965. P. H632–H728.
- Carter J.L., Johnson J.G.* Order *Spiriferinidina* Ivanova, 1972 // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt H. *Brachiopoda* revised. V. 5. Lawrence: Geol. Soc. Amer., Univ. Kansas Press, 2006. P. 1877–1937.
- Carter J.L., Johnson L.G., Gourvenec R., Hou Hong-fei.* Order *Spiriferida* Waagen, 1883 // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt H. *Brachiopoda* revised. V. 5. Lawrence: Geol. Soc. Amer., Univ. Kansas Press, 2006. P. 1689–1870.
- Williams A.* Shell structure // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt H. *Brachiopoda* revised. V. 1. Lawrence: Geol. Soc. Amer., Univ. Kansas Press, 1997. P. 267–295.

Объяснение к таблице VII

Фиг. 1, 2. *Syringothyris altaica* Tolmatchow, 1924: 1 – экз. ПИН, № 3744/236, наружное строение, ×1 (из: Afanasjeva, 2018, табл. 34, фиг. 3): 1а – вид со стороны брюшной створки, 1б – вид со стороны ареей, 1в – вид со стороны спинной створки, 1г – вид со стороны переднего края, 1д – вид сбоку; Нахичеванская АР, левый берег р. Арпа, северо-западный склон горы Геран-Каласи; нижний карбон, верхняя часть турнейского яруса, зона *Spirifer baiani* – *Marginatia burlingtonensis*; 2 – экз. ПИН, № 3744/900: 2а–2д – поры и фибры на поверхности брюшной створки: 2а – ×700, 2б, 2в – ×3000, 2г, 2д – ×5000; Нахичеванская АР, район с. Ярки, подножье горы Тежгар; возраст тот же.

**The Punctae of the Shell of Brachiopod
Genus *Syringothyris* Winchell (Order Spiriferida)**

G. A. Afanasjeva

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

The punctae of brachiopod genus *Syringothyris* Winchell, 1863 (order Spiriferida) are described and relation of punctae and fibrous secondary layer is characterized. Taxonomic significance of punctae and systematic position of the genus *Syringothyris* are considered.

Keywords: brachiopods, genus *Syringothyris* Winchell, punctae of the shell, systematic position of the genus



1а



1б



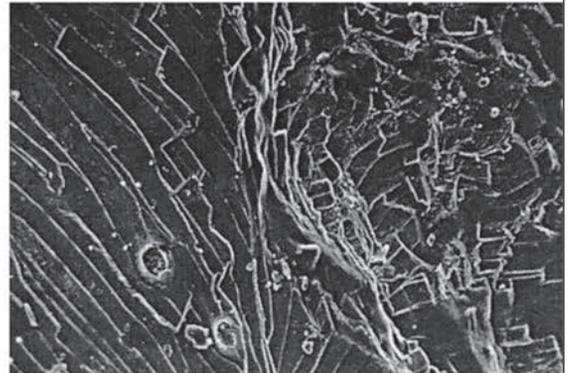
1в



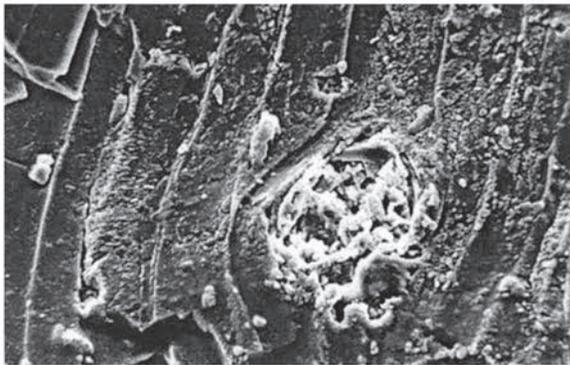
1г



1д



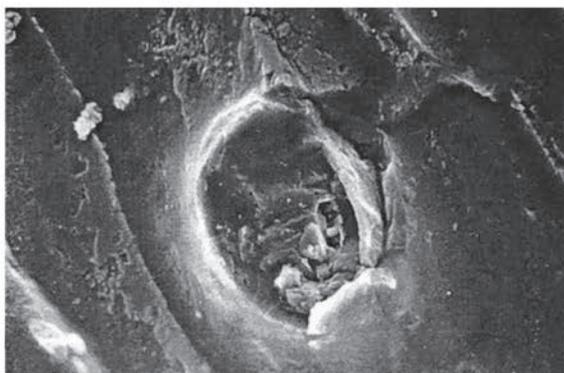
2а



2б



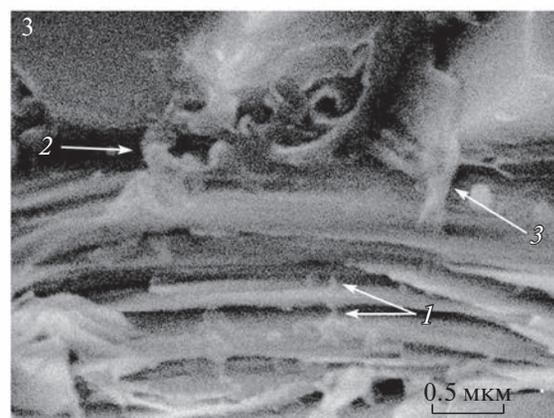
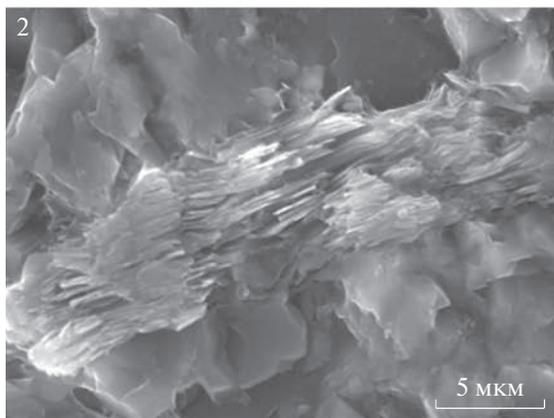
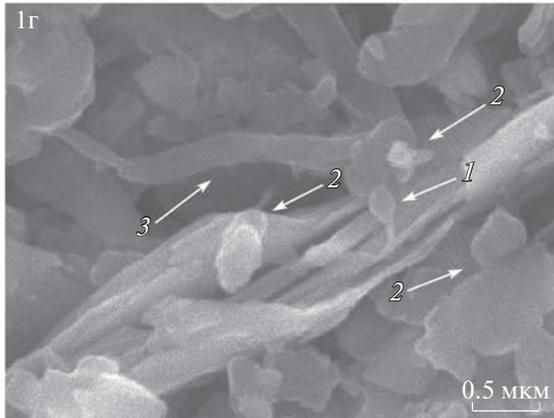
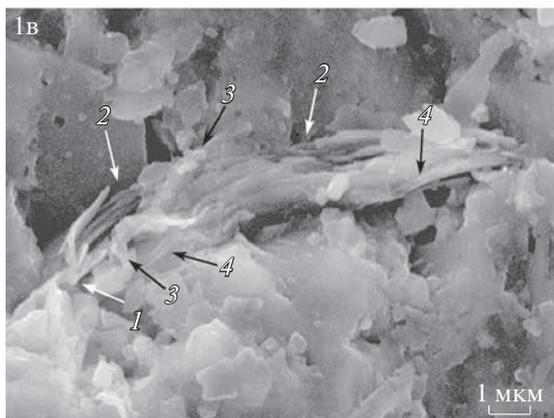
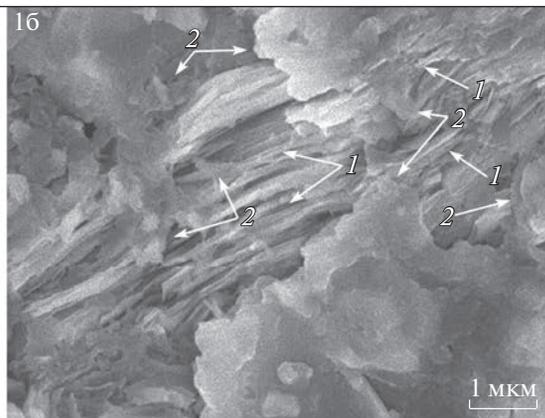
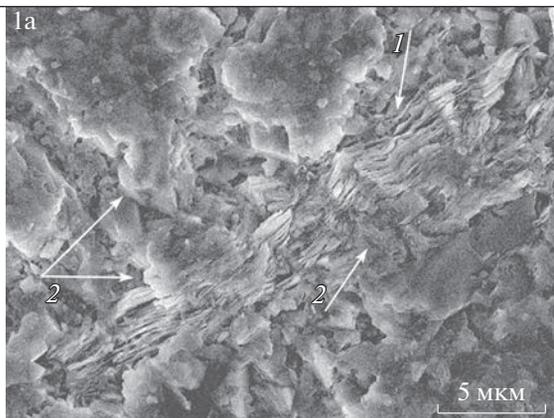
2в



2г



2д



УДК 564.81.551.762.3

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ ОТРЯДА ACROTRETIDA KUHN ВО ФРАНСКИХ (ВЕРХНИЙ ДЕВОН) ОТЛОЖЕНИЯХ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

© 2023 г. Т. Н. Смирнова^а, *, Е. А. Жегалло^б, **

^аМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

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

*e-mail: smirnovatiana77@mail.ru

**e-mail: ezheg@paleo.ru

Поступила в редакцию 12.05.2022 г.

После доработки 30.08.2022 г.

Принята к публикации 30.08.2022 г.

Изучено строение и микроструктура раковинного вещества *Acrotretella* sp. на протегулюме, брефической и взрослой раковине. Характерно строение вторичного слоя, представленного прослоями с колумнарными и сферолитовыми структурами. По краям раковины развиты морщины.

Ключевые слова: *Acrotretella*, верхний девон, франский ярус, микроструктура, протегулюм, колумнарно-пластинчатые и сферолитовые структуры

DOI: 10.31857/S0031031X23020137, EDN: LENFVD

ВВЕДЕНИЕ

Брахиоподы рода *Acrotretella* Ireland, 1961 найдены в отложениях франского яруса верхнего девона, в мендыньском горизонте, в Южном Тимане, в скважине Коми-2 на глубине 174.05 м. Три экземпляра были обнаружены при обработке кернового материала на предмет получения конодонтов сотрудником каф. палеонтологии МГУ Л.И. Кононовой. Находки рода *Acrotretella* ранее были известны из более древних отложений: в ордовике, верхнем силуре Швеции, США, в верхнем ордовике Ирландии, в нижнем силуре и нижнем девоне Богемии (Чехия).

Спинная створка *Acrotretella* sp. из верхнего девона Южного Тимана округло-треугольной формы, с длинным, прямым смычным краем; развита четкая псевдоаррея (рис. 1, а). Протегулюм в виде усеченного конуса с крутыми склонами под углом около 90°, занимает краевое положение, четко выделяется в рельефе створки, значительно выступает за пределы смычного края, не имеет резкой границы с брефической раковиной. Диаметр протегулюма 200 мкм (рис. 1, б). Макушка протегулюма имеет неглубокую выемку с ровными, округлыми краями; диаметр выемки 30 мкм. Брефическая раковина правильных округлых очертаний, диаметром 600 мкм. Ложная аррея низкая, длиной до 350 мкм. Более узкая, гладкая внутренняя часть псевдоарреи расположена в плоскости смыкания створок, в данном слу-

чае вертикально. В ней имеются две узкие продольные бороздки, делящие ее на три приблизительно равные части. Наружная, относительно более широкая часть имеет вид слабоогнутой площадки, расположенной под небольшим углом к плоскости смыкания створок.

Микроструктура спинной створки. Первичный слой обнаружен на части псевдоарреи, на протегулюме и брефической раковине. Он имеет плотную поверхность, тонко гранулированную, с размерами гранул около 0.1 мкм. На поверхности протегулюма различаются микропоры размерами 0.15 мкм (рис. 1, в). На арее и соседней с брефической раковиной части взрослой раковины наблюдаются линии роста (рис. 1, г). Около брефической раковины толщина линий роста от 2 до 5 мкм, ближе к краю створки их толщина от 5 до 12 мкм, на взрослой части раковины линии роста местами дихотомирующие, шириной от нескольких микрон до 20 мкм (рис. 1, а). Линии роста сложены тонко гранулированным материалом, гранулы до 0.1 мкм. Между линиями роста под первичным слоем на взрослой части створки наблюдается вторичный слой, представленный в основном прослоями с колумнарными структурами (рис. 1, д) по терминологии О. Вильямса и Л. Холмера (Williams, Holmer, 1992) и, в меньшей степени, чередованием колумнарных и сферолитовых прослоев. В колумнарных структурах между пластинами находятся колумны — образова-

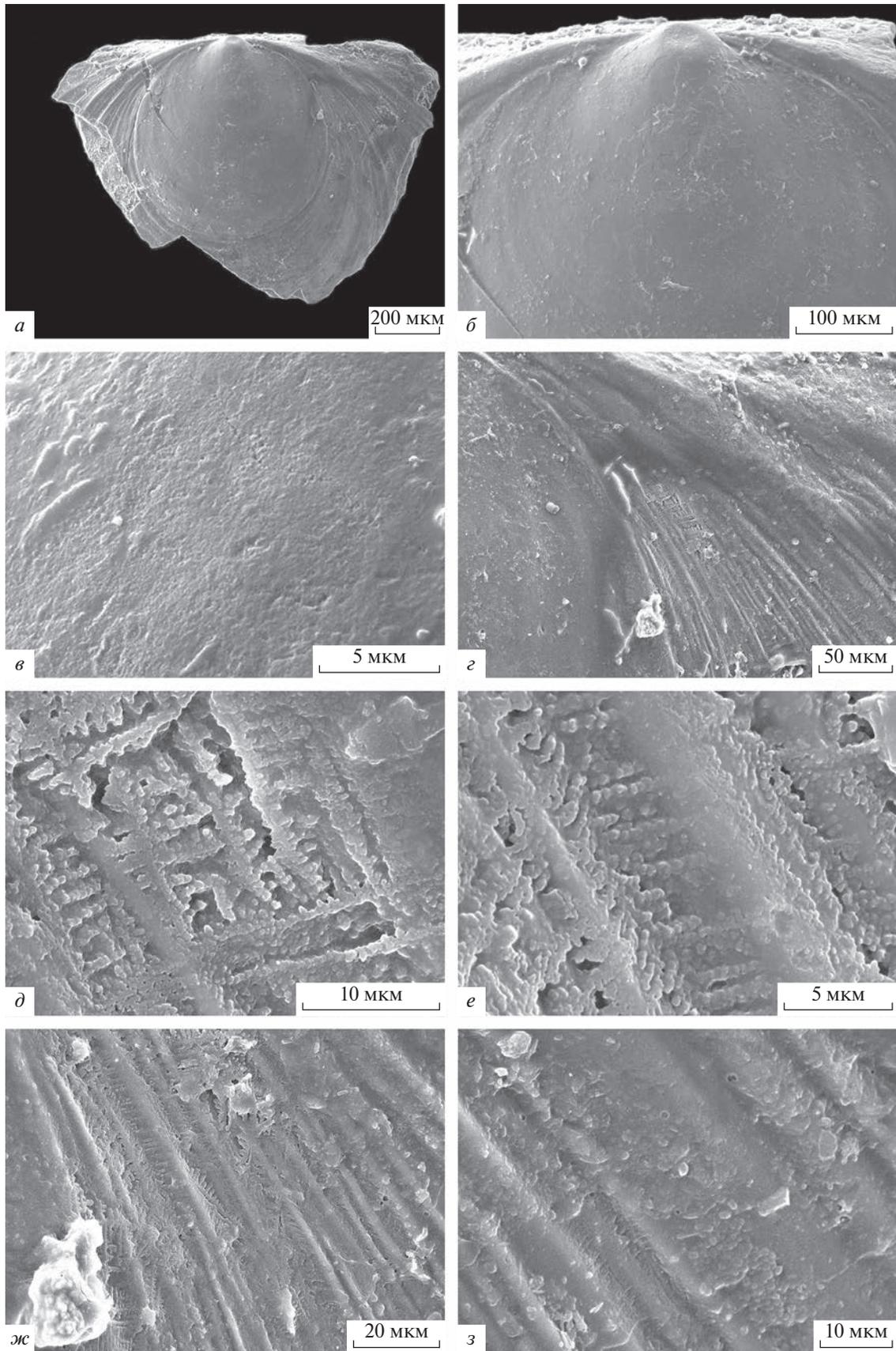


Рис. 1. *Acrotretella* sp., экз. ПИН, № 5645/25: *a* – спинная створка с протегулюмом и брефической раковиной; *b* – срединная выемка на протегулюме; *в* – плотная поверхность первичного слоя на протегулюме; *г* – справа от брефической раковины часть псевдоарей и полосы роста; *д* – колумнарно-пластинчатые структуры на псевдоарее около протегулюма; *e* – детали строения колумнарно-пластинчатой структуры: вертикальные по отношению к пластинам колумны и раздвоенные пластины; *ж* – чередование прослоев с колумнарно-пластинчатой структурой и пластин роста в средней части створки; *з* – чередование колумнарно-пластинчатых, сферолитовых прослоев и пластин роста в боковой части створки; Республика Коми, Южный Тиман, скважина Коми–2, глуб. 174.05 м; верхний девон, франский ярус.

ния, ориентированные вертикально по отношению к пластинам. Длина колумнов 4.8–5.0 мкм, толщина 0.7–0.75 мкм, расстояние между колумнами 0.5–0.6 мкм. В результате перекристаллизации каждая колумна приобретает четковидный облик; сферические образования неправильной формы расположены вплотную на колумнах и имеют размеры около 0.5 мкм. Многие колумны протягиваются через несколько пластин, создавая впечатление решетки, что дает чисто внешнее сходство с камератными слоями. Пластинчатые прослои в колумнарных структурах тонко гранулированные, толщиной до 4 мкм; некоторые пластины сдвоенные, состоят из отдельных равных по размерам и толщине параллельных пластин (рис. 1, *e*). Края пластин приобрели бахромчатый вид в результате процессов перекристаллизации. Сдвоенные пластины в колумнарном прослое описаны Вильямсом и Холмером (Williams, Holmer, 1992) на примере кембрийской *Angulotreta postapicalis* Palmer, 1983. В средней части взрослой створки наблюдается чередование прослоев с колумнарной структурой и линий роста. Ширина каждой линии роста 5–6 мкм, ширина отдельного колумнарного прослоя 7 мкм (рис. 1, *ж*). В боковой части взрослой створки можно видеть остатки линий роста и немного просвечивающиеся между ними прослои колумнарной структуры и сферолитовые прослои, последние частично пе-

рекрывают колумнарные прослои (рис. 1, *з*). Видимая толщина сферолитовых прослоев до 10 мкм, размеры сферолитов до 1 мкм. Структура линий роста тонко гранулированная, размер гранул 0.2–0.25 мкм. Микроскульптура, представленная морщинами, наиболее отчетливо наблюдается на переднем крае, где они плотно расположены, слабо дуговидно изогнуты, ориентированы параллельно передней комиссуре (рис. 2, *a*). Ширина каждой морщины 3.0–3.5 мкм, длина от 15 до 20 мкм. Местами видно, что отдельные морщины заходят под соседние морщины. Менее четко морщины выражены на боковых краях створки. На поперечном сколе толщина прослоя с морщинами равна 4 мкм (рис. 2, *б*). Такого типа микроскульптура, по данным Вильямса и Холмера (Williams, Holmer, 1992), является частью концентрических линий роста, образовавшихся в периоды воздействия стрессовых ситуаций на мускулы, контролирующие действие щетинок.

Наши находки *Acrotretella* sp., описанные выше из верхнедевонских отложений Южного Тимана, являются самыми поздними представителями рода *Acrotretella* и всего отряда *Acrotretida*, который известен в основном из отложений раннего палеозоя. Только один род из отряда *Acrotretida*, *Havlicekion* Mergl, 2001, описан М. Мерглом (Mergl, 2001) из нижнесилурийских и нижнеде-

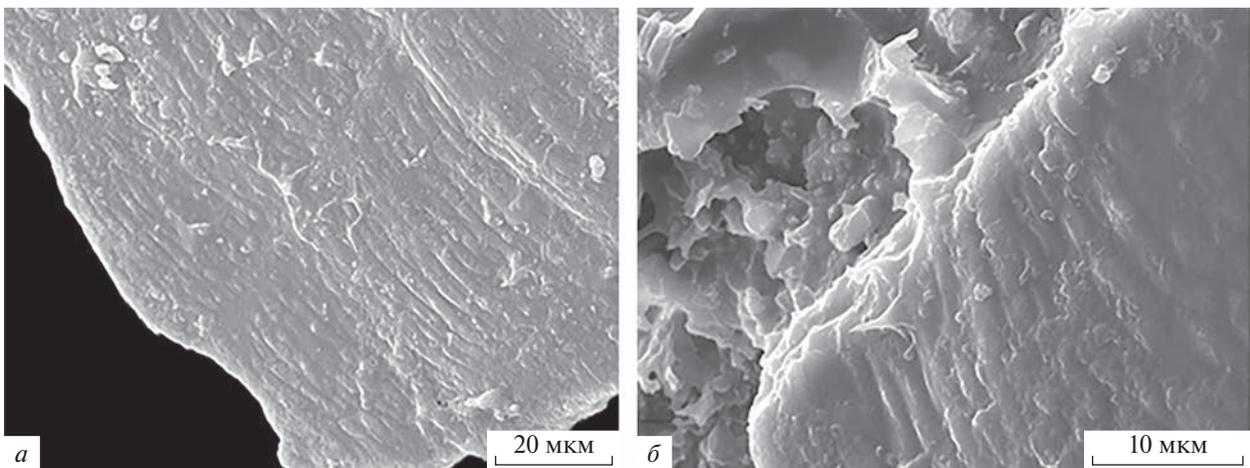


Рис. 2. *Acrotretella* sp., экз. ПИН, № 5645/25: *a* – морщинистый прослой на переднем крае створки; *б* – поперечный скол через морщинистый прослой; Республика Коми, Южный Тиман, скважина Коми–2, глуб. 174.05 м; верхний девон, франский ярус.

вонских отложений Баварии (ФРГ). Микроскульптура поверхности первичного слоя ранее рассматривалась как один из основных диагностических признаков отряда Acrotretida (Treatise ..., 2000, с. 97). Начиная с 2007 г. (Treatise ..., 2007, с. 2560), существенным диагностическим признаком отряда считается микроструктура раковинного вещества, а в данном случае – наличие колумнарного или камератного типа микроструктуры. Таким образом, отсутствие микроскульптуры на имеющемся материале не отрицает его принадлежности к акротретидам. Тем не менее, нельзя отрицать возможности механического уничтожения тонкого поверхностного слоя имеющегося материала при механической обработке во время приготовления препаратов.

Коллекция хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), № 5645.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Mergl M.* Lingulate brachiopods of Silurian and Devonian of the Barrandian (Bohemia, Czech Republic) // *Acta Mus. Natl. Pragae, Ser. B. Histor. Natur. Praha.* 2001. V. 57. P. 1–49.
- Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H. Brachiopoda. Revised. V. 2, 3.* Lawrence: Univ. Kansas Press, 2000. 919 p.
- Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H. Brachiopoda. Revised. V. 6. Suppl.* Lawrence: Univ. Kansas Press, 2007. 956 p.
- Williams A., Holmer L.* Ornamentation and shell structure of acrotretoid brachiopods // *Palaeontology.* 1992. V. 35. Pt 3. P. 675–692.

The First Finds of Representatives of the Order Acrotretida Kuhn from the Frasnian (Upper Devonian) Deposits of Komi Republic

T. N. Smirnova¹, E. A. Zhegallo²

¹*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

²*Borissak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

The structure and microstructure of the shell substance *Acrotretella* sp. on the protegulum, bryphic and adult shell. The structure of the secondary layer, represented by interlayers with columnar-lamellar and spherulite structures, is characteristic. Wrinkles are developed along the edges of the shell.

Keywords: *Acrotretella*, Upper Devonian, Frasnian stage, microstructure, protegulum, columnar-laminae structure, spheroidal layer

УДК 565.7:551.736.1-2(470)

РЕВИЗИЯ PERMOSIALIDAE (INSECTA: PALAEOMANTEIDA) КОНЦА НИЖНЕЙ–НАЧАЛА СРЕДНЕЙ ПЕРМИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2023 г. **Д. С. Аристов**^{a, b}, **А. П. Расницын**^{a, c, *}

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

^bЧереповецкий государственный университет, Череповец, 162602 Россия

^cМузей естественной истории, Лондон, SW7 5BD Великобритания

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

Поступила в редакцию 15.09.2022 г.

После доработки 25.10.2022 г.

Принята к публикации 26.10.2022 г.

Рассмотрен состав Permosialidae (Insecta: Palaeomanteida) конца нижней и начала средней перми Европейской России. *Permosialis defurcata* Martynova, 1952, *P. brevifurcata* Martynova, 1952, *P. bifasciata* Martynov, 1933, *P. cauleoides* Martynova, 1952, *P. marmorata* Martynova, 1952, *P. immaculata* Martynova, 1952 и *P. fasciata* Martynova, 1952 (все из нижнеказанских отложений Сояны в Архангельской обл.) сведены в синонимы к *P. paucinervis* Martynov, 1928 из разновозрастных отложений Тихих Гор в Татарстане. *Permosialis quadriramosa* Martynova, 1952 из Сояны сведен в синонимы к *Palaeomantopsis furcatella* Martynov, 1928 из Тихих Гор. Переописаны *P. furcatella*, *Permosialis paucinervis*, *P. perfecta* Martynova, 1952 и *P. latiformis* Martynova, 1952 (два последних вида из Сояны), описаны *Permosialis vizzaa* sp. nov. из верхнекунгурских отложений Воргашорского месторождения и *P. martynovae* sp. nov. из Сояны.

Ключевые слова: Insecta, Palaeomanteida, Permosialidae, нижняя и средняя пермь, Россия

DOI: 10.31857/S0031031X23020034, **EDN:** LBPNYX

Настоящая статья посвящена ревизии представителей семейства Permosialidae (Insecta: Palaeomanteida) из отложений верхов нижней – низов средней перми европейской части России. Семейство известно из перми и триаса Евразии, Южной Африки и Австралии (Riek, 1968; Novokshonov, Zhuzhgova, 2004; Rasnitsyn, Dijk, 2011; Rasnitsyn, Aristov, 2013).

Первый представитель семейства Permosialidae, *Permosialis paucinervis*, был описан А.В. Мартыновым в отряде Megaloptera (Martynov, 1928). В этой же работе другой вид, также относимый нами к пермосиалидам, *Palaeomantopsis furcatella*, был отнесен к Miomoptera incertae sedis (Martynov, 1928). Позднее Permosialidae относили к отряду Megaloptera (Мартынов, 1933; Мартынова, 1952, 1962), насекомым неясного положения (Carpenter, 1992) или отряду Palaeomanteida (=Miomoptera) (Расницын, 1980; Rasnitsyn, 2002; Novokshonov, Zhuzhgova, 2004; Rasnitsyn, Aristov, 2013).

Настоящей работой мы начинаем ревизию семейства, необходимую по причине накопившихся противоречий в его систематике, когда первоначально едва ли не каждый экземпляр описывался как новый вид; затем начали использовать

более взвешенный подход, и все это оставалось в общем употреблении и стало причиной хаоса в понимании родов и видов. Конечно, наибольшую часть материала представляют изолированные крылья, что при обедненном жилковании не позволяет избежать формальности подхода к выделению родов и видов, и дать простые и четкие диагнозы таксонов. В сомнительных случаях приходится учитывать не только наличную морфологию крыла, но и происхождение ископаемого (географию и возраст); при этом предполагается, что сходные по происхождению экземпляры имеют больше шансов оказаться конспецифичными, даже несмотря на некоторые морфологические различия. Такие отступления от стандартной палеонтологической процедуры допускались только в совершенно необходимых случаях, когда альтернативой оказывается описание отдельных экземпляров, а не того, что в нашем понимании может быть видами.

В связи с описанным подходом показалось логичным начать с некоторой хронологической и географической общности и, в частности, с самого богатого и ранее всего начатого описания позднекунгурско–раннеказанского материала севе-

ро-востока Европейской России, тем более что сюда относятся большинство типовых экземпляров, и систематика соответствующих видов наиболее запутана.

Авторы признательны А.Г. Пономаренко (ПИН РАН) и В.Д. Иванову (СПбГУ) за важные замечания и рекомендации по тексту рукописи.

О Т Р Я Д PALAEOMANTEIDA

СЕМЕЙСТВО PERMOSIALIDAE MARTYNOV, 1928

Род *Permosialis* Martynov, 1928

Permosialis paucinervis Martynov, 1928

Табл. VIII, фиг. 1–9 (см. вклейку)

Permosialis paucinervis: Martynov, 1928, с. 94, табл. VIII, фиг. 4, 5, табл. XV, фиг. 3; Мартынова, 1952, с. 229; Carpenter, 1992, с. 501.

Permosialis bifasciata: Мартынов, 1933, с. 74, фиг. 9; Мартынова, 1952, с. 234; 1962, с. 269, рис. 843, syn. nov.

Permosialis defurcata: Мартынова, 1952, с. 230, рис. 25, syn. nov.

Permosialis brevifurcata: Мартынова, 1952, с. 230, рис. 26, syn. nov.

Permosialis cauleoides: Мартынова, 1952, с. 233, рис. 29; Novokshonov, Zhuzhgova, 2004, с. 177, syn. nov.

Permosialis marmorata: Мартынова, 1952, с. 234, рис. 30; Novokshonov, Zhuzhgova, 2004, с. 177, syn. nov.

Permosialis immaculata: Мартынова, 1952, с. 235, рис. 31; Novokshonov, Zhuzhgova, 2004, с. 177, syn. nov.

Permosialis fasciata: Мартынова, 1952, с. 236, рис. 32; Novokshonov, Zhuzhgova, 2004, с. 177, syn. nov.

Г о л о т и п — экз., изображенный в: Martynov, 1928, табл. VIII, фиг. 5, табл. XV, фиг. 3; Россия, Татарстан, прав. берег р. Кама у пристани Тихие Горы, местонахождение Тихие Горы; средняя пермь, казанский ярус, нижнеказанский подъярус, байтуганская свита, лингуловые слои. Голотип не найден, вероятно, утерян; интерпретация вида основана на оригинальном описании и изображении.

О п и с а н и е (рис. 1, *a–u*). Переднее крыло относительно узкое (длина больше ширины в 2.1–2.3 раза). Передний край переднего крыла выпуклый. Костальное поле у основания RS шире субкостального. Ветви SC соизмеримы по длине с расстоянием между ними, последний развилочек SC короткий (не длиннее или немного длиннее ширины костального поля). R простой, с S-образно изогнутой вершиной. RS с тремя ветвями. Первый развилочек RS расположен сразу за серединой крыла (у экз. ПИН, № 94/798 — ближе к его дистальной трети), дистальнее развилочков M и

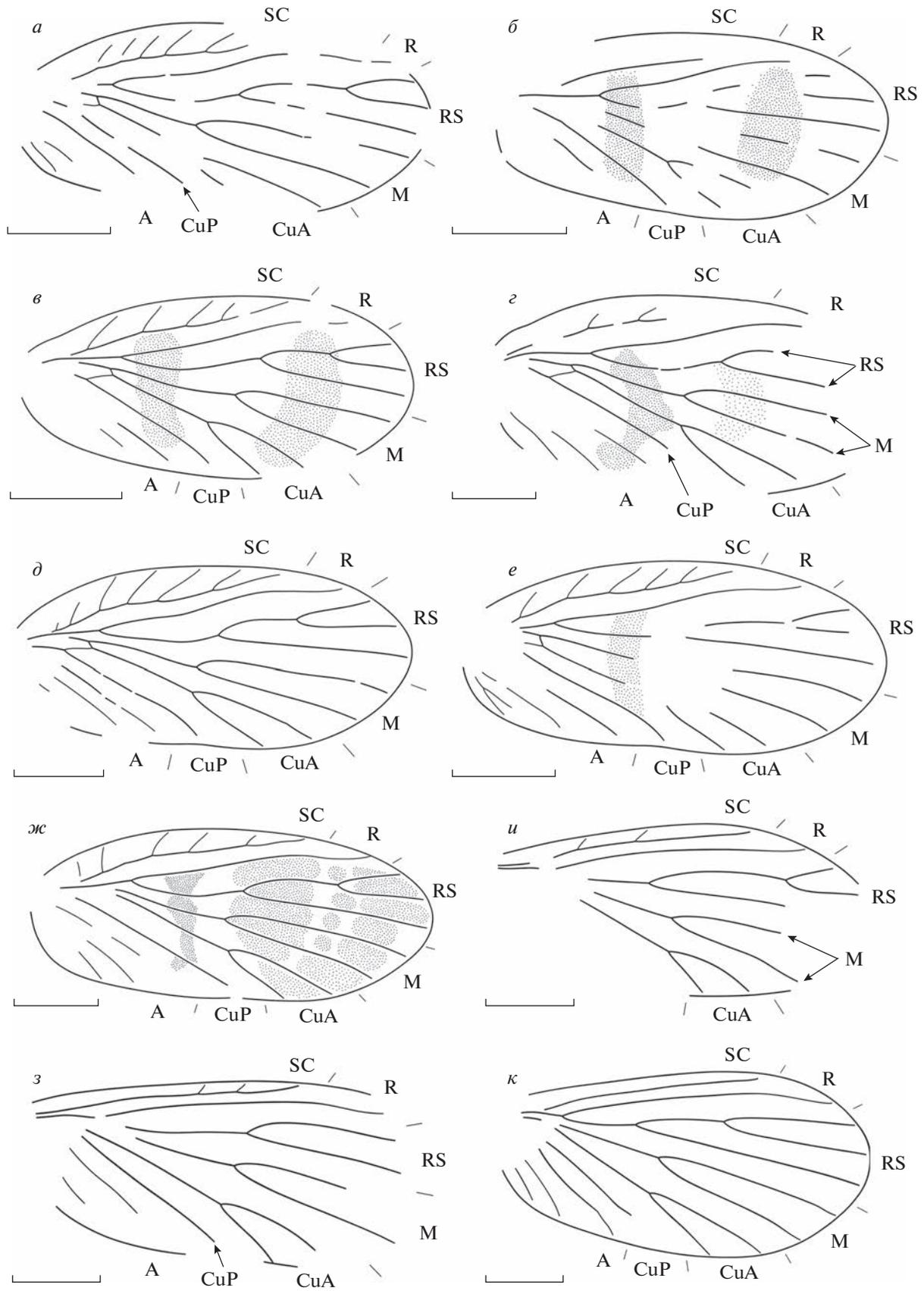
CuA. Ствол RS_{1+2} не изогнут резко горбовидно, длина его варьирует (в полтора раза длиннее RS_1 у голотипа, равна RS_1 у типа *P. cauleoides*). Развилочек RS_{1+2} короткий, составляющий менее трети общей длины RS. M разделяется на две ветви около середины крыла (немного базальнее у голотипа, немного дистальнее у экз. ПИН, № 94/798). CuA разделяется на две ветви немного базальнее середины крыла, развилочек CuA не сужен в основании. CuP слабо S-образно изогнута. A_1 простая, A_2 с двумя—тремя ветвями. Окраска в виде двух поперечных перевязей изменчивой ширины, проходящих через ствол RS (обычно через его базальную половину, реже через его середину) и через ствол RS_{1+2} , и не заходящих в костальное поле; основание крыла всегда светлое, вершина может быть затемнена (у голотипа окраска не сохранилась). У экз. ПИН, № 3353/801 (рис. 1, *ж*) вершина крыла также затемнена, но жилкование идентично.

Заднее крыло относительно узкое (длина больше ширины в 2.3 раза), отличается от переднего прямым передним краем, узкими костальным и субкостальным полями и прямой SC с немногими короткими косыми ветвями. R простой; RS с тремя ветвями, с первым развилочком, расположенным немного базальнее или немного дистальнее середины крыла. Развилочек RS_{1+2} короткий, составляющий менее трети длины RS. M разделяется на две ветви у середины крыла (базальнее его у типа *P. brevifurcata*, дистальнее у типа *P. defurcata*), развилочек RS_{1+2} короткий. Развилочек CuA короткий, анальных жилочек две. Окраска отсутствует или не сохранилась.

Размеры в мм: длина переднего крыла 9.0–13.5 (у голотипа — 11), заднего (голотипы *P. brevifurcata* и *P. defurcata*) — 11–13.

З а м е ч а н и я. Задние крылья *P. brevifurcata* Martynova, 1952 (рис. 1, *u*; табл. VIII, фиг. 9) и *P. defurcata* Martynova, 1952 (рис. 1, *з*; табл. VIII, фиг. 8) мы относим к этому же виду, поскольку их признаки, по нашему мнению, сопоставимы: развилочек RS_{1+2} , короткий, развилочек M близ середины крыла. Важно также, что *P. paucinervis* абсолютно доминирует в нижнеказанских отложениях северо-востока Европейской России, и отнесенные к этому виду задние крылья также составляют большинство собранных здесь задних крыльев. Рассмотренные крылья различаются по располо-

Рис. 1. Представители рода *Permosialis*, *a–ж* — передние крылья *P. paucinervis* Martynov, 1928: *a* — голотип, местонахождение Тихие Горы (рис. по фото А.В. Мартынова); *б* — экз. ПИН, № 2334/41 (голотип *P. bifasciata* Martynov, 1933); *в* — экз. ПИН, № 94/798 (голотип *P. cauleoides* Martynova, 1952); *г* — экз. ПИН, № 94/186(192) (голотип *P. marmorata* Martynova, 1952); *д* — экз. ПИН, № 117/2579 (голотип *P. immaculata* Martynova, 1952); *е* — экз. ПИН, № 117/2651 (голотип *P. fasciata* Martynova, 1952); *ж* — экз. ПИН, № 3353/801; *з–к* — задние крылья: *з*, *u* — *P. paucinervis*; *з* — экз. ПИН, № 117/1316 (голотип *P. defurcata* Martynova, 1952); *u* — экз. ПИН, № 117/1756 (голотип *P. brevifurcata* Martynova, 1952); *к* — *P. latiformis* Martynova, 1952, голотип ПИН, № 117/1153; местонахождение Сояна. Длина масштабной линейки 3 мм.



жению поперечных жилок в костальной области и по взаимному положению основных развилков, но эти различия не превышают того, что известно для передних крыльев *P. paucinervis*.

P. latiformis, описанный по заднему крылу вместе с предыдущими видами, сохранен нами как самостоятельный вид из-за длинного первого развилка RS_{1+2} (подробнее см. ниже).

В.Г. Новокшенов и Л.В. Жужгова при ревизии представителей рода *Permosialis* из Сояны упомянули только два вида: *P. perfecta* и *P. cauleoides*, к последнему сведены в синонимы два других соянских вида: “+ *P. immaculata* O. Mart + *P. fasciata* O. Mart.” (Novokshonov, Zhuzhgova, 2004). *P. marmorata*, *P. bifasciata*, *P. defurcata*, *P. brevifurcata* и *P. latiformis* упомянуты не были.

Распространение. Татарстан и Архангельская обл.; средняя пермь, казанский ярус, нижеказанский подъярус.

Материал. Кроме голотипа, экз. ПИН, №№ 2334/41 (голотип *P. bifasciata* Martynov, 1933), 94/798 (голотип *P. cauleoides* Martynov, 1952), 94/186(192) (голотип *P. marmorata* Martynov, 1952), 117/2579 (голотип *P. immaculata* Martynov, 1952), 117/2651 (голотип *P. fasciata* Martynov, 1952), 3353/801, передние крылья; 117/1316 (голотип *P. defurcata* Martynov, 1952), 117/1756 (голотип *P. brevifurcata* Martynov, 1952), задние крылья; все экземпляры, кроме голотипа, из Сояны (Архангельская обл.; ивагорская свита).

***Permosialis latiformis* Martynova, 1952**

Табл. VIII, фиг. 10

Permosialis latiformis: Мартынова, 1952, с. 231, рис. 27.

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

Описание (рис. 1, κ). Заднее крыло относительно широкое (длина больше ширины в два раза). *R* простой, *RS* с тремя ветвями, первый развилок расположен заметно базальнее середины крыла. Развилки RS_{1+2} длинный, составляет почти половину длины *RS*. *M* разделяется на две ветви перед серединой крыла. Развилки *CuA* короткий, анальных жилок три. Окраска не известна.

Размеры в мм: длина заднего крыла 14.

Сравнение. Вид наиболее сходен с *P. paucinervis*, от которого отличается более широким крылом, длинным развилком RS_{1+2} . У *P. paucinervis* заднее крыло уже (длина больше ширины в 2.3 раза), развилки RS_{1+2} короткий (рис. 1, з, и; табл. VIII, фиг. 8, 9).

Замечания. По длинному развилку RS_{1+2} описываемое заднее крыло сходно с передним крылом *P. perfecta* Martynova, 1952 (см. ниже). От-

сутствие рисунка на заднем крыле, в покое скрытом под передним, естественно и само по себе не должно служить препятствием для отнесения его к тому же виду. Однако оригинальный глазчатый рисунок передних крыльев *P. perfecta*, редкий у пермосиалид, может указывать на некоторую обособленность этого вида, и отнесение к нему же заднего крыла *P. latiformis* на единственном основании длинного развилка RS_{1+2} нам представляется преждевременным.

Материал. Голотип.

***Permosialis perfecta* Martynova, 1952**

Табл. IX, фиг. 1, 2 (см. вклейку)

Permosialis perfecta: Мартынова, 1952, с. 232, рис. 28; Novokshonov, Zhuzhgova, 2004, с. 177.

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

Описание (рис. 2, а, б). Переднее крыло широкое (длина больше ширины в 1.9–2.0 раза). Передний край переднего крыла выпуклый. Костальное поле у основания *RS* шире субкостального. Ветви *SC* длиннее расстояния между ними, последний развилки *SC* короткий (не длиннее или немного длиннее ширины костального поля). *R* простой, со слабоизогнутой вершиной. *RS* с тремя ветвями. Первый развилки *RS* расположен у середины крыла, на одном уровне с развилками *M* и *CuA*. Ствол RS_{1+2} короткий, не изогнут резко горбовидно. Развилки RS_{1+2} длинный, составляющий более трети общей длины *RS*. *M* разделяется на две ветви у середины крыла. *CuA* разделяется на две ветви у середины крыла, развилки *CuA* сужен в основании. *CuP* прямая, с изгибом у вершины. Мембрана крыла темная, окраска в виде небольших светлых окаймленных пятен.

Размеры в мм: длина переднего крыла 15–18.

Сравнение. Переописываемый вид наиболее сходен с *P. paucinervis* из местонахождения Сояна, от которого отличается длинным развилком RS_{1+2} , узким развилком *CuA* и окраской в виде окаймленных пятен. У *P. paucinervis* развилки RS_{1+2} короткий, развилки *CuA* не сужен в основании, окраска в виде полос.

Замечания. *P. perfecta* отличается от *P. paucinervis* в т.ч. и по признакам, которые Новокшенов и Жужгова (Novokshonov, Zhuzhgova, 2004) не без основания считают характерными для самок рассмотренных ими видов (более крупные размеры и более широкое костальное поле). Однако принципиально разная окраска крыльев (глазчатые пятна у *P. perfecta* и поперечные полосы у *P. paucinervis*) не позволяет считать их соответственно самками и самцами одного вида (у

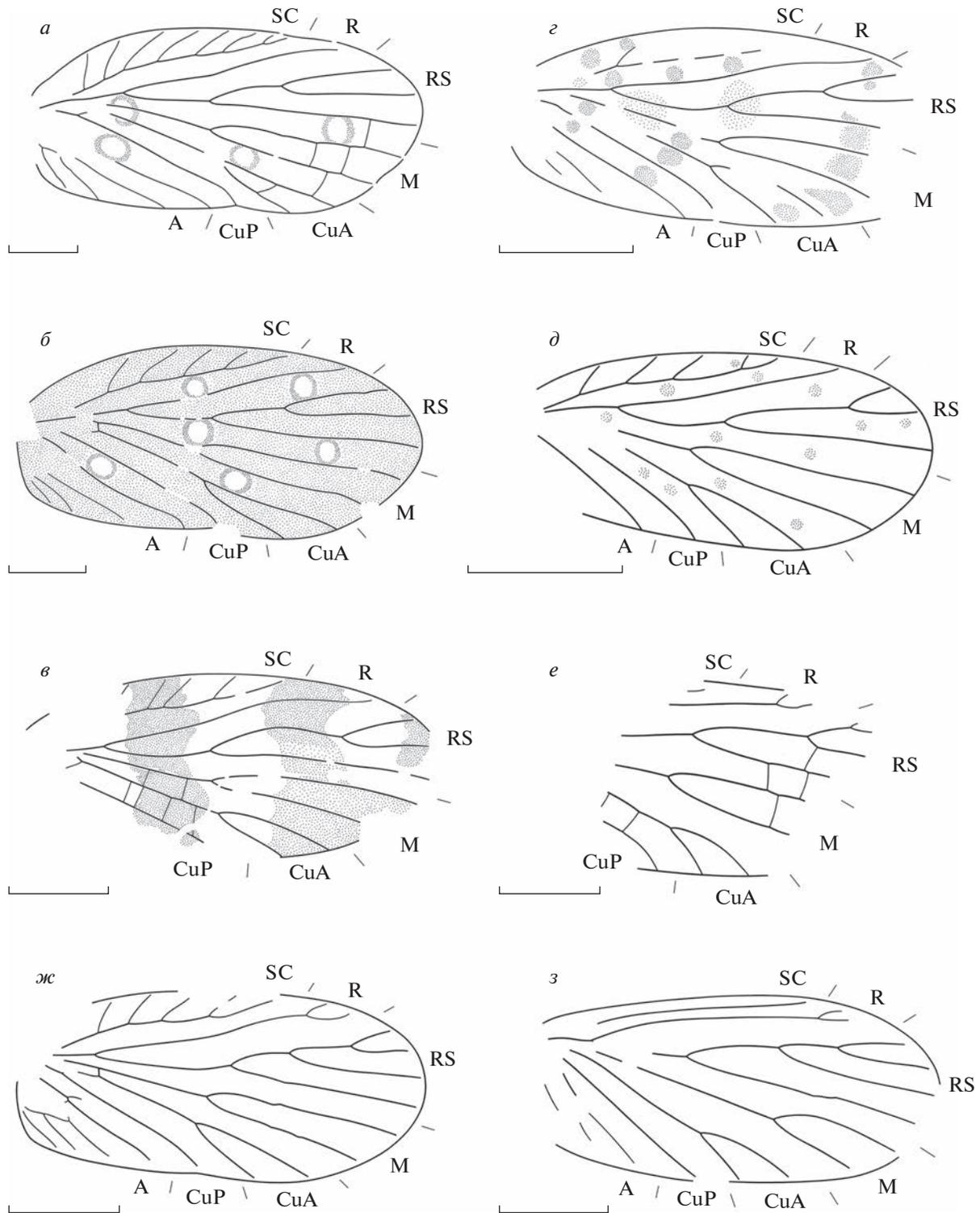


Рис. 2. Представители родов *Permosialis* и *Palaeomantopsis*: а–ж – передние крылья; а, б – *Permosialis perfecta* Martynova, 1952: а – голотип ПИН, № 117/1772; б – экз. ПИН, № 3353/808; местонахождение Сояна; в – *P. vizzya* sp. nov., голотип ПИН, № 1631/503; Варгашорское месторождение; г – *P. martynovae* sp. nov., голотип ПИН, № 3353/811; местонахождение Сояна; д – *P. punctimaculosa* Novokshonov et Rasnitsyn, 2001, реконструкция переднего крыла самца на основе паратипов ПИН, №№ 4987/57 и 4987/60; местонахождение Чекарда; е–з – *Palaeomantopsis furcatella* Martynov, 1928: е – голотип ПИН, № 2065/23(32); местонахождение Тихие Горы; ж – экз. ПИН, № 3353/807; з – экз. ПИН, № 117/1444(2652), заднее крыло (голотип *Permosialis quadriramosa* Martynova, 1952); местонахождение Сояна. Длина масштабной линейки 3 мм.

P. punctimaculosa Novokshonov et Rasnitsyn, 2001, модельного вида указанных авторов в отношении полового диморфизма пермосиалид, окраска самцов и самок одинаковая). Глазчатые пятна известны также у *P. ualentovae* Novokshonov et Zhuzhgova, 2004 (табл. IX, фиг. 3), описанного из среднепермского местонахождения Китяк в Кировской обл. России (Novokshonov, Zhuzhgova, 2004).

Материал. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3353/808 (рис. 2, б; табл. IX, фиг. 2) из типового местонахождения.

Permosialis vizzya Aristov et Rasnitsyn, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 4

Название вида от виззя коми-перм. – полосатая.

Голотип – ПИН, № 1631/503, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Россия, республика Коми, Воргашорское месторождение, скв. ВК-1349, глуб. 487 м; нижняя пермь, кунгурский ярус (Аристов и др., 2021), печорская серия, леворкутская свита, рудницкая подсвита.

Описание (рис. 2, в). Переднее крыло узкое (длина больше ширины в 2.5 раза). Передний край переднего крыла выпуклый. Костальное поле у основания RS, вероятно, немного шире субкостального. Ветви SC расположены нерегулярно, последний развилок SC короткий (не длиннее или немного длиннее ширины костального поля). R простой, с сильно S-образно изогнутой вершиной. RS с тремя ветвями. Первый развилок RS расположен перед серединой крыла, на одном уровне с развилками M и CuA. Ствол RS_{1+2} длинный (длиннее ствола RS), резко дуговидно изогнут к переднему краю крыла. Развилок RS_{1+2} короткий, составляющий менее трети общей длины RS. M разделяется на две ветви у середины крыла. CuA разделяется на две ветви у середины крыла, развилок CuA не сужен в основании. CuP прямая. Окраска в виде двух широких полос, доходящих до переднего края крыла, и пятна у его вершины.

Размеры в мм: длина переднего крыла 10.5.

Сравнение. Новый вид наиболее сходен с *P. paucinervis* Martynov, 1928, от которого отличается длинным (длиннее ствола RS) и дуговидно изогнутым к переднему краю крыла стволом RS_{1+2} , и окраской с полосами, достигающими переднего края крыла. У *P. paucinervis* ствол RS_{1+2} короче ствола RS, а окраска не достигает переднего края крыла.

Материал. Голотип.

Permosialis martynovae Aristov et Rasnitsyn, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 5

Вид назван в честь О.М. Мартыновой.

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. 2, з). Переднее крыло узкое (длина больше ширины примерно в 2.3 раза). Передний край переднего крыла выпуклый. Костальное поле у основания RS в 1.6 раза шире субкостального. R простой, с S-образно изогнутой вершиной. RS с тремя ветвями. Первый развилок RS расположен у середины крыла немного дистальнее развилков M и CuA. Ствол RS_{1+2} немного длиннее ствола RS, слабо изогнут дуговидно к переднему краю крыла. Развилок RS_{1+2} короткий, составляющий менее трети общей длины RS. M разделяется на две ветви перед серединой крыла. CuA разделяется на две ветви перед серединой крыла, развилок CuA не сужен в основании. CuP слабо S-образно изогнута. 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. Новый вид по пятнистой окраске и размерам наиболее сходен с самцом *P. punctimaculosa* Novokshonov et Rasnitsyn, 2001 из Чекарды (Россия, Пермский край; нижняя пермь, кунгурский ярус), от которого отличается прямой SC и окраской, состоящей из пятен разной величины. У самца *P. punctimaculosa* SC изогнута S-образно, вершина R прямая, окраска в виде небольших, одинаковой величины пятен (Новокшонон, Расницын, 2001, рис. 1, б; 2, б; здесь: рис. 2, д).

Материал. Голотип.

Род *Palaeomantopsis* Martynov, 1928

Palaeomantopsis furcatella Martynov, 1928

Табл. IX, фиг. 6–8

Palaeomantopsis furcatella: Martynov, 1928, с. 83, табл. XI, фиг. 4.

Permosialis quadriramosa: Мартынова, 1952, с. 229, рис. 24, syn. nov.

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

Описание (рис. 2, е–з). Передний край переднего крыла слабывыпуклый. Костальное поле у основания RS в 1.6 раза шире субкостального. Ветви SC соизмеримы по длине с расстоянием между ними, последний развилок SC короткий (не длиннее или немного длиннее ширины ко-

стального поля). R с коротким развилком; RS начинается в базальной четверти крыла, с четырьмя ветвями. Первый развилок RS расположен у середины крыла немного дистальнее развилков M и CuA. M разделяется на две ветви у середины крыла. CuA разделяется на две ветви на одном уровне с развилком M или немного базальнее. Передний край заднего крыла слабывыпуклый, костальное поле в середине крыла немного шире субкостального. SC заканчивается перед дистальной третью крыла, R с коротким развилком. RS начинается в базальной четверти крыла, с четырьмя ветвями. M разделяется на две ветви у границы дистальной трети крыла. CuA разделяется на две ветви перед серединой крыла. CuP слабо S-образно изогнута; первая анальная жилка с двумя ветвями, вторая простая. Окраска на крыльях отсутствует (возможно, не сохранилась).

Размеры в мм: длина переднего крыла 12–15 [экз. ПИН, №№ 3353/807 и 2065/23(32), соответственно], заднего [экз. ПИН, № 117/1444(2652)] – 11.

Распространение. Татарстан и Архангельская обл.; средняя пермь, казанский ярус, нижеказанский подъярус.

Материал. Кроме голотипа, экз. ПИН, №№ 3353/807, отпечаток переднего крыла, и 117/1444(2652), отпечаток и противоотпечаток заднего крыла (голотип *Permosialis quadriramosa* Martynova, 1952); оба из местонахождения Сояна (Архангельская обл.; ивагорская свита).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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. Палеозоол. ин-та АН СССР. 1933. Т. 2. С. 63–96.
- 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.
- Новокошонов 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.* Отряд Palaeomanteida Handlirsh, 1906 // Историческое развитие класса насекомых / Ред. Родендорф Б.Б., Расницын А.П. М.: Наука, 1980. С. 74 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 175).
- Carpenter F.M.* Superclass Hexapoda // Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt R: Arthropoda 4, V. 3–4. Boulder, Colorado: Geol. Soc. Amer., Univ. Kansas Press, 1992. 655 p.
- Martynov A.V.* Permian fossil insects of North-East Europe // Тр. Геол. Музея АН СССР. 1928. Т. 4. С. 1–118.
- Novokoshonov 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.
- 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.
- Rasnitsyn A.P., van Dijk D.E.* The first Gondwanan Epimastax from the Lopingian of KwaZulu-Natal, South Africa (Insecta: Palaeomanteida = Miomoptera: Permosialidae) // Afr. Invertebr. 2011. V. 52. № 1. P. 207–209.
- 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.

Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1–9. *Permosialis paucinervis* Martynov, 1928: 1 – голотип, местонахождение Тихие Горы (фото А.В. Мартынова); 2 – экз. ПИН, № 2334/41 (голотип *P. bifasciata* Martynov, 1933); 3 – экз. ПИН, № 94/798 (голотип *P. cauleoides* Martynova, 1952); 4 – экз. ПИН, № 94/192 (голотип *P. marmorata* Martynova, 1952); 5 – экз. ПИН, № 117/2579 (голотип *P. immaculata* Martynova, 1952); 6 – экз. ПИН, № 117/2651 (голотип *P. fasciata* Martynova, 1952); 7 – экз. ПИН, № 3353/801; 8 – экз. ПИН, № 117/1316 (голотип *P. defurcata* Martynova, 1952); 9 – экз. ПИН, № 117/1756 (голотип *P. brevifurcata* Martynova, 1952); местонахождение Сояна (фиг. 1–7 – передние крылья, фиг. 8, 9 – задние крылья).

Фиг. 10. *Permosialis latiformis* Martynova, 1952, голотип ПИН, № 117/1153, заднее крыло; местонахождение Сояна.

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1, 2. *Permosialis perfecta* Martynova, 1952: 1 – голотип ПИН, № 117/1772, 2 – экз. ПИН, № 3353/808, передние крылья; местонахождение Сояна.

Фиг. 3. *Permosialis ualentovae* Novokoshonov et Zhuzhgov, 2004, голотип ПИН, № 1366/349, местонахождение Китяк.

Фиг. 4. *Permosialis vizzya* sp. nov., голотип ПИН, № 1631/503, Варгашорское месторождение.

Фиг. 5. *Permosialis martynovae* sp. nov., голотип ПИН, № 3353/811, местонахождение Сояна.

Фиг. 6–8. *Palaeomantopsis furcatella* Martynov, 1928: 6 – голотип ПИН, № 2065/23, переднее крыло; местонахождение Тихие Горы, 7 – экз. ПИН, № 3353/807, переднее крыло, 8 – экз. ПИН, № 117/1444, заднее крыло (голотип *Permosialis quadriramosa* Martynova, 1952); местонахождение Сояна.

Revision of Permosialidae (Insecta: Palaeomanteida) from Uppermost Lower and Lower Middle Permian of European Russia

D. S. Aristov^{1, 2}, A. P. Rasnitsyn^{1, 3}

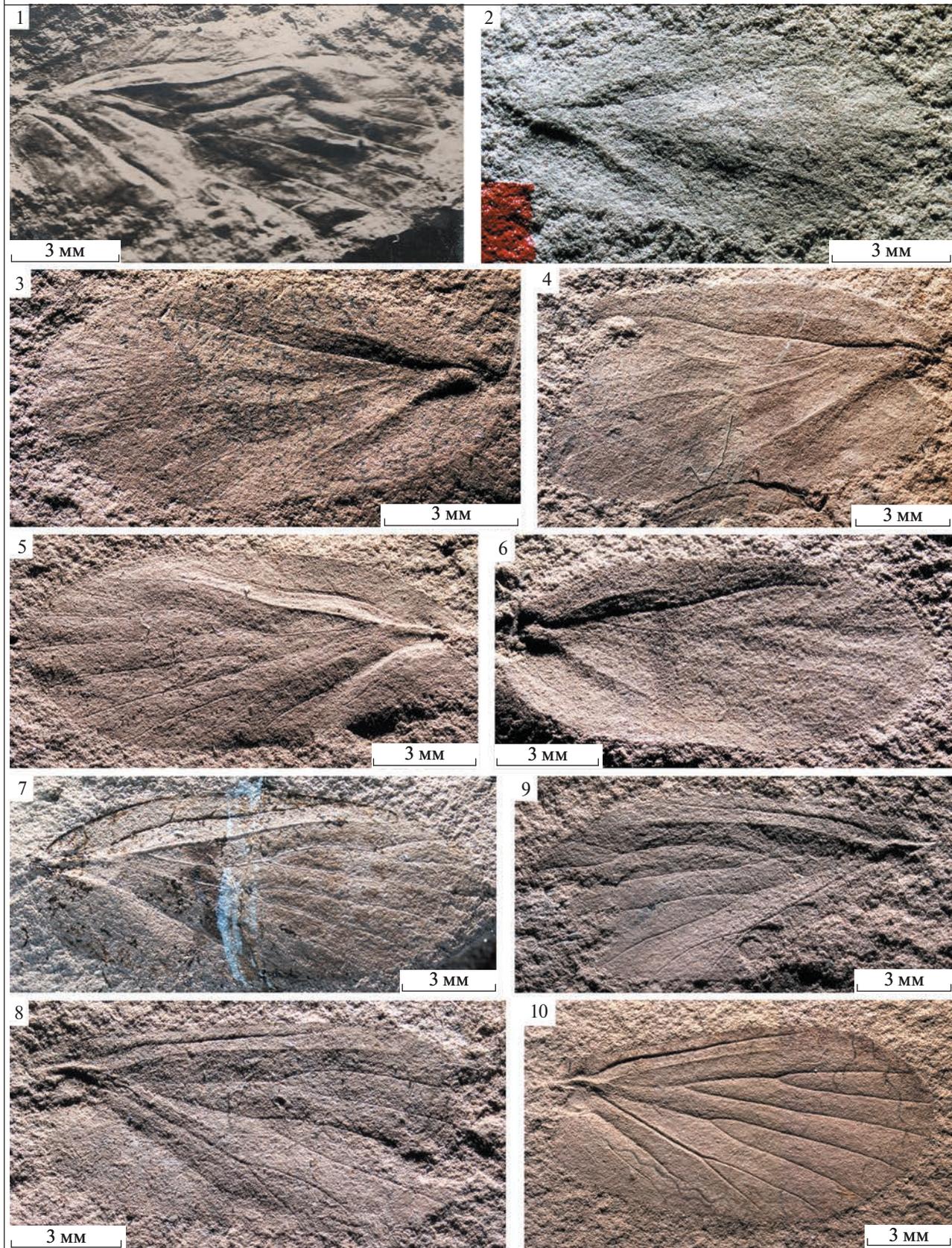
¹*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

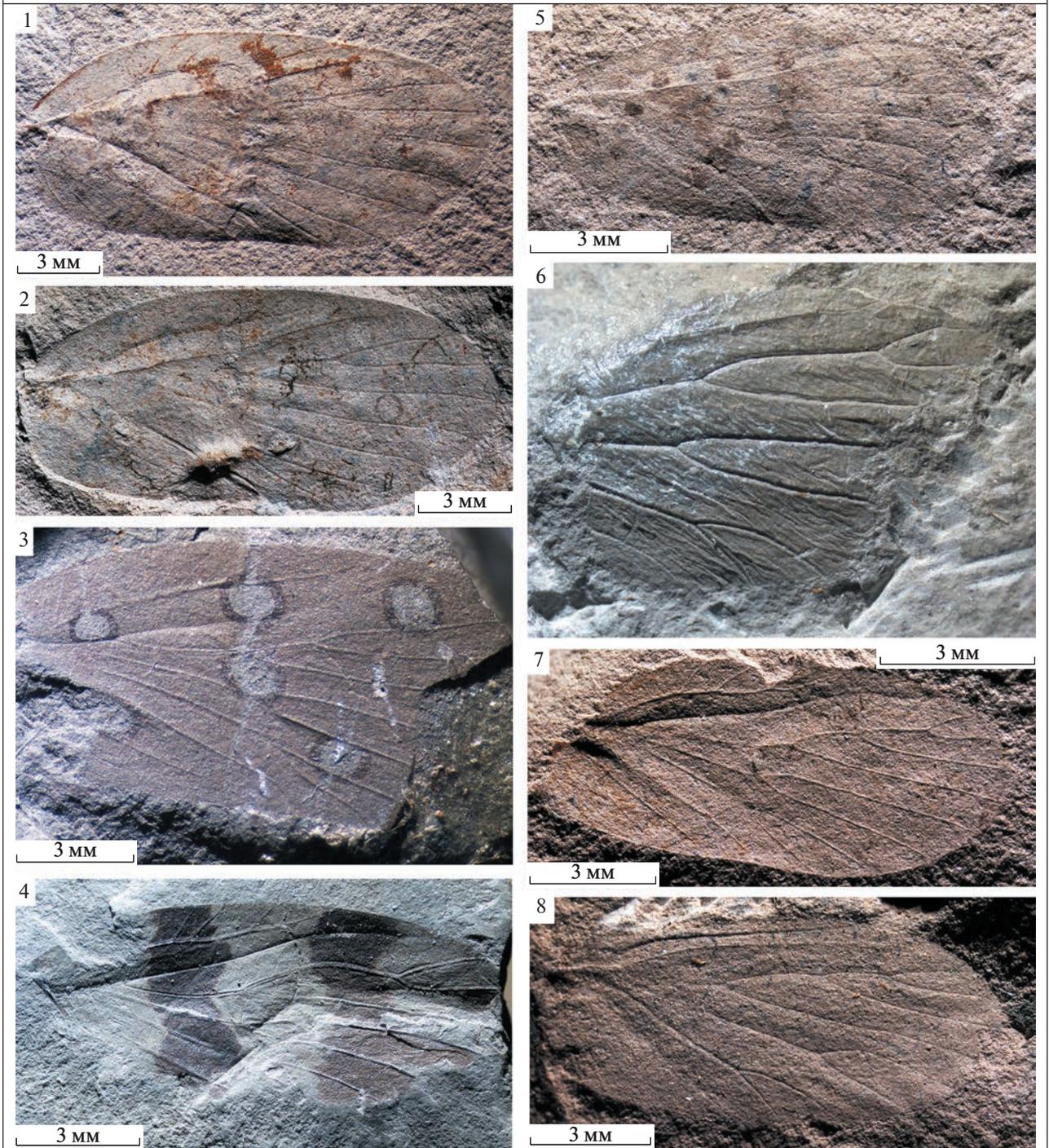
²*Cherepovets State University, Cherepovets, 162602 Russia*

³*Natural History Museum, London, SW7 5BD UK*

Generic and species composition of Permosialidae (Insecta: Palaeomanteida) from the uppermost Lower and lower Middle Permian of European Russia is discussed. *Permosialis defurcata* Martynova, 1952, *P. brevifurcata* Martynova, 1952, *P. bifasciata* Martynov, 1933, *P. cauleoides* Martynova, 1952, *P. marmorata* Martynova, 1952, *P. immaculata* Martynova, 1952 and *P. fasciata* Martynova, 1952 (all from the Lower Kazanian deposits of Soyana in Arkhangelsk Region) are synonymized under *P. paucinervis* Martynov, 1928 from the coeval deposits of Tikhie Gory in Tatarstan. *Permosialis quadriramosa* Martynova, 1952 from Soyana is synonymized under *Palaeomantopsis furcatella* Martynov, 1928 from Tikhie Gory. *Palaeomantopsis furcatella*, *Permosialis paucinervis*, *P. perfecta* Martynova, 1952, and *P. latiformis* Martynova, 1952 (the latter two from Soyana) are redescribed. *Permosialis vizzya* sp. nov. from Upper Kungurian of Vorgashor coal field and *P. martynovae* sp. nov. from Soyana are described as new.

Keywords: Insecta, Palaeomanteida, Permosialidae, Lower and Middle Permian, Russia





УДК 565.768.1

НОВЫЙ ВИД ЖУЖЕЛИЦЫ (INSECTA, COLEOPTERA, TRACHYPACHIDAE) ИЗ НИЖНЕМЕЛОВОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ХАСУРТЫ, ЗАПАДНОЕ ЗАБАЙКАЛЬЕ

© 2023 г. А. Г. Пономаренко*

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

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

Поступила в редакцию 13.07.2022 г.

После доработки 25.07.2022 г.

Принята к публикации 25.07.2022 г.

Из нижнемелового лагерштетта Хасурты в Бурятии описан новый вид *Unda popovi* sp. nov. Род выведен из средней юры Китая и терминальной юры Забайкалья.

Ключевые слова: Coleoptera, Trachypachidae, Eodromeinae, новый вид, нижний мел

DOI: 10.31857/S0031031X23010117, EDN: DZUTDG

ВВЕДЕНИЕ

Местонахождению Хасурты в Западном Забайкалье была посвящена недавно опубликованная монография (Корулов et al., 2020), но большинство найденных в этом лагерштетте видов все еще не описано. Местонахождение привлекает внимание не только разнообразием собранных коллекций, но и тафономическим своеобразием. Есть основание предполагать, что отложения сформировались в условиях горного, но при этом не вулканического ландшафта. Это сочетание встречается исключительно редко; в Забайкалье известно более десятка вулканогенных местонахождений насекомых, но Хасурты единственное захоронение, для которого предполагаются указанные выше условия. Здесь собрано около шести тыс. остатков насекомых, из которых 482 принадлежат жесткокрылым — четвертое место среди насекомых и около 10% от общего числа их находок. Большинство жуков имеют полную сохранность, сохранились антенны и ноги, но при этом детали строения тела почти не видны из-за обуглившейся органики. Это сильно затрудняет определение систематического положения остатков. К сожалению, сохранность остатков жесткокрылых в местонахождении хуже, чем многих других групп. Учитывая то, что жесткокрылые — группа насекомых с самыми твердыми покровами, и они обычно сохраняются лучше других, пока не удастся сформулировать никакой гипотезы, объясняющей это противоречие, можно говорить только о маскирующем эффекте сохранившегося обугленного органического вещества.

К Adephaga в собранной коллекции относятся 138 остатков, по большей части личинок водного жука *Coptoclava longipoda* (Coptoclavidae). К жужелицам первоначально были отнесены только три остатка посредственной сохранности. Сохранность этих остатков не позволяет однозначно определить их систематическое положение. Не помогло и использование электронной микроскопии. В результате, ниже описывается только один экземпляр, который был определен как представитель жужелиц трахипахид и отнесен к подсемейству Eodromeinae.

В современной фауне семейство Trachypachidae представлено двумя родами, однако в геологическом прошлом они были весьма многочисленны. Все известные пермские и триасовые жужелицы принадлежали к этому семейству, в юре они доминировали над собственно жужелицами, а в мелу постепенно становятся более редкими (Арнольди и др., 1977; Wang et al., 2012).

Для вулканогенных местонахождений характерна многочисленность жуков-стафилинид, которые обычно доминируют над жужелицами. В плакатных местонахождениях резкого доминирования стафилинид обычно не наблюдается. И те и другие — хищники и конкурируют в экосистемах. В Хасурты на единственную твердо установленную жужелицу приходится 132 остатка стафилинид, и такой характер доминирования можно рассматривать как подтверждение гипотезы горного генезиса местонахождения.

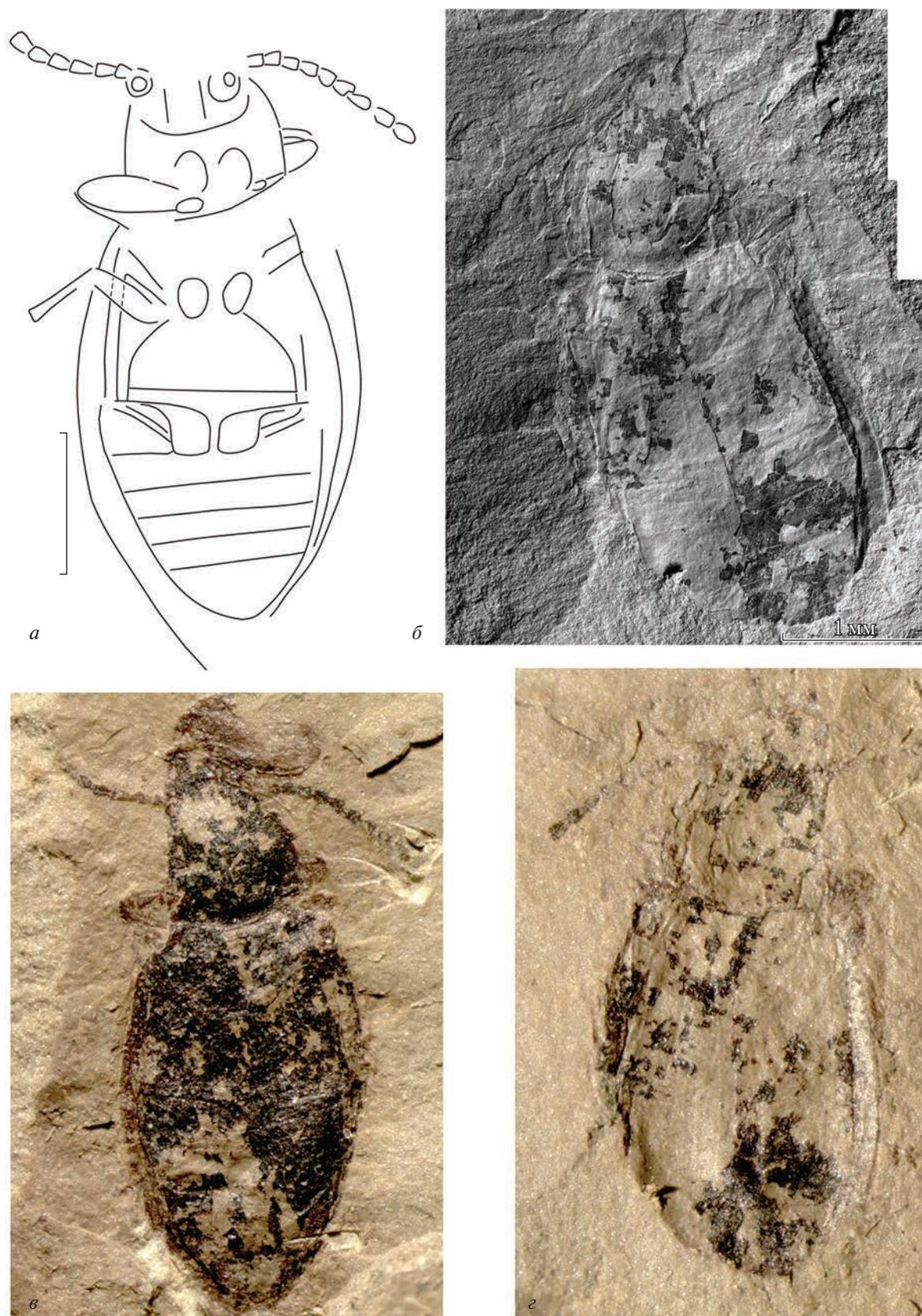


Рис. 1. *Unda porovi* sp. nov., голотип ПИН, № 5340/3758: *а* – реконструкция, *б* – SEM изображение обратного отпечатка, *в*, *г* – фотографии прямого (*в*) и обратного (*г*) отпечатков; Бурятия, местонахождение Хасурты; нижний мел.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Местонахождение Хасурты расположено на левом берегу долины р. Хасурты в Западном Забайкалье (Республика Бурятия; 50°21' N, 103°38' E). На основании анализа состава насекомых (Korylov et al., 2020) оно относится к базальным горизонтам нижнего мела.

Образцы изучались под бинокулярным микроскопом и фотографировались на микроскопе Leica M165C с помощью камеры Leica DFC 420. Изображения на сканирующем электронном микроскопе Tescan Vega XMU почти не добавили деталей из-за маскирующей органики. Полученные изображения были обработаны с помощью программы CorelDraw X3. Голотип хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), колл. №5340.

ОПИСАНИЕ

О Т Р Я Д COLEOPTERA

ПОДОТРЯД ADERHAGA

СЕМЕЙСТВО TRACHYPACHIDAE THOMSON, 1857

ПОДСЕМЕЙСТВО EODROMEINAE PONOMARENKO, 1977

Род *Unda* Ponomarenko, 1977

Род *Unda* с его шестью видами — один из наиболее разнообразных в семействе, хотя его распространение довольно ограничено и во времени (конец юры—начало мела) и в пространстве (от Северо-Восточного Китая до Западного Забайкалья). Большая часть видов описана из вулканических ландшафтов. Новый вид отнесен к роду *Unda* по характерной форме бедренных покрывок задних тазиков.

Unda popovi Ponomarenko, sp. nov.

Вид назван в память о Ю.А. Попове.

Голотип — ПИН, № 5340/3758, прямой и обратный отпечатки жука с антеннами и ногами; Республика Бурятия, Закаменский р-н, левый борт долины р. Хасурты; нижний мел, гусинозерская серия, сангинская свита.

Описание (рис. 1). Небольшой вытянутый жук, его длина в 2.2 раза больше ширины; перед-

негрудь шире головы; тело заметно расширяется за плечами, шире всего примерно посередине. Голова почти треугольная, ее длина немного меньше ширины. Глаза большие, овальные, боковые. Гулярная пластинка равна примерно трети головы. Антенны длиннее головы и переднеспинки, вместе взятых, слабочковидные, последний членик овальный. Переднеспинка поперечная, ее ширина в 1.5 раза больше длины, спереди вырезанная; передние углы слабо выступают вперед. Переднегрудь короче головы, длина переднегрудки не больше длины передних тазиков. Передние тазики вдвое больше в ширину, чем в длину. Передние тазики большие, округлые, разделены переднегрудным отрезком, почти совсем не сужающимся назад. Щиток округло-треугольный. Среднегрудка довольно длинная. Средние тазики небольшие, округлые, расставленные. Метэпистерн сильно расширен вперед. Заднегрудка поперечная, округло сужена вперед, ее длина вдвое меньше ширины, спереди более чем вдвое уже, чем сзади, несет отросток между средними тазиками, на заднем крае с поперечным швом. Задние тазики сильно сужены вбок. Бедренные покрывки немного больше в длину, чем в ширину, без вырезки на вершине. Передние и средние бедра почти равной длины, бедра расширены. Голени такой же длины, как бедра, узкие.

Размеры в мм. Длина 4.5, ширина 2.0, длина надкрылья 3.1.

Сравнение. Отличается от других видов *Unda* более короткой заднегрудкой, более длинными медиальными отростками задних тазиков и большими размерами.

Материал. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арнольди Л.В., Жерихин В.В., Никритин Л.М., Пономаренко А.Г. Мезозойские жесткокрылые. М.: Наука, 1977. 204 с.
 Korylov D.S., Rasnitsyn A.P., Aristov D.S. et al. The Khasurty Fossil Insect Lagerstätte // Paleontol. J. 2020. V. 54. № 11. P. 1221–1394.
 Wang Bo, Haichun Zhang, Ponomarenko A.G. Mesozoic Trachypachidae (Insecta: Coleoptera) from China // Palaeontology. 2012. V. 55. Pt 2. P. 341–353.

A New Species of Ground Beetle (Insecta, Coleoptera, Trachypachidae) from Lower Cretaceous Locality Khasurty, Western Transbaikalia

A. G. Ponomarenko

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

A new species of ground beetle (Insecta, Coleoptera, Trachypachidae) *Unda popovi* sp. nov. is described from Lower Cretaceous locality Khasurty, western Transbaikalia. The genus is known from Middle Jurassic of northeastern China and terminal Jurassic of Transbaikalia.

Keywords: Coleoptera, Trachypachidae, Eodromeinae, new species, Lower Cretaceous

УДК 567.587.1:551.781.51(470.6)

НОВЫЙ ВИД СТАВРИДОВЫХ РЫБ РОДА *ARCHAEUS* (*CARANGIDAE*, *PERCOMORPHA*) ИЗ НИЖНЕГО ОЛИГОЦЕНА СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

© 2023 г. А. Ф. Банников^{a, *}, И. Г. Еребакан^{a, b, **}

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

^bМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

*e-mail: aban@paleo.ru

**e-mail: erebakan.ivan@mail.ru

Поступила в редакцию 03.11.2022 г.

После доработки 18.11.2022 г.

Принята к публикации 18.11.2022 г.

Из нижнего олигоцена (пшехская свита) Северного Кавказа (местонахождение Горный Луч) по отпечатку целого скелета описан новый вид ставридовых рыб (*Carangidae*) *Archaeus solus* sp. nov., первая находка *Carangidae* в олигоцене Северного Кавказа. Это третий известный вид эоцен–олигоценного рода *Archaeus* Agassiz, 1844. Новый вид отличается от *A. glarisianus* Agassiz, 1844 из рюпеля Швейцарии и *A. oblongus* Daniltshenko, 1968 из базального эоцена Туркменистана большим числом лучей в спинном плавнике — как колючих, так и мягких.

Ключевые слова: *Carangidae*, новый вид, *Archaeus solus* sp. nov., нижний олигоцен, Северный Кавказ

DOI: 10.31857/S0031031X23020046, **EDN:** LBPZWJ

ВВЕДЕНИЕ

Ископаемые ставридовые рыбы (семейство *Carangidae*) известны с территории Тетиса, начиная с базального эоцена [глобальное аноксическое событие, случившееся в ответ на парниковые условия, связанные с палеоцен–эоценовым термальным максимумом (РЕТМ) (Gavrilov et al., 2003; Банников, 2017)]. Из туркменского местонахождения близ с. Уйля-Кушлюк в предгорьях Копетдага, образованного во время РЕТМ, известен комплекс морских рыб (Данильченко, 1968), включающий в себя три вида ставридовых — *Archaeus oblongus* Daniltshenko, 1968, *Seriola paleocenica* (Sytchevskaya et Prokofiev, 2005) и *Trachicaranx tersus* Daniltshenko, 1968. Последний таксон А.Ф. Банников (1990, 2010) относит к *Arolectidae*, однако самостоятельность этого семейства в последнее время отрицается (Smith-Vaniz, 1984; Springer, Smith-Vaniz, 2008; Santini, Carnevale, 2015; Jose et al., 2022 и др.). Также с РЕТМ связано местонахождение в Дании, откуда известны не описанные пока ставридовые (Bonde, 1987, рис. на с. 42; Heingård et al., 2021, рис. 4). Уже в позднем ипре (Монте Больята, Италия) разнообразие *Carangidae* составляет шесть родов (Bannikov, 2014) (или даже семь, если относить *Trachicaranx* к ставридовым). Впоследствии *Carangidae* являются непременным компонентом большинства

морских фаун рыб Тетиса и Паратетиса, хотя их обилие и разнообразие там обычно невелико (см. Банников, 1990, 2010). Так, в раннем олигоцене Восточного Паратетиса отмечено лишь два вида ставридовых — *Selar quassus* Bannikov, 1990 и *Caranx daniltshenkoi* Bannikov, 1990, причем первый из них известен по единственной находке, а второй — по четырем экземплярам. Все эти находки сделаны в Абхазии, а с территории Северного Кавказа раннеолигоценовых *Carangidae* до недавнего времени не было известно, несмотря на продолжительные сборы ископаемых рыб на нескольких олигоценовых северокавказских местонахождениях.

В 2014 г. в ходе полевых работ Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) на местонахождении раннеолигоценовых рыб на северо-западе Кавказа (Краснодарский край, р. Пшеха) был обнаружен отпечаток скелета с противоотпечатком небольшой ставридовой рыбы. Ниже он описан как принадлежащий новому виду *Archaeus solus* sp. nov.

Семейство *Carangidae* традиционно помещалось в подотряд *Percoidi* отряда *Perciformes* (Берг, 1940; Johnson, 1984; Банников, 1990, 2010; Nelson, 2006 и др.). В последнее время, однако, на смену традиционной классификации организмов зачастую приходит формальная кладистическая

систематика, построенная на компьютерной обработке молекулярных данных и часто противоречащая морфологическим свидетельствам. В кладистической систематике ставридовым и несколькими другим семействам придается ранг отряда Carangiformes¹ (Wiley, Johnson, 2010; Near et al., 2012, 2013; Betancur-R. et al., 2013, 2017; Nelson et al., 2016 и др.) в “отделе (division) Percomorphacea” (Wiley, Johnson, 2010), “серии Carangaria” (Betancur-R. et al., 2017) или “подсерии Carangaria” (Grande, Wilson, 2021). Высокие таксоны кладистической иерархии морфологически гетерогенны, что признают и сами кладисты (Miya et al., 2013); это побуждает нас использовать традиционную, естественную систематику, как это сделали недавно Ф. Химстра и др. (Coastal Fishes..., 2022).

В семействе Carangidae принято выделять четыре современных подсемейства [Seriolinae (=Naucratinae), Trachinotinae, Scomberoidinae и Caranginae: Банников, 1986, 1990, 2010], либо четыре трибы (Naucratini, Trachinotini, Scomberoidini и Carangini: Smith-Vaniz, 1984; Santini, Carnevale, 2015; Reed et al., 2002), а также эоценовые подсемейство Vomeropsinae (Bannikov, 1984; Банников, 1986) и трибу Paratrachinotini (Springer, Smith-Vaniz, 2008). Монофилия трех современных подсемейств поддержана одними молекулярными данными (Reed et al., 2002; Jose et al., 2022), они группируются как (Trachinotinae + (Caranginae + Seriolinae)) (Jose et al., 2022); монофилия Scomberoidinae остается под вопросом, но возможно, эта кладя является сестринской Trachinotinae (Reed et al., 2002). По другим данным, Scomberoidinae является монофилетичной кладой, а Trachinotinae, по-видимому, разделены на две отдельные линии (Lichia и Trachinotus) (Santini, Carnevale, 2015).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужил отпечаток скелета рыбы с противоотпечатком из колл. ПИН РАН стандартной длиной тела (SL) 44 мм из слоистых слабоизвестковистых глин пшехской свиты (см. Попов и др., 2019) нижнего олигоцена на правом берегу р. Пшеха (Краснодарский край) против хут. Горный Луч.

Образец отпрепарирован штыковым зондом и изучен с помощью бинокулярного микроскопа Leica M165C в ПИН РАН. В качестве сравнительного материала использовались образцы ранее описанных ископаемых видов ставридовых рыб из колл. ПИН РАН, а также остеологические коллекции и рентгеноснимки скелетов современных

ставридовых. Фотографии выполнены С.В. Багировым (ПИН РАН).

Исследование проводилось за счет гранта Российского научного фонда № 22-27-00162, <https://rscf.ru/project/22-27-00162/>.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО CARANGIDAE RAFINESQUE, 1815

Род *Archaeus* Agassiz, 1844

Archaeus solus Bannikov et Erebakan, sp. nov.

Название вида *solus* *lat.* — одинокий, единственный.

Голотип — ПИН, № 5419/15, отпечаток полного скелета с противоотпечатком; Краснодарский край, Апшеронский р-н, р. Пшеха напротив хут. Горный Луч; нижний олигоцен, пшехская свита, планорбелловые слои.

Описание (рис. 1–3). Тело относительно удлиненное, веретеновидное, по-видимому, несколько сжатое с боков, с довольно коротким и умеренно тонким хвостовым стеблем; его наибольшая высота находится у начала первого спинного плавника и лишь немного уступает длине головы. Голова относительно высокая, ее длина до 3.2 раза укладывается в SL. Высота хвостового стебля в 3.1 раза меньше высоты тела. Глаза довольно крупные, диаметр орбиты лишь немного уступает длине рыла и составляет 29% длины головы. Рот довольно крупный, конечный, по-видимому, не выдвигной; нижняя челюсть выступает вперед.

Нейрокраний умеренно высокий, почти прямой парасфеноид проецируется в нижней части орбиты. Лобно-затылочный гребень относительно невысокий. Этмоидный район черепа довольно короткий; передняя часть frontalia нависает над ним. В орбите имеются окостенения склеротики. Сохранность не позволяет различить подглазничные кости. Нижнечелюстное сочленение расположено примерно под серединой орбиты. Praemaxillare сильно разрушено; его восходящий отросток тонкий, умеренной длины, явно не слит с сочленовным. Передний край восходящего отростка составляет с альвеолярной ветвью praemaxillare угол, близкий к прямому. Зубы в верхней челюсти небольшие, конические. Maxillare сохранилось фрагментарно, supra-maxillare не различимо. Нижняя челюсть невысокая, ее длина составляет около 51% длины головы и соответствует длине шести последних туловищных позвонков. Симфиз низкий, без подбородочного выступа, отогнут вниз. Неподалеку от симфиза на внутренней части dentale имеется отверстие сосуда. Dentale V-образное, в вырезку на его заднем крае входит angulo-articulare. Озубление нижней челюсти сходно с таковым верхней челюсти. Сочленовный отросток angulo-articulare довольно

¹ По признакам строения сейсмичесенсорной системы ставридовых выделял в отдельный отряд еще Д.К. Третьяков (1944).



Рис. 1. *Archaeus solus* sp. nov., голотип ПИН, № 5419/15, полный скелет: *a* — общий вид, *б* — противоположный; Краснодарский край, Апшеронский р-н, р. Пшеха напротив хут. Горный Луч; нижний олигоцен, пшехская свита, планорбелловые слои. Масштабная линейка — 0.5 см.

короткий, но крепкий; retroarticulare не различимо. Ось hyomandibulare очень слабо наклонена вперед от вертикали. Метаптеригоид соединяет hyomandibulare с quadratum и ограничивает орбиту постеро-вентрально. Quadratum довольно широкое, округло-треугольное, с утолщенным постеро-вентральным краем и умеренным сочленовным мышелком. Ectopterygoideum образует передний стержень и расположенный под углом к нему постеро-вентральный отросток для сочленения с передним краем quadratum. Ectopterygoideum несет мелкие ямки на медиальной поверхности. Относительно крупное плоское entopterygoideum образует дно орбиты. Жаберная крышка умеренно широкая. Праорекулум относительно крупное, плоское, довольно слабо вогнуто вдоль утолщенного переднего края. Свободный край предкрышки ровный. Oreкулум довольно круп-

ное, плоское, широкое; его нижний край приострен, а передний утолщен. Граница между suboreкулум и interoreкулум не различима. Кости гиоидного комплекса сохранились плохо. Точное число саблевидных, тонких, заостренных radii branchiostegi неизвестно. На противоположном голотипа, обращенном головой налево (рис. 1, *a*), имеются минерализованные жаберные лепестки, и различимы несколько конических глоточных зубов.

Позвонков 24, из них 10 туловищные и 14 каудальные. Длина туловищной части позвоночника в 1.7 раза короче хвостовой его части. Линия позвоночника очень слабо вогнута вниз у границы туловищной и хвостовой частей. Тела позвонков от почти квадратных в латеральном аспекте до слабо удлинённых, слегка пережатые посередине. Позвонки несут с каждой стороны по про-

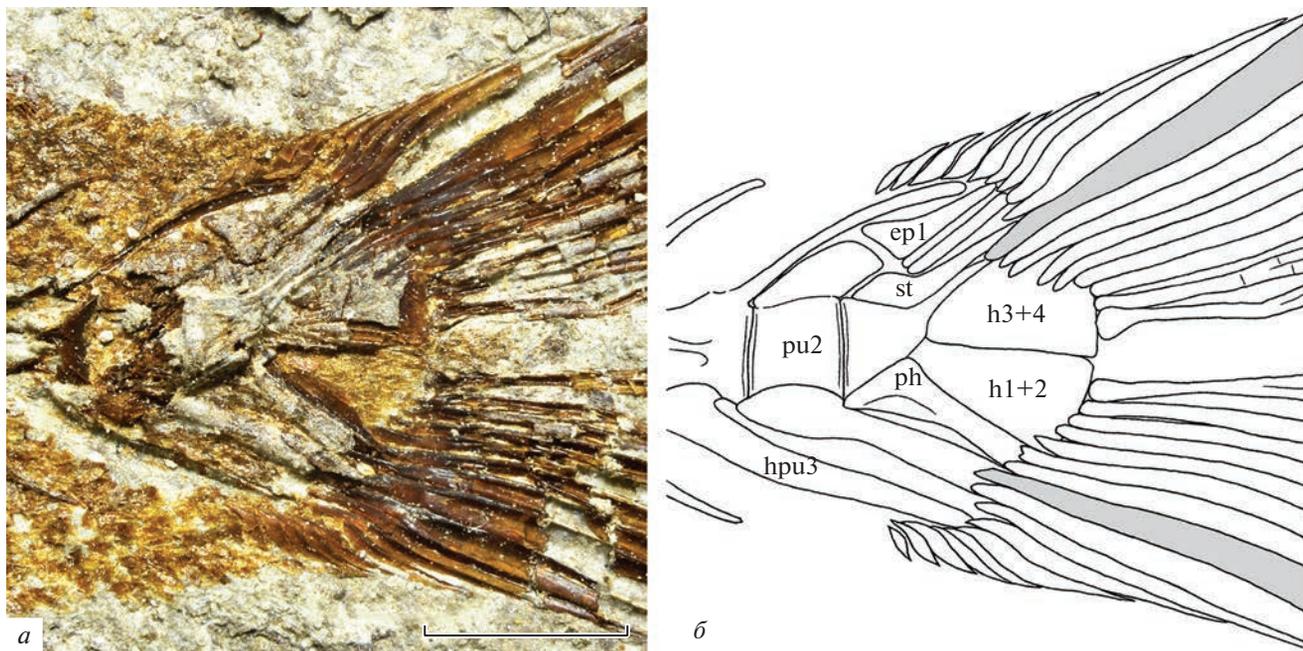


Рис. 2. *Archaeus solus* sp. nov., голотип ПИН, № 5419/15, хвостовой скелет: *a* – общий вид, отражено зеркально; *б* – прорисовка (крайние главные лучи хвостового плавника заштрихованы); Краснодарский край, Апшеронский р-н, р. Пшеха напротив хут. Горный Луч; нижний олигоцен, пшехская свита, планорбелловые слои. Обозначения – ep – epuriale, h – hururale, hpu3 – гемальный отросток третьего преурального позвонка, ph – parhururale, pu2 – второй преуральный позвонок, st – stegurale. Масштабная линейка – 2 мм.

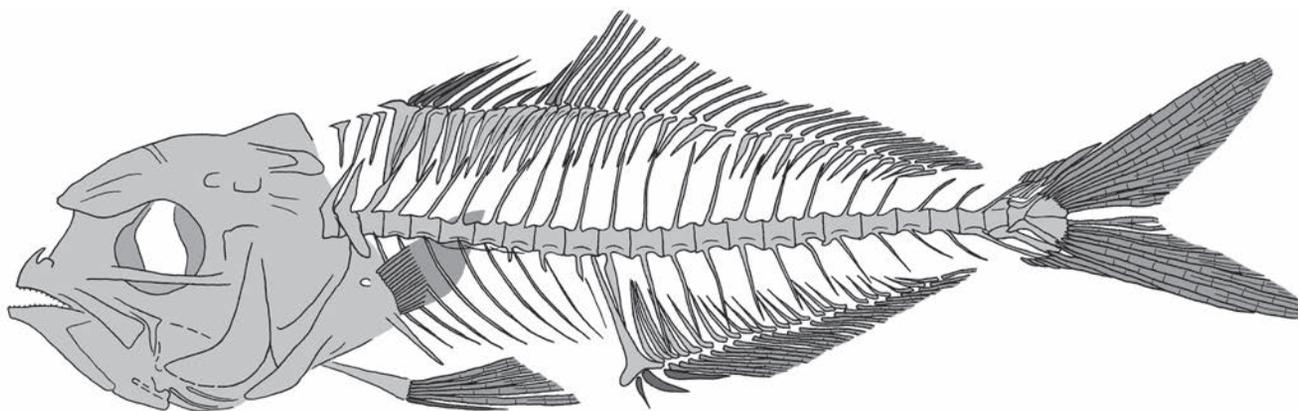


Рис. 3. *Archaeus solus* sp. nov., реконструкция скелета по голотипу ПИН, № 5419/15, чешуя не показана.

дольному гребню, разделяющему две латеральные впадины. Большинство остистых отростков относительно тонкие и длинные, почти прямые или слегка изогнутые. Четыре передних невральнотростка и передний гемальный слегка расширены медиально. Передние гемальные отростки отходят от передней части позвонков. Три задних туловищных позвонка несут небольшие парапофизы, удлиняющиеся каудально. Ребра довольно длинные, тонкие, наклонены назад (сначала умеренно, затем слабо); передние из них прикрепляются к телам позвонков (начиная со

второго), а задние – к дистальной части парапофизов. Ребра последней пары особенно тонкие и короткие. Epineuralia плохо различимы под туловищными позвонками.

Хвостовой скелет частично скрыт гипуростегией (раздвоенными основаниями лучей хвостового плавника): не различимы игонеуралия второй пары и пятое hururale (рис. 2). Второй преуральный позвонок слабо укорочен, его невральнотросток редуцирован до невысокого гребня, а гемальный отросток сильный и автогенный. Остистые отростки третьего преурального по-

звонка длиннее, чем у предшествующего позвонка. *Euripalia* три, переднее расширено проксимально. *Uroneuralia* первой пары образуют *stegurale*. *Nuripalia* слиты в две пластинки без гипуральной диастемы. *Parhuripalia* без видимого *parhuriparophysis*. Хвостовой плавник относительно крупный, сильно выемчатый, состоит из 17 главных лучей (I8-71). Верхние и нижние дополнительные лучи относительно многочисленные, различимо около девяти лучей сверху и снизу. "Procurrent spur" (Johnson, 1975, 1984) отсутствует.

Posttemporale — плоская эллиптическая кость умеренного размера с двумя сильными передними отростками, связывающими грудной пояс с нейрокранием. От удлинённого *supracleithrum* различима только нижняя часть. *Cleithrum* крупное, почти прямое, загнута верхним концом вперед. Границы *coracoideum*, *scapula* и пекторальных *radialia* различимы плохо. *Postcleithrum* заостренное, узкое, ребровидное, направлено назад и вниз. Грудные плавники небольшие, их основания расположены под третьим—четвертым позвонком над серединой расстояния от линии позвоночника до вентрального края тела. Точное число лучей в грудном плавнике неизвестно, но их не менее 15.

Тазовые кости довольно длинные, узкие, клиновидные. Брюшные плавники крупные, длиннее грудных, прикрепляются непосредственно позади основания грудных; в брюшном плавнике тонкая колючка и пять мягких ветвящихся лучей.

Между затылком и первым спинным плавником расположено три *supraneuralia*, преддорсальная формула (Ahlstrom et al., 1976; Johnson, 1984) — 0/0/0+2+1/1/. *Supraneuralia* небольшие, каждое с направленным вперед заостренным выступом в верхней части. Спинные плавники соприкасаются; первый из них короткий в основании, начинается на вертикали четвертого позвонка; в нем восемь крепких колючек, удлинённых до четвертой (которая в 2.8 раза длиннее первой), затем постепенно укорачивающихся назад. Высота плавника короче длины его основания. Две первых колючки сверхштатные. Первый птеригофор довольно мощный, пластинчато расширен медиально и несет продольный гребень. В верхней его части имеется мощный заостренный направленный вперед отросток, нависающий над третьим *supraneurale*. Последующие птеригофоры первого спинного плавника постепенно сужаются.

Второй спинной плавник начинается на вертикали восьмого—девятого позвонка, в нем один жесткий и 28 мягких членистых лучей. Шип второго спинного плавника ближе прилегает к первому мягкому лучу, чем к последнему шипу первого спинного плавника (которого он немного

длиннее). Мягкие лучи расположены довольно тесно. Второй луч самый длинный, каудально лучи постепенно укорачиваются. Высота второго спинного плавника превышает высоту первого спинного плавника. Птеригофоры второго спинного плавника очень узкие; в каудальном направлении птеригофоры постепенно укорачиваются и становятся более наклоненными. Межневральные промежутки под вторым спинным плавником вмещают проксимальные концы одного—трех птеригофоров каждый. Паттерн вставки супраневралий и дорсальных птеригофоров (*supraneural and pterygiophore insertion pattern*, по: Springer, Smith-Vaniz, 2008): 0/0/0-2/1/2/2/3/1/2/2/2/2/2/1/2/2/2/3/3/1/-/-/-/с. Возможно, этот паттерн слегка искажен посмертной деформацией тела рыбы.

Анальный плавник сходен со вторым спинным по размерам, но сдвинут назад относительно начала второго спинного (начинается под первым—вторым хвостовым позвонком). Длина основания анального плавника в 1.5 раза превышает расстояние между брюшным и анальным плавниками. В анальном плавнике три крепкие, но недлинные удлинённые назад колючки (третье из них ближе прилегает к первому мягкому лучу, чем ко второму шипу) и 23 мягких, членистых лучей. Передний мягкий луч самый длинный, каудально лучи укорачиваются. Первый анальный птеригофор очень мощный, умеренно наклонен назад; проксимальным концом доходит до позвоночника, но не образует крепкого соединения с гемальным отростком первого хвостового позвонка. Дистально птеригофор Т-образно расширен и несет все три анальных шипа. Птеригофоры мягких лучей анального плавника очень узкие, несколько длиннее противлежащих птеригофоров второго спинного плавника и также укорачиваются спереди назад. Проксимальные концы двух—трех птеригофоров входят в межгемальные промежутки над анальным плавником. Паттерн вставки анальных птеригофоров (по: Springer, Smith-Vaniz, 2008): 1/3/3/3/2/3/3/3/3/-/-/-/-/с.

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

Р а з м е р ы. SL голотипа — 44 мм.

В процентах к SL голотипа: длина тела с хвостовым плавником — 122, длина головы — 31, наибольшая высота тела — 28, высота хвостового стебля — 9, первое преддорсальное расстояние — 41, второе преддорсальное расстояние — 52, преанальное расстояние — 59, вентроанальное расстояние — 21, длина наибольших шипов спинного плавника — 9.5, длина наибольших мягких лучей спинного плавника — 11, длина наибольшего (третьего) шипа анального плавника — 6, длина

наибольших мягких лучей анального плавника — 10, длина основания жесткой части спинного плавника — 12.5, длина основания мягкой части спинного плавника — 39, длина основания целого спинного плавника — 52, длина основания анального плавника — 32, длина брюшного плавника — 17, длина наибольших лучей хвостового плавника — 26, длина рыла — 9.5, горизонтальный диаметр орбиты — 9, длина нижней челюсти — 18.

Сравнение. Новый вид отличается от *A. glarisianus* Agassiz, 1844 из рюпеля Швейцарии (Woodward, 1901) и *A. oblongus* Daniltshenko, 1968 из базального эоцена Туркменистана (Данильченко, 1968; Банников, 1990, 2010) большим числом лучей во втором спинном плавнике (28 против не более 25 лучей у этих видов) и дорсальных шипов (9 против 8 у *A. glarisianus* и 7 у *A. oblongus*). Также, у нового вида относительно более низкий первый спинной плавник (у *A. glarisianus* он явно выше второго спинного, а у *A. oblongus* равен ему).

Материал. Голотип.

ОБСУЖДЕНИЕ

На принадлежность нового таксона к семейству Carangidae указывают форма и пропорции тела, меристические признаки (в частности, наличие 24 позвонков и протяженный, многолучевой анальный плавник), единый лобно-затылочный гребень, мелкая циклоидная чешуя, отсутствие “procurent spur”, а также наличие характерного для ставридовых промежутка между второй и третьей колючкой анального плавника. Новый таксон лишен апоморфий подсемейства Scomberoidinae (овальная, ланцетовидная или игловидная чешуя, увеличенное число хвостовых позвонков, часто редуцированное число шипов в спинном плавнике), Trachinotinae (укороченная вентральная ветвь posttemporale, редукция второй сверхштатной колючки в начале жесткого спинного плавника), Vomeropsinae (высокое тело, редукция числа колючек в спинном плавнике, округлый сзади хвостовой плавник) и Caranginae (наличие щитков на боковой линии, тонкий хвостовой стебель). Первый анальный птеригофор нового таксона, хотя и мощный, неплотно связан с первым гемальным отростком. Этот признак характерен для рыб подсемейства Naucratinae, но у них первый анальный птеригофор существенно слабее, а анальный плавник короче (Банников, 1986, 1990), не превышает вентроанальное расстояние.

Такие признаки нового вида как удлиненное тело с относительно высоким хвостовым стеблем, наличие 24 позвонков, неплотно связанный с первым гемальным отростком первый анальный птеригофор, отсутствие щитков на боковой ли-

нии, относительно протяженный анальный плавник — не противоречат отнесению его к ископаемому роду *Archaeus* Agassiz, 1844. Типовой вид этого рода, *A. glarisianus* Agassiz, 1844, описан из рюпеля Швейцарии (кантон Глярус) (Agassiz, 1833-1844) по неполному, частично расчлененному экземпляру. Позже еще несколько видов родов *Archaeus* и *Archaeoides* описано из рюпеля Гляруса (Rath, 1859; Wettstein, 1886) по преимущественно фрагментарным и сильно искаженным растяжением породы в различных направлениях образцам; все они сведены в синонимию к *A. glarisianus* A. Вудвардом (Woodward, 1901), который привел краткий диагноз этого вида. П.Г. Данильченко (1960, 1980) описал ставридовую рыбу из нижнего олигоцена Абхазии как *A. glarisianus*, не обнаружив щитков на боковой линии рыб. Последующее изучение абхазского материала выявило наличие таких щитков, что послужило основанием для выделения нового вида подсемейства Caranginae *Caranx daniltshenkoi* (Банников, 1990).

Банников (1986) включил род *Archaeus* в подсемейство Seriolinae (=Naucratinae) условно, поскольку не все его признаки укладываются в диагноз Seriolinae. Вскоре (Банников, 1990) этот род был выделен в особое подсемейство Archaeinae. Однако по причине омонимии это название группы семейства является невалидным — еще в XIX в. для пауков-убийц рода *Archaea* Koch et Berendt, 1854 выделено семейство Archaeidae (Koch, Berendt, 1854). Таким образом, род *Archaeus* Agassiz, 1844 должен считаться Carangidae inc. subfam. Помимо типового вида, в составе рода *Archaeus* описан *A. oblongus* из базального эоцена Туркменистана (Данильченко, 1968; Банников, 1990, 2010). Соответственно, находка *A. solus* sp. nov. расширяет состав эоцен-олигоценового рода *Archaeus* до трех видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банников А.Ф. К систематическому положению, составу и происхождению семейства ставридовых (Carangidae) // *Вопр. ихтиол.* 1986. Т. 25. Вып. 6. С. 883–889.
- Банников А.Ф. Ископаемые ставридовые и ворон-рыбы СССР // *Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР.* 1990. Т. 244. 108 с.
- Банников А.Ф. Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые колючекрылые рыбы (Teleostei, Acanthopterygii). М.: ГЕОС, 2010. LXI + 244 с.
- Банников А.Ф. Развитие и смена фаун костистых рыб в эоцене Тетиса // *Геология и биоразнообразие Тетиса и Восточного Паратетиса. Матер. Всеросс. научно-практич. конф.* 23-26 июля 2017 г., Горячий Ключ / *Ред. С.В.Попов. Горячий Ключ,* 2017. С. 7–10.
- Берг Л.С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых // *Ежегодн. Зоол. музея АН СССР.* 1940. Т. 5. С. 87–517.

- Данильченко П.Г.* Костистые рыбы майкопских отложений Кавказа // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1960. Т. 78. 208 с.
- Данильченко П.Г.* Рыбы верхнего палеоцена Туркмении // Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных / Ред. Д.В.Обручев. М.: Наука, 1968. С. 113–156.
- Данильченко П.Г.* Отряд Perciformes // Ископаемые костистые рыбы СССР / Ред. Новицкая Л.И. М.: Наука, 1980. С. 115–121, 125–169 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 178).
- Попов С.В., Табачникова И.П., Банников А.Ф. и др.* Лектостратотип майкопской серии по р. Белая выше г. Майкопа (Западное Предкавказье) в его олигоценовой части // Стратигр. Геол. корреляция. 2019. Т. 27. № 3. С. 70–92.
- Третьяков Д.К.* Очерки по филогении рыб. Киев: Изд-во АН УССР, 1944. 176 с.
- Agassiz L.* Recherches sur les Poissons Fossiles. Neuchâtel: Petitjeune, 1833–1844. Т. 5. Pt 1. 122 p.
- Ahlstrom E.H., Butler J.L., Sumida B.Y.* Pelagic stromateoid fishes (Pisces, Perciformes) of the eastern Pacific: kinds, distributions and early life histories and observations on five of these from the northwest Atlantic // Bull. Mar. Sci. 1976. V. 26. P. 285–402.
- Bannikov A.F.* The new subfamily of carangid fishes // Stud. ric. giacim. terz. Bolca. Verona, 1984. V. 4. P. 319–321.
- Bannikov A.F.* The systematic composition of the Eocene actinopterygian fish fauna from Monte Bolca, northern Italy, as known to date // Stud. ric. giacim. terz. Bolca. Verona, 2014. V. 15. P. 23–33.
- Betancur-R. R., Broughton R.E., Wiley E.O. et al.* The tree of life and a new classification of bony fishes // PLOS Currents Tree of Life. 2013. P. 1–41.
- Betancur-R. R., Wiley E.O., Arratia G. et al.* Phylogenetic classification of bony fishes // BMC Evol. Biol. 2017. 17:162. P. 1–40.
<https://doi.org/10.1186/s12862-017-0958-3>
- Bonde N.* Moler—its origin and its fossils especially fishes. Nykøbing Mors: SKAMOL, 1987. 53 p.
- Coastal Fishes of the Western Indian Ocean / Eds. Heemstra P.C., Heemstra E., Ebert D.A. et al. Makhanda, South Africa: S. Afr. Inst. for Aquatic Biodiversity, 2022. 5 vols.
- Gavrilov Yu.O., Shcherbinina E.A., Oberhänsli H.* Paleocene-Eocene boundary events in the northeastern Peri-Tethys // Causes and Consequences of Globally Warm Climates in the Early Paleogene / Eds. Wing S.L., Gingerich P.D., Schmitz B., Thomas E. Boulder, Colorado, 2003. P. 147–168 (Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. № 369).
- Grande T., Wilson M.W.H.* Chapter 1. Evolution and phylogeny // The Physiology of Fishes, 5th ed. / Eds. Currie S., Evans D.H. Boca Raton: CRC Press, 2021. P. 1–17.
- Heingård M., Sjövall P., Sylvestersen R.L. et al.* Crypsis in the pelagic realm: evidence from exceptionally preserved fossil fish larvae from the Eocene Stolleklint Clay of Denmark // Palaeontology. 2021. V. 64. Pt 6. P. 805–815.
<https://doi.org/10.1111/pala.12574>
- Johnson G.D.* The procurrent spur, an undescribed perciform character and its phylogenetic implications // Occas. Pap. Calif. Acad. Sci. 1975. V. 121. P. 1–23.
- Johnson G.D.* Percoidei: development and relationships // Ontogeny and Systematics of Fishes / Eds. Moser H.G., Richards W.J., Cohen D.M. Lawrence: Allen Press, 1984. P. 464–498 (Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. № 1).
- Jose A., Sukumaran S., Mukundan L.P. et al.* Comparative mitogenomics and phylogenetics of the family Carangidae with special emphasis on the mitogenome of the Indian Scad *Decapterus russelli* // Sci. Reports. 2022. 12:5642.
<https://doi.org/10.1038/s41598-022-09636-5>
- Koch C.L., Berendt G.C.* Die im Bernstein befindlichen Crustaceen, Myriapoden, Arachniden und Apteren der Vorwelt // Die im Bernstein befindlichen organischen Reste der Vorwelt, Erster Band, II. Abtheilung / Ed. Berendt G.C. Berlin, 1854. S. 1–124.
- Miya M., Friedman M., Satoh T.P. et al.* Evolutionary origin of the Scombridae (tunas and mackerels): Members of a Paleogene adaptive radiation with 14 other pelagic fish families // PLOS One. 2013. V. 8. № 9. P. e73535:1–19.
- Near T.J., Dornburg A., Eytan R.I. et al.* Phylogeny and tempo of diversification in the superradiation of spiny-rayed fishes // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2013. V. 110. P. 12738–12743.
- Near T.J., Eytan R.I., Dornburg A. et al.* Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2012. V. 109. P. 13698–13703.
- Nelson J.S.* Fishes of the World. 4th ed. Hoboken, NJ: Wiley, 2006. 601 p.
- Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H.* Fishes of the World. 5th ed. Hoboken, NJ: Wiley, 2016. 707 p.
- Rath J.J.G. vom.* Beitrag zur Kenntniss der fossilen Fische des Plattenberges im Canton Glarus // Z. Dtsch. Geol. Ges. 1859. Bd 11. H. 1. S. 108–132.
- Reed D.L., Carpenter K.E., deGravelle M.J.* Molecular systematics of the Jacks (Perciformes: Carangidae) based on mitochondrial cytochrome *b* sequences using parsimony, likelihood, and Bayesian approaches // Mol. Phylogen. Evol. 2002. V. 23. P. 513–524.
- Santini F., Carnevale G.* First multilocus and densely sampled timetree of trevallies, pompanos and allies (Carangoidae, Percomorpha) suggests a Cretaceous origin and Eocene radiation of a major clade of piscivores // Mol. Phylogen. Evol. 2015. V. 83. P. 33–39.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.10.018>
- Smith-Vaniz W.F.* Carangidae: relationships // Ontogeny and Systematics of Fishes / Eds. Moser H.G., Richards W.J., Cohen D.M. Lawrence: Allen Press, 1984. P. 522–530 (Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. № 1).
- Springer V.G., Smith-Vaniz W.F.* Supraneural and pterygiophore insertion patterns in carangid fishes, with description of a new Eocene carangid tribe, †Paratrachinotini, and a survey of anterior anal-fin pterygiophore insertion patterns in Acanthomorpha // Bull. Biol. Soc. Wash. 2008. № 16. P. 1–73.
- Wettstein A.* Über die Fische des tertiären Glarnerschiefers // Abh. Schweiz. Paläontol. Ges. 1886. Bd 13. S. 5–103.
- Wiley E.O., Johnson G.D.* A teleost classification based on monophyletic groups // Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts / Eds. Nelson J.S., Schultze H.-P., Wilson M.V.H. Munich: Verl. Dr. F. Pfeil, 2010. P. 123–182.
- Woodward A.S.* Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). Vol. IV. L.: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1901. 638 p.

A new species of horse mackerel fish of the genus *Archaeus* (Carangidae, Percomorpha) from the Lower Oligocene of the North Caucasus

A. F. Bannikov¹, I. G. Erebakan^{1, 2}

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

²*Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Moscow, 119991 Russia*

A new species of horse mackerel fish (Carangidae), *Archaeus solus* sp. nov., was described based on the imprint of a complete skeleton from the Lower Oligocene (Pshekha Formation) of Gorny Luch locality. This is the third known species of the Eocene–Oligocene genus *Archaeus* Agassiz, 1844, and the first discovery of Carangidae in the Oligocene of the North Caucasus. The new species differs from *A. glarisianus* Agassiz, 1844 from the Rupelian of Switzerland and *A. oblongus* Daniltshenko, 1968 from the basal Eocene of Turkmenistan by a larger number of rays in both the spiny and soft dorsal fin.

Keywords: Carangidae, new species, *Archaeus solus* sp. nov., Lower Oligocene, North Caucasus

УДК 567.6:551.736.3(470.57)

О НАХОДКЕ ДИАДЕКТОМОРФНЫХ ТЕТРАПОД В НИЖНЕЙ ПЕРМИ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

© 2023 г. В. В. Буланов*

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

*e-mail: bulanov@paleo.ru

Поступила в редакцию 19.09.2022 г.

После доработки 07.11.2022 г.

Принята к публикации 07.11.2022 г.

Stephanospondylus (*Bolosaurus*) *traati* (Tatarinov, 1974), ранее рассматривавшийся в составе *Bolosauridae*, перенесен в семейство *Diadectidae* отряда *Diadectomorpha*. Данный таксон является первым диадектоморфом, описанным с территории Европейской России. Форма и характер дифференциации челюстных зубов свидетельствуют о большей примитивности *S. traati* по сравнению с типовым видом рода *Stephanospondylus* (*S. pugnax*) и его базальном положении внутри *Diadectidae*. Род *Ambedus* Kissel et Reisz, 2004 исключен из состава *Diadectomorpha* по причине несоответствия организации зубной системы морфотипу, характеризующему данный отряд. Сходство в строении зубной системы *Ambedus* с *Diadectidae* трактуется как конвергентное; положение этого рода в филогении тетрапод остается неопределенным. Обсуждается вопрос ранних этапов специализации зубной системы диадектид.

Ключевые слова: *Diadectomorpha*, *Stephanospondylus*, нижняя пермь, Восточная Европа, зубная система

DOI: 10.31857/S0031031X2302006X, **EDN:** LDEMJJ

ВВЕДЕНИЕ

Bolosauridae (*Bolosaurida*) – одна из немногих и наиболее специализированных групп тетрапод, освоивших нишу мелкоразмерного фитофага в экосистемах ранней–средней перми Лавразии. Представители семейства известны из Северной Америки, Европы и Восточной Азии (Cope, 1878; Ивахненко, 1973; Li et al., 1995; Verman et al., 2000). Несмотря на обширный ареал, находки болозаврид редки, причем почти все известные виды описаны по фрагментарному челюстному материалу. Как следствие, основой таксономической идентификации болозаврид выступают детали строения зубной системы, глубокая специализация которой сильно выделяет группу на фоне остального разнообразия палеозойских амниот (Ивахненко, Твердохлебова, 1987; Reisz et al., 2002, 2007; Snyder et al., 2020; Bulanov et al., 2022).

Значительное число отнесенных к *Bolosauridae* форм происходит из перми Восточной Европы (Татаринов, 1968, 1974; Ивахненко, 1973, 1990; Ивахненко, Твердохлебова, 1987; Ивахненко и др., 1997; Bulanov et al., 2022), и также исходно установлено по фрагментарным челюстным остаткам. В настоящее время очевидно, что вследствие неполноты материала и дефицита данных по мор-

фологии болозаврид в целом, в состав семейства был включен ряд проблематичных таксонов, систематическое положение которых в настоящее время требует пересмотра. Одной из таких форм является *Bolosaurus traati*, описанный Л.П. Татариновым (1974) по неполной верхнечелюстной кости из ассельских карбонатно-морских отложений Республики Коми (местонахождение Мылва).

До этой находки род *Bolosaurus*, объединяющий наиболее архаичных представителей *Bolosauridae*, был известен исключительно из нижнепермских отложений США (Cope, 1878; Case, 1907; Watson, 1954), и его определение с территории Восточно-Европейской платформы являлось одним из немногочисленных свидетельств общности тетраподных ассоциаций ранней перми Лавразии (Ивахненко, 1990). Позднее, однако, принадлежность *B. traati* к болозавридам была поставлена под сомнение (Reisz et al., 2002), поскольку голотип не несет признаков, характеризующих данное семейство; при этом вопрос систематической принадлежности образца не обсуждался. В 2008 г. М.Ф. Ивахненко указал на сходство голотипа *B. traati* (экз. ПИН, № 3318/1) с челюстными остатками *Stephanospondylus pugnax* Stappenbeck, 1905 – проблематичного диадектида, описанного по разрозненным элементам ске-

лета из нижнего ротлегенда Германии (Stappenbeck, 1905; Romer, 1925; Kissel, 2010), и рассматривал восточно-европейскую форму как вид того же рода (*S. traati*) в составе *Bolosauridae* на основании деталей строения *maxillare* и челюстных зубов (Ивахненко, 2008).

Полученные в последнее время данные по организации зубной системы ранне- и среднепермских болозаврид (Snyder et al., 2020; Bulanov et al., 2022), однако, свидетельствуют против принадлежности голотипа *V. traati* к этой группе, что требует пересмотра таксономической принадлежности как этого образца, так и рода *Stephanospondylus*. Кроме того, челюсть, судя по положению площадок стирания на сохранившихся зубах, принадлежала одной из примитивных растительоядных форм, что заслуживает отдельного рассмотрения, принимая во внимание ограниченный набор раннепермских групп тетрапод, адаптированных к облигатной фитофагии.

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ГОЛОТИПА *STEPHANOSPONDYLUS TRAATI* (TATARINOV, 1974)

Голотип *V. traati* (экз. ПИН, № 3318/1; рис. 1, 2) представляет собой неполное левое *maxillare*. Передний край кости утерян. Длина сохранившегося фрагмента составляет 29 мм. Линия зубного ряда изогнута ближе к его окончанию в соответствии с выраженным латеральным изгибом максиллы. *Maxillare* широкое на всем протяжении, поскольку его дорсальный край по мере смещения в каудальном направлении отклоняется латерально, нависая ближе к концу челюсти над окончанием зубного ряда (рис. 1, б–г). Дорсальный фланг несет поверхность причленения, предположительно, скуловой кости. Контактная площадка имеет форму пологой депрессии с отверстиями для входа ветвей инфраорбитальной артерии; ее передний край маркируется резко очерченным гребнем, расположенным напротив второй из представленных на образце альвеол (рис. 1, г). Лицевая поверхность *maxillare* слабо скульптурирована и несет несколько отверстий, образующих ряд вдоль вентрального края челюсти. Лабиальный парапет не выражен.

Образец содержит часть зубного ряда из 10 последних альвеол, которые расположены очень плотно на всем протяжении челюсти и занимают всю ширину зубной площадки. Судя по их размеру, зубы уменьшались спереди назад равномерно. Только четыре зуба в челюсти сохранили в различной степени поврежденные коронки, которые позволяют заключить, что зубы были дифференцированы не только по размеру, но и по форме. Кроме того, при виде спереди передние и задние сохранившиеся зубы направлены вниз под существенно разным углом, величина которого между

первым и последним сохранившимися зубами составляет 35° (рис. 1, а, б, д).

Коронки зубов (рис. 1, 2) имеют неправильно-коническую, близкую к каплевидной форму. Их базальная часть заметно утолщена, что более выражено у зубов передней части зубного ряда. Выпуклая сторона коронок обращена вперед и слегка медиально; она орнаментирована сходящимися к вершине пологими гребнями, в совокупности образующими слабоволнистую поверхность (рис. 1, д; 2, е). Противоположная сторона коронок, напротив, слегка уплощена (что характерно, в том числе и для задних зубов *maxillare*: рис. 2, а, б, д–ж) и гладкая. У передних зубов вершина немного смещена к их лабиальной стороне.

К сожалению, вершинки всех представленных на образце зубов повреждены, но узость апикального отдела позволяет достаточно уверенно реконструировать уплощенно-коническую форму коронок и говорить об отсутствии здесь дополнительных конусов или плечевидных уступов. На это же указывает закладка сменного зуба в самой передней из представленных на образце альвеол, вскрытой в результате поперечного слома кости. Сменный зуб сформирован не полностью и представляет собой только привершинную часть коронки, которая имеет форму уплощенного конического колпачка с ровными краями и слабо выраженной режущей кромкой (рис. 1, б). Прижизненная ориентация сменного зуба в альвеоле не нарушена: он занимает базальное положение и при виде с торца челюсти экспонируется своей передней (расширенной) стороной, т.е. расположен в соответствии с ориентацией коронок сохранившихся близлежащих рабочих зубов (рис. 2, ж).

Форма поперечных сечений оснований зубов на уровне альвеолярного края меняется от слабо овальной в переднем отделе максиллы до все более округлой в направлении конца зубного ряда. Передние зубы вытянуты поперек челюсти не строго перпендикулярно, а расположены с едва заметным смещением лабиальной стороны вперед относительно лингвальной. Зубы в заднем отделе челюсти развернуты слабее, но, в связи с изгибом максиллы и зубного ряда, их коронки сохраняют ту же ориентацию, что и таковые передних максиллярных зубов. Предпоследний зуб на уровне альвеолярного края имеет округлую форму сечения, однако поперечный слом последнего, не сохранившегося, зуба имеет форму узкого овала, развернутого длинной осью вдоль внешнего края кости, что резко отличает его от остальных зубов *maxillare* (рис. 1, в).

Зубы имеют текодонтное крепление: их основания погружены в кость до дна альвеолы и прочно срослены с ее боковыми стенками, что хорошо видно на сломе первой из представленных на образце альвеол. Стенки зубов образуют хорошо

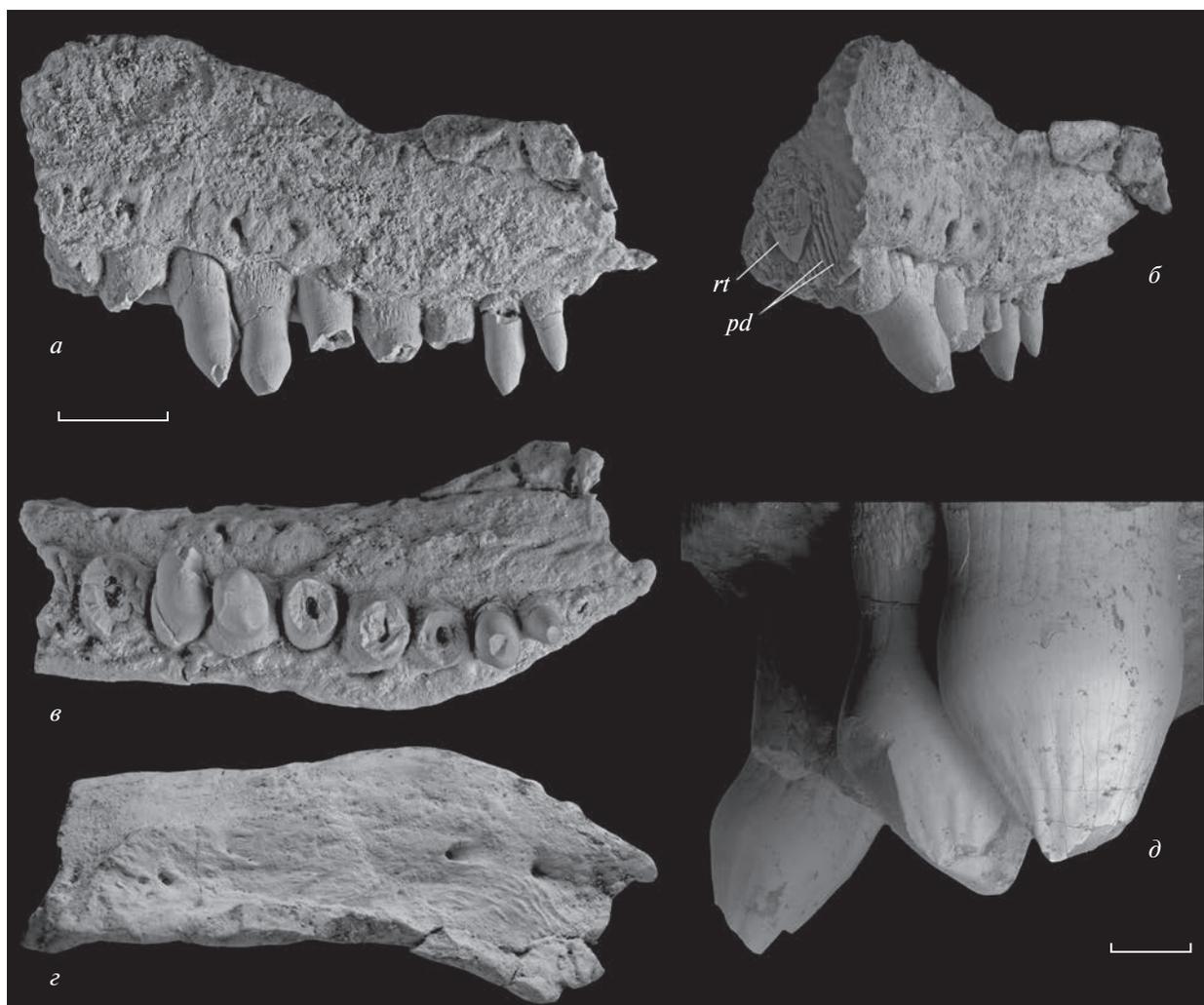


Рис. 1. *Stephanospondylus traati* (Tatarinov, 1974), голотип ПИН, № 3318/1, левое maxillare: *a* – латерально, *б* – антеролатерально, *в* – вентрально, *г* – дорсально, *д* – угол наклона максиллярных зубов, вид спереди; Республика Коми, местонахождение Мыльва; нижняя пермь, ассельский ярус. Обозначения: *pd* – плицидентин, *rt* – не сформированная до конца коронка сменного зуба. Длина масштабной линейки для фиг. *a–г* – 0.5 см, для фиг. *д* – 1 мм.

выраженные складки (рис. 1, *б*; 2, *ж*). Вследствие их плотного смыкания в прикоронарной части стенка зубов сильно утолщена, сломы зубов на этом уровне демонстрируют петлевидную структуру дентина (рис. 2, *з*). Ближе к альвеолярному краю складки становятся обособленными и в таком виде протягиваются до конца корневой части зуба, составляющей примерно треть его полной высоты (рис. 1, *б*).

На внешней стороне борозды, разделяющие складки, хорошо различимы и доходят до базальной части коронки. У некоторых зубов челюсти они отчасти закрыты снаружи слоем визуально неваккуляризованной костной ткани, которая отличается значительно более осветленным тоном как от дентина зубов, так и несущей их кости (рис. 2, *а*, *в*). Ее поверхность осложнена резко выраженными гребнями и бороздами неправильной

формы, ориентированными преимущественно вертикально. Поскольку материал не допускает возможности гистологического анализа данного образования, его природа остается дискуссионной. При этом следует отметить, что наличие осветленной “рубашки” на основаниях зубов хорошо коррелирует с их износом. В частности, она отсутствует на не стертых зубах, занимающих четвертую и восьмую из представленных на голотипе альвеол (а также на основании обломанного зуба в пятой альвеоле), и хорошо развита на стертых зубах в позициях три и девять. Из этого наблюдения следует, что данная ткань формировалась внутри десны уже после анкилозной фиксации зуба в рабочем положении. Мозаичное распределение в челюсти зубов, имеющих или лишенных этого образования, а также следов прижизненного износа указывает, что их смена у рассматрива-



Рис. 2. *Stephanospondylus traati* (Tatarinov, 1974), голотип ПИН, № 3318/1, детали строения maxillare: *a* – сохранившиеся передние буккальные зубы, лингвально; *б* – то же, вентрально; *в* – увеличенный участок прикорневой части зуба в третьей альвеоле, лингвально; *з* – плицидентиновая структура стенки сломанного зуба в пятой альвеоле (в 1.5 мм от альвеолярного края); *д* – фасетки прижизненного стирания на зубе в четвертой альвеоле (слева) и микротрассы, предшествующие их формированию на зубе в третьей альвеоле (справа), лингвально; *е* – сохранившиеся задние буккальные зубы, лингвально; *ж* – коронка сменного зуба в первой альвеоле, вид спереди; Республика Коми, местонахождение Мылва; нижняя пермь, ассельский ярус. Обозначения: *as* – апикальная фасетка стирания; *ct* – неvascularизованная костная ткань в прикорневой части зуба; *eg* – борозды, разделяющие складки дентина в прикорневой части зуба; *ls* – лингвальные фасетки стирания; *pd* – плицидентин. Длина масштабных линеек – 1 мм.

емой формы не носила последовательный характер, что резко отличает ее, в частности, от всех *Bolosauridae* (Snyder et al., 2020). Отверстия резорбции на сохранившемся фрагменте челюсти отсутствуют, однако сменные зубы формировались внутриальвеолярно, что доказывается наличием сменной коронки *in situ* внутри поврежденной первой альвеолы.

Сохранившиеся рабочие зубы челюсти имеют хорошо выраженные площадки прижизненного износа. Наименьший из зубов – предпоследний в челюсти – несет только апикальную, резко наклоненную фасетку стирания на постеро-лингвальной стороне (рис. 2, *e*). Зуб, занимающий четвертую из представленных на образце альвеол, имеет аналогичную площадку, ориентированную более горизонтально, однако дистально к ней примыкают еще две большие фасетки стирания, оставленные, несомненно, двумя разными зубами-антагонистами (рис. 2, *a, б, д*). Они располагаются в существенно разных плоскостях с антеро- и каудо-лингвальной сторон зуба; вследствие их смыкания на лингвальной стороне коронки образуется гребень, отсутствующий на менее стертых зубах. Привершинная и антеро-лингвальная площадки стирания несут многочисленные царапины, ориентированные продольно по отношению к зубному ряду (рис. 2, *д*). У сменившегося позднее впередилежащего зуба имеется лишь небольшая фасетка стирания с лингвальной стороны базальной части коронки, но четкие горизонтальные микротрассы уже прослеживаются и в ее апикальной части (рис. 2, *д*), что в совокупности демонстрирует состояние челюстных зубов у рассматриваемой формы на начальной стадии их износа. Наличие по-разному ориентированных площадок стирания на зубах, а также горизонтальных микротрасс, указывает на способность нижней челюсти осуществлять достаточно сложные, в том числе прополинарные, движения в процессе питания.

ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономическая идентификация голотипа *Stephanospondylus (Bolosaurus) traati* (Tatarinov, 1974). Строение зубов у голотипа ПИН, № 3318/1, их ориентация в челюсти, характер дифференцировки и стирания, их “разбалансированная” смена и складчатая структура оснований, а также форма самого *maxillare*, свидетельствующая, в частности, о выраженном расширении черепа в постдентальной части, однозначно не позволяют отнести этот образец к *Bolosauridae*, и роду *Bolosaurus* в частности, как это предлагалось ранее (Татаринов, 1974; Ивахненко и др., 1997; Ивахненко, 2001, 2008). Тем не менее, голотип ПИН, № 3318/1 несет значительное число морфологи-

ческих маркеров для уверенного определения его таксономической принадлежности.

Единственные специализированные растительноядные тетраподы, сочетающие текодонтный тип имплантации зубов с их анкилозной фиксацией и плицидентиновой структурой корневой части, описаны среди представителей отряда *Diadectomorpha*, внутри которого сложная форма зубов характеризует семейство *Diadectidae* (Cope, 1896, 1911; Vaughn, 1969; Berman, Sumida, 1995; Berman et al., 1998, 2004; Kissel, 2010; LeBlanc, Reisz, 2013). Все остальные черты голотипа ПИН, № 3318/1, такие как форма самого *maxillare*, ориентировка зубов в челюсти и их дифференцировка по длине зубного ряда, порядок замещения зубов и характер их прижизненного стирания, также аналогичны или находят много общего с таковыми описанного разнообразия диадектид, в первую очередь – с примитивными формами семейства.

Так, для всех видов *Diadectidae*, известных по полным черепам (*Orobates pabsti*, *Diadectes absites*, *D. sideropelicus*, *D. zenos*, *D. lentus*, *D. carinates*, *D. sanmiguelensis*), свойственно резкое расширение черепа в орбитальной области, что отражается в латеральном изгибе *maxillare* и его зубного ряда (Case, Williston, 1912, 1913; Lewis, Vaughn, 1965; Berman et al., 1998, 2004; Kissel, 2010). Типичным при этом является “нависание” дорсального края кости над задними зубами челюсти, а также латеральное отклонение передних зубов максиллы по сравнению с таковыми задней части зубного ряда, что отмечено выше и для голотипа ПИН, № 3318/1. Указанные признаки характеризуют всех представителей семейства, за исключением *Ambedus pusillus* Kissel et Reisz, 2004, – сильно дистанцированной от остальных диадектид формы, которая описана по фрагментарному челюстному материалу из нижней перми США и исключена из дальнейшего сравнения по причинам, обсуждаемым ниже.

Наблюдаемое на голотипе ПИН, № 3318/1 сильное прижизненное стирание зубов является характерной особенностью всех диадектид, зубная система которых функционировала по принципу контактной окклюзии (“tooth-on-tooth occlusion”) (Reisz, Sues, 2000; Reisz, 2006). Судя по опубликованным данным, характер износа зубов аналогичен таковому диадектида *Desmatodon hesperis* (Vaughn, 1969). Мозаичное распределение на образце стертых и не стертых зубов, а также коррелирующее с этим наличие/отсутствие неваскуляризованной костной ткани, покрывающей стенку зубов на участке между корнем и коронкой, указывают на “разбалансированное” обновление зубного ряда, что свойственно диадектидам (Vaughn, 1972; LeBlanc, Reisz, 2013), но не характерно для болозаврид, замещение зубов у

которых носило последовательный характер (Snyder et al., 2020; Bulanov et al., 2022). Типичным для Diadectidae является и внутриальвеолярное формирование сменных зубов (LeBlanc, Reisz, 2013), что устанавливается для голотипа ПИН, № 3318/1 благодаря инситуному положению коронки сменного зуба внутри первой из сохранившихся альвеол.

Таким образом, по совокупности указанных признаков можно уверенно относить вид, исходно описанный как *Bolosaurus traati*, к семейству Diadectidae, и полагать его первой формой диадекторморф, установленной с территории Восточной Европы. Вслед за Ивахненко (2008) мы относим этот вид к роду *Stephanospondylus*, однако здесь, вслед за А. Ромером (Romer, 1925), принимаем принадлежность последнего к примитивным диадектидам, а не к болозавридам. В пользу этого однозначно свидетельствует наличие у типового вида *Stephanospondylus* — *S. pugnae* — складчатой структуры оснований зубов (отчетливо фиксируется на всех зубах *maxillaria* и *dentale*: Stappenbeck, 1905, фиг. 2; Kissel, 2010, фиг. 8), характер дифференциации зубов буккальной серии, наличие у них характерных субвертикальных площадок стирания, аналогичных таковым *Desmatodon hesperis* (Vaughn, 1969), а также отсутствие выраженного наклона у увеличенных передних максиллярных зубов.

Несмотря на неполноту голотипа ПИН, № 3318/1, можно заключить, что число максиллярных зубов у *S. traati*, с большой вероятностью, соответствовало таковому *S. pugnae*. У описанного разнообразия диадектид их число невелико и во взрослом состоянии варьирует в узком диапазоне от 11 до 13, проявляя при этом коррелятивную зависимость от степени специализации зубной системы (Case, Williston, 1912; Vaughn, 1972; Berman, Sumida, 1995; Berman et al., 1998, 2004; Kissel, 2010). При этом, как правило, два зуба в переднем отделе максиллы сильно увеличены и отклоняются латерально по сравнению с другими максиллярными зубами. По форме и размеру они имитируют крупные долотовидные премаксиллярные зубы, в связи с чем получили название “резцеvidных”. В большинстве случаев “резцеvidные” зубы занимают первые две альвеолы в *maxillare* (Stappenbeck, 1905; Vaughn, 1969; Berman, Sumida, 1995; Berman et al., 1998; Kissel, 2010), однако у сравнительно примитивных форм по этому признаку отмечается большая вариабельность: в частности, у *Orobates* они могут занимать позиции до четвертой альвеолы включительно (Berman et al., 2004).

Несмотря на то, что у голотипа ПИН, № 3318/1 два первых сохранившихся зуба, занимающих третью и четвертую сохранившиеся альвеолы, заметно отклоняются латерально по сравнению с

задними зубами челюсти (рис. 1, *д*), они не могут трактоваться как “резцеvidные”, поскольку: 1) не имеют сходства с премаксиллярными зубами диадектид и, за вычетом зауженной вершинки, своей “лопатовидной” формой и разворотом коронки больше соответствуют зубам буккальной серии; 2) не отличались по размеру среди соседних зубов (что следует из размера альвеол); 3) имеют характерную для буккальных зубов форму износа в виде фасеток стирания с лингвальной стороны (рис. 2, *д*), описанных, в частности, для буккальных зубов взрослой особи *Desmatodon hesperis* (Vaughn, 1969; Kissel, 2010, фиг. 18); 4) форма закладки сменного зуба в первой альвеоле не имеет сходства ни с премаксиллярными (Reisz, Sutherland, 2001), ни с “резцеvidными” (если ориентироваться на существующие описания) максиллярными зубами других диадектид.

Кроме того, в отличие от наблюдаемого у голотипа ПИН, № 3318/1, у всех диадектид, для которых строение верхнечелюстных костей известно, “резцеvidные” зубы приурочены к более низкой передней части кости, т.е. расположены впереди от максимального подъема *lamina ascendens maxillare*. Так, у *Diadectes absitus* в этой части максиллы размещаются не менее пяти зубов (Berman et al., 1998), у *D. sanmiguelensis* — четыре зуба (Lewis, Vaughn, 1965), у *Orobates pabsti* — четыре–пять зубов (Berman et al., 2004), у *Stephanospondylus pugnae* — четыре зуба, у голотипа *Desmatodon hesperis* — всего три зуба, разделенных, однако, увеличенным интервалом (Vaughn, 1969; Kissel, 2010)¹.

У *Stephanospondylus traati* максимальный подъем *lamina ascendens maxillare* находится напротив границы первой (десятой с конца) и второй представленных на образце альвеол (рис. 1, *а*), из чего следует, что “резцеvidные” максиллярные зубы у голотипа ПИН, № 3318/1, как и предполагалось выше, отсутствуют, а число максиллярных зубов составляло 12 или 13.

Таким образом, буккальная серия зубов представлена на голотипе ПИН, № 3318/1 полностью или почти полностью, причем по размеру альвеол можно полагать, что на всем протяжении сохранившегося отдела *maxillare* зубы градационно уменьшались в размере до конца зубного ряда. Данная особенность отличает *S. traati* от всех известных диадектид (у которых самые крупные буккальные зубы максиллы расположены в средней или задней частях зубного ряда) за исключением *S. pugnae*, у которого, однако, размерная градация зубов буккальной серии выражена значительно слабее (Stappenbeck, 1905; Vaughn, 1969,

¹ У относимой к *D. hesperis* верхнечелюстной кости SM47677 из местонахождения Баджер Крик в Оклахоме (США) на данном участке размещается не менее пяти зубов (Berman, Sumida, 1995), что вызывает сомнения в правильности видовой идентификации образца.

1972; Berman, Sumida, 1995; Berman et al., 2004; Kissel, 2010). В настоящее время различный характер размерной дифференциации зубов в задней части maxillare является, по сути, единственным очевидным отличием видов рода *Stephanospondylus*.

В строении самих зубов *S. traati* принципиально отметить отсутствие следов их “моляризации”, которая проявляется у диадектид в наличии у коронок дополнительных вершинок и/или выраженных плечевидных уступов (Cope, 1896; Vaughn, 1969, 1972). Хотя значительная часть зубов у голотипа ПИН, № 3318/1 утеряна, а вершинки всех сохранившихся зубов повреждены вследствие стирания и во время отбора образца, узкий профиль коронок в их апикальной части позволяет предполагать отсутствие здесь подобных образований, что подтверждается и их отсутствием на коронке сменного зуба в передней альвеоле (рис. 2, ж). Другие признаки зубной системы, коррелятивно связанные с прогрессивной “моляризацией” и наблюдаемые у специализированных диадектид, также не характерны для *S. traati*. Так, исходя из опубликованных данных, можно заключить, что усложнение формы зубов в эволюции диадектид сопровождается: 1) удлинением их оснований в лабио-лингвальном направлении и приобретением их строго перпендикулярной ориентации по отношению к краям челюсти в местах крепления, 2) увеличением дистанции между зубами в дефинитивном состоянии, 3) увеличением относительного размера зубов в задней половине maxillare, 4) увеличением латеральной флексии размещенной здесь части зубного ряда, а также 5) увеличением длины корневой части зубов по отношению к их полной высоте, как это наблюдается у *Diadectes* spp. и *Alveusdectes*, у которых зубы заглублены в челюсть до основания коронки (LeBlanc, Reisz, 2013, фиг. 4; Liu, Bever, 2015). Можно предполагать, что последняя особенность складывалась в эволюции диадектид по мере специализации заднечелюстных зубов, что привело к увеличению нагрузок на зубную систему в связи с изменением принципов ее функционирования, увеличению глубины имплантации зубов за счет подъема альвеолярного края в направлении коронки и, как следствие, увеличению массивности элементов, несущих маргинальное озубление.

Отсутствие у *S. traati* всех перечисленных характеристик хорошо согласуется с предположением о простой форме буккальных зубов у данного вида, а также указывает и на его базальное положение внутри семейства *Diadectidae*, заставляя сблизить с *S. rugnax* и сравнивать в первую очередь с другими примитивными представителями семейства, такими как *Orobates rabsti* и *Desmatodon hesperis*, у которых “моляризация” выражена слабо или проявляется локально по длине зуб-

ного ряда (Vaughn, 1969, 1972; Berman, Sumida, 1995; Berman et al., 2004; Kissel, 2010). Другими примитивными особенностями *S. traati*, общими с перечисленными таксонами, являются плотная посадка зубов в челюстях, смещение их лабиальной стороны вперед по отношению к лингвальной (сопоставимая с *Desmatodon*, но выраженная слабее, чем у *Orobates*), и слабое развитие корневой части зубов, высота которой составляет только треть их полной высоты.

Онтогенетический фактор. Как указывалось выше, длина голотипа ПИН, № 3318/1 составляет всего 29 мм, что, учитывая недостающие зубы, позволяет оценить длину полного maxillare примерно в 35 мм. Это несколько меньше правого maxillare голотипа *S. rugnax* (длина около 45 мм) и существенно меньше размера верхнечелюстных костей большинства описанных экземпляров других видов семейства, что требует учета при сравнении возрастных (размерных) характеристик.

Среди *Diadectidae* наиболее полные данные по онтогенезу зубной системы получены для *Desmatodon hesperis* (Vaughn, 1972; Berman, Sumida, 1995). Для этой формы минимальный известный размер верхнечелюстной кости (UCLAVP 1748) составляет 42 мм. На основе сравнения этого образца с более крупным по размеру голотипом *D. hesperis* показано (Vaughn, 1972), что для ювенильных особей этого вида в строении верхнечелюстной кости характерны: 1) меньшее число зубов (девять, включая “резцевидные”), 2) увеличенная дистанция между зубами, 3) увеличенная относительная высота “резцевидных” зубов и их более заостренная клыкоподобная форма, 4) более узкая, удлиненная лабио-лингвально форма оснований буккальных зубов, и 5) отсутствие на них площадок стирания.

По всем перечисленным параметрам, за исключением недоступного для наблюдения признака (3), голотип *S. traati* не соответствует ювенильным кондициям примитивных форм семейства, хотя, с большой вероятностью, принадлежал не вполне взрослой особи, что следует из типичных размеров большинства диадектид во взрослом состоянии и более крупного размера типового вида рода – *S. rugnax*.

В частности, не может рассматриваться как ювенильный признак голотипа ПИН, № 3318/1 отсутствие проявлений “моляризации” буккальных зубов. Организация зубного ряда, при которой наблюдается градационное уменьшение (и упрощение формы) зубов в каудальном направлении, наблюдаемое у *S. traati*, по-видимому, в принципе не подразумевает возможности их “моляризации”, которая в эволюции и онтогенезе диадектид приоритетно проявляется у самых крупных буккальных зубов, приуроченных к задней половине maxillare (и dentale). Так, наиболее

крупные и сложно устроенные буккальные зубы у *D. hesperis* (в том числе у ювенильного экземпляра UCLA VP 1748) расположены в задней половине *maxillare* и уже несут дополнительные бугры и вершинки с лингвальной и лабиальной сторон от основного конуса (Vaughn, 1969, 1972). Максиллярные зубы *Orobates rabsti* имеют только вздутие с лабиальной стороны от вершины и, таким образом, “моляризованы” слабее таковых большинства диадектид, но при этом также приурочены к задней части зубного ряда (Berman et al., 2004).

На раннюю “моляризацию” зубов в онтогенезе более прогрессивных представителей семейства (род *Diadectes*) указывает состояние зубной системы у *D. sanmiguelensis*. Наиболее специализированные зубы у относящегося к этому виду ювенильного экземпляра MCZ 2989 (голотип; длина *maxillare* около 42 мм, если ориентироваться на масштаб приводимых изображений: Levis, Vaughn, 1964, фиг. 7) также располагаются несколько позади середины *maxillare*, и имеют при этом покатый выступ лабиально от основной вершины зуба, а также выраженную дополнительную вершинку лингвально от нее. Сложное строение зубов наблюдается также и у молодой особи *Diadectes absitus* при длине *maxillare* около 50 мм (экз. MNG 8747; Berman et al., 1998). Значительное сходство в строении передних максиллярных зубов с голотипом ПИН, № 3318/1 обнаруживает соразмерный фрагмент челюсти *Diadectes* sp. из нижней перми Техаса в США (Berman, Sumida, 1995, фиг. 5), однако образец не сохранил заднюю часть зубного ряда, в связи с чем не может выступать в качестве объекта для сравнения степени “моляризации” зубов у базальных и специализированных диадектид на ранних стадиях онтогенеза.

Таким образом, тезис о приоритетном усложнении именно задних буккальных зубов в эволюции прогрессивных *Diadectidae* подтверждается всеми имеющимися (в т.ч. онтогенетическими) данными, однако “моляризация” задних буккальных зубов не была характерна для базальных форм семейства (род *Stephanospondylus*). Можно заключить, что сравнительно простая форма зубов у голотипа *S. traati* и равномерное уменьшение их размера в каудальном направлении не являются ювенильным состоянием, но качественно совпадают с наблюдаемым у *S. rugosus*, и могут рассматриваться как диагностические признаки рода *Stephanospondylus*. Следует также отметить, что примитивность *S. traati* хорошо согласуется с ранним – ассельским – возрастом находки. Это, а также архаичность зубной системы, позволяющая рассматривать данный вид как наиболее примитивную форму *Diadectidae*, если не считать описанного на основании челюстного материала *Ambedus pusillus*, происходящего, однако, из существенно более высокого стратиграфического

уровня (формация Грини, Леонардиан; США: Kissel, Reisz, 2004; Kissel, 2010).

О положении рода *Ambedus* Kissel et Reisz, 2004. Несмотря на то, что род *Ambedus* демонстрирует отличное от остальных диадектид строение верхнечелюстной кости и очень примитивное состояние зубной системы, он включается в данное семейство как его базальный представитель (Kissel, Reisz, 2004; Kissel, 2010). Действительно, для *Ambedus* характерна едва выраженная “моляризация” маргинальных зубов, которая проявляется лишь в наличии покатых уступов на лингвальной и лабиальной сторонах коронки, разделенных узким режущим кантом, ориентированным продольно к зубному ряду (Kissel, Reisz, 2004, фиг. 2; рис. 3, б). Высота корневой части зубов у *Ambedus* составляла не более трети их полной высоты, что следует из соответствующей высоты зубной площадки. Для рода предполагается наличие у зубов корневой части, что подразумевает их текодонтное крепление (Kissel, Reisz, 2004, с. 199), однако ни один из экземпляров выборки не демонстрирует эту особенность.

Кроме того, для *Ambedus* отмечается сравнительно большое число зубов: не менее 13 в *maxillare* и 22 в *dentale*, при полном отсутствии увеличенных “резцевидных” зубов как в верхней, так и в нижней челюстях. Дифференциация челюстных зубов выражается преимущественно в равномерном увеличении их размера в направлении заднего края челюстей; при этом самые крупные максиллярные и нижнечелюстные зубы, как у специализированных диадектид, расположены в задней половине зубного ряда и несут следы прижизненного износа (Kissel, Reisz, 2004; Reisz, 2006).

По совокупности перечисленных параметров род *Ambedus* дистанцирован от остальных родов *Diadectidae* настолько, что это могло бы служить основанием для его выделения в отдельное семейство, однако, по нашему мнению, правомерность его помещения в состав отряда *Diadectomorpha* более чем сомнительна. Так, род *Ambedus* характеризуется прямым в дорсальной проекции *maxillare*, что указывает на отсутствие выраженного расширения черепа на границе преорбитального и орбитального отделов, которое наблюдается у всех представителей *Diadectomorpha*, включая примитивные клады – *Limnoscelis* и *Tseajaia*. Верхнечелюстная кость *A. pusillus* высокая почти на всем своем протяжении и не образует характерного для диадектид понижения в своей передней части. Особое внимание обращает на себя отсутствие увеличенных зубов в переднем отделе черепа, что необычно, поскольку этот признак является одной из базовых характеристик организации челюстного аппарата всех, в том числе более базальных, диадектоморф (Williston, 1911; Romer, 1946; Vaughn, 1964). Стоит от-

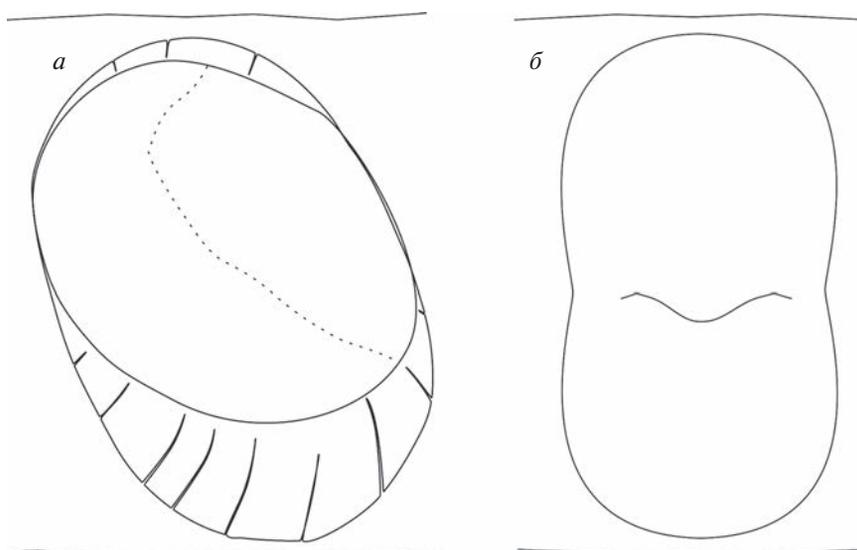


Рис. 3. Различия в ориентации структур коронки средних максиллярных зубов: *a* — у примитивных диадектид на примере *Stephanospondylus traati*; *б* — у *Ambedus pusillus* (по: Kissel, Reisz, 2004, с изменениями).

дельно отметить, что для растительноядных форм отряда (*Diadectidae*) увеличенные зубы роstralной части черепа являются функционально значимой составляющей зубной системы, обеспечивавшей, совместно с премаксиллярными зубами, захват, срезание и/или фиксацию растительных объектов, на что указывает их интенсивное стирание (Reisz, Sutherland, 2001; Reisz, 2006). Кроме того, важная роль увеличенных максиллярных “резцевидных” зубов в ранней филогении отряда подтверждается онтогенетическими данными, а именно — их более выраженным развитием у ювенильной особи *Desmatodon hesperis* (Vaughn, 1972). Таким образом, увеличенные зубы переднего отдела черепа у *Diadectomorpha* унаследованы от предкового таксона и были дополнительно модифицированы в связи с переходом к фитофагии, в связи с чем их отсутствие у *Ambedus* при той же трофической специализации не имеет удовлетворительного объяснения.

Кроме того, для *Ambedus pusillus* с большой вероятностью можно исключить наличие плицидентиновой структуры зубов. В первоописании (Kissel, Reisz, 2004, с. 199) указано, что присутствие складчатости дентина у экземпляров типовой серии (пять челюстных костей) не может быть однозначно установлено, однако на ее отсутствие указывают как нескладчатый характер сломов поврежденных зубов, так и отсутствие продольных борозд на внешней стороне тех зубов, которые сохранились полностью.

Вне зависимости от степени специализации зубной системы характер складчатости оснований зубов у диадектид остается, по-видимому, почти неизменным: складки протягиваются от

начала корня, где они обособлены друг от друга, до основания коронок, где они плотно смыкаются боковыми сторонами (LeBlanc, Reisz, 2013), что приводит к утолщению стенки зубов и увеличению прочности последних в прикоронной части. У специализированных диадектид внешние борозды могут быть скрыты для наблюдения вследствие подъема альвеолярного края к основанию коронки, однако складчатая структура зубов при этом отчетливо фиксируется на поперечных срезах (LeBlanc, Reisz, 2013, фиг. 5). У примитивных диадектид с неглубокой имплантацией зубов наличие плицидентиновой структуры уверенно определяется по продольным бороздам на их наружной поверхности на участке между корнем и краем эмали, как это отмечено выше у *Stephanospondylus traati* (рис. 2, *в, е*), наблюдается у *S. pugnaх* (Stappenbeck, 1905; Kissel, 2010), а также на изолированных зубах формально не описанных примитивных диадектид из карстового местонахождения Форт Силл в Оклахоме, США (Reisz, Sutherland, 2001). Отсутствие у *Ambedus* таких борозд на зубах является прямым указанием на отсутствие складчатости, что плохо согласуется с положением этого рода в составе *Diadectomorpha*, принимая во внимание, что для данного отряда плицидентиновая структура корневой части зубов, безусловно, является плезиоморфной характеристикой, и отмечается не только у *Diadectidae*, но также у *Limnoscelis* (Williston, 1911, цит. по: Romer, 1946, с. 163; Berman et al., 2010; LeBlanc, Reisz, 2013) и *Tseajaia* (Vaughn, 1964).

Характер дифференциации буккальных зубов *Ambedus* с учетом данных по морфологии зубной системы наиболее примитивных *Diadectidae* — *Stephanospondylus traati*, *Orobates pabsti* и *Desmat-*

odon hesperis — также не позволяет рассматривать конструкцию *Ambedus* как исходную для данного семейства. Увеличение размеров зубов в направлении заднего края челюстей складывается в рассматриваемом семействе на поздних стадиях его эволюции вследствие усиления адаптации к фи-тофагии, что подтверждается как филогенетическими, так и онтогенетическими данными (Romer, 1952; Vaughn, 1972; Kissel, 2010). Наблюдаемая гиперспециализация зубной системы при этом выражается в реализации широкого набора коррелятивно связанных модификаций, большинство из которых не проявляются у *Ambedus* (например, усложнение формы зубов, увеличение глубины их имплантации, увеличение дистанции между зубами, резкое увеличение латерального изгиба задней части зубного ряда). У примитивных диадектид зубы расположены более плотно, их основания имеют выраженный (иногда очень сильно, как у *Orobates*) разворот в челюсти, наблюдается градиционное уменьшение размера зубов с начала (*Stephanospondylus*) или середины (*Orobates*, *Desmatodon hesperis*) зубного ряда в каудальном направлении, которое сопровождается упрощением их формы и уменьшением размера, что также не соответствует наблюдаемому у *Ambedus*. В этой связи представляется оправданным трактовать увеличение размера зубов к окончанию зубного ряда у *Ambedus* как конвергентное состояние по отношению к *Diadectidae*; аналогичный характер дифференциации проявляется независимо в зубной системе многих групп тетрапод палеозоя—раннего мезозоя (*Procolophonidae*, *Bolosaurida*, *Cynodontia* и др.), у которых наиболее специализированные зубы локализованы сразу впереди от места крепления основных челюстных аддукторов. Характер стирания челюстных зубов *A. pusillus*, безусловно, является аргументом в пользу растительной трофической специализации вида, но не может рассматриваться как показатель его принадлежности к рассматриваемому отряду, поскольку прямой контакт зубов при питании не является уникальной особенностью диадектид и наблюдается в различных линиях палеозойских тетрапод, где формировался независимо (Reisz, 2006). Кроме того, для челюстных зубов *A. pusillus* свойственно продольное положение режущего канта к линии зубного ряда, в то время как у наиболее примитивных форм семейства (*Stephanospondylus*, *Orobates*) наблюдается разворот фациальной (исходно лабиальной) стороны коронок буккальных зубов в ростральном направлении, что приводит к развороту канта, который приобретает поперечную — лабио-лингвальную — ориентировку (рис. 3, а). Это позволяет предполагать, что дополнительные структуры, появляющиеся на зубах диадектид в процессе прогрессирующей “моляризации” (лингвально и лабиально от основ-

ной вершины зуба), топографически связаны с исходным режущим кантом (как и у подавляющего большинства других тетрапод), и не гомологичны покатым уступам челюстных зубов *Ambedus*, которые этим кантом разделены (рис. 3, б) (Kissel, Reisz, 2004).

Исходя из перечисленного, можно заключить, что род *Ambedus* по строению зубной системы не соответствует ее генеральному морфотипу у *Diadectomorpha* по целому ряду качественных параметров, в связи с чем его помещение в состав отряда представляется неоправданным. Обоснование филогенетического положения этого рода в системе тетрапод требует более развернутого изучения таксона с привлечением дополнительных данных по морфологии зубов уже описанных диадектоморф. В настоящий момент можно отметить, что некоторые признаки *Ambedus*, такие как отсутствие складчатости оснований зубов, отсутствие изгиба верхнечелюстной кости и несомного ею зубного ряда, отсутствие орнаментации фациальной стороны максиллы, а также небольшой размер обнаруживают большее сходство данного рода с *Bolosauridae*, чем с примитивными *Diadectidae*, что находит также больше соответствий и в стратиграфическом распространении указанных семейств (Kissel, 2010).

В заключение можно отметить, что находка базального диадектида в ассельских отложениях Восточной Европы является указанием на обширную географию распространения данного семейства уже на ранних этапах его радиации в пределах Лавразии. Последнее могло стимулировать провинциализм эволюционного развития отдельных филогенетических направлений, и может являться одним из вероятных объяснений недавнего обнаружения специализированных диадектид (Liu, Bever, 2015) в верхней перми Китая.

Ниже приводятся ревизованные диагнозы рода *Stephanospondylus* и вида *S. traati*.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

О Т Р Я Д D I A D E C T O M O R P H A

СЕМЕЙСТВО DIADECTIDAE COPE, 1880

Род *Stephanospondylus* Stappenbeck, 1905

Типовой вид — *Phanerosaurus pugnae* Geinitz et Deichmuller, 1882; нижний ротленд Германии.

Д и а г н о з. Буккальные зубы maxillare субкнической формы, без очевидных проявлений “моляризации” в виде бугров и вершин лингвально и лабиально от центрального конуса. Размер буккальных максиллярных зубов не увеличивается в каудальном направлении.

Видовой состав. *S. pugnax* (Geinitz et Deichmuller, 1882) и *S. traati* (Tatarinov, 1974).

С р а в н е н и е. От всех родов Diadectidae отличается более простой формой буккальных максиллярных зубов и отсутствием увеличения их размера в направлении конца зубного ряда.

Stephanospondylus traati (Tatarinov, 1974)

Голотип — ПИН, № 3318/1, левое maxillare; Республика Коми, местонахождение Мылва; нижняя пермь, ассельский ярус.

Д и а г н о з. Передние буккальные зубы maxillare значительно крупнее задних максиллярных зубов.

С р а в н е н и е. От типового вида рода *Stephanospondylus* — *S. pugnax* (Geinitz et Deichmuller, 1882) — отличается выраженным градиционным уменьшением размера буккальных зубов maxillare в каудальном направлении.

З а м е ч а н и е. Одним из критериев отличия от *S. pugnax*, требующим подтверждения, является сильно отличающийся угол наклона передних и задних буккальных зубов верхнечелюстной кости.

М а т е р и а л. Голотип.

* * *

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и DFG в рамках научного проекта № 20-54-12013 ННИО-а и проекта РФФИ № 21-54-10003 КО-а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ивахненко М.Ф. Новые котилозавры Приуралья // Палеонтол. журн. 1973. № 2. С. 131–134.

Ивахненко М.Ф. Раннепермские элементы фаунистических комплексов тетрапод Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1987. № 2. С. 102–111.

Ивахненко М.Ф. Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые птицы и рептилии. Часть 1 / Ред. М.Ф. Ивахненко, Е.Н. Курочкин. М.: ГЕОС, 2008. 348 с.

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

Ивахненко М.Ф., Твердохлебова Г.И. Ревизия пермских болозавроморфов Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1987. № 2. С. 98–106.

Татаринев Л.П. Находка примитивного хвостатого земноводного в верхней перми Поволжья // Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся. М.: Наука, 1968. С. 7–10.

Татаринев Л.П. Находка болозавра в нижней перми СССР // Палеонтол. журн. 1974. № 2. С. 144–146.

Berman D.S., Henrici A.C., Kissel R.A. et al. A new diadectid (Diadectomorpha), *Orobates pabsti*, from the Early Perm-

ian of Central Germany // Bull. Carneg. Mus. Natur. Hist. 2004. V. 35. P. 1–36.

Berman D.S., Reisz R.R., Scott D. et al. Early Permian bipedal reptile // Science. 2000. V. 290. P. 969–972.

Berman D.S., Reisz R.R., Scott D. Redescription of the skull of *Limnoscelis paludis* Williston (Diadectomorpha, Limnoscelidae) from the Pennsylvanian of Canon del Cobre, Northern New Mexico // Bull. New Mexico Natur. Hist. Sci. Mus. 2010. V. 49. P. 185–210.

Berman D.S., Sumida S.S. New cranial material of the rare diadectid *Desmatodon hesperis* (Diadectomorpha) from the Late Pennsylvanian of Central Colorado // Ann. Carneg. Mus. 1995. V. 64. P. 315–336.

Berman D.S., Sumida S.S., Martens T. Diadectes (Diadectomorpha: Diadectidae) from the Early Permian of central Germany, with description of a new species // Ann. Carneg. Mus. 1998. V. 67. P. 53–93.

Bulanov V.V., Kovalenko E.S., MacDougall M.J. et al. Tooth replacement and reparative dentine formation in the middle Permian bolosaurids of European Russia // Hist. Biol. 2022.

<https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2067752>

Cope E.C. Description of the skull of *Bolosaurus striatus* Cope // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1907. V. 23. P. 653–658.

Cope E.C., Williston S.W. A description of the skulls of *Diadectes lentus* and *Animasaurus carinatus* // Amer. J. Sci. 1912. V. 33. P. 339–348.

Cope E.C., Williston S.W. Description of a nearly complete skeleton of *Diasparactus zenos* Case // Publ. Carneg. Inst. Wash. 1913. V. 181. P. 17–35.

Cope E.D. Descriptions of the extinct Batrachia and Reptilia from the Permian formation of Texas // Proc. Amer. Phil. Soc. 1878. V. 17. № 101. P. 505–530.

Cope E.D. Second contribution to the history of the Cotylosauria // Proc. Amer. Phyl. Soc. 1896. V. 35. P. 122–138.

Cope E.D. A revision of the Cotylosauria of North America. Washington: Carnegie Inst., 1911. 122 p.

Kissel R.A. Morphology, phylogeny, and evolution of Diadectidae (Cotylosauria: Diadectomorpha). PhD. diss. (Graduate Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Toronto). 2010. 185 p.

Kissel R.A., Reisz R.R. *Ambedus pusillus*, new genus, new species, a small diadectid (Tetrapoda: Diadectomorpha) from the Lower Permian of Ohio, with a consideration of diadectomorph phylogeny // Ann. Carneg. Mus. 2004. V. 73. P. 197–212.

LeBlanc A.R.H., Reisz R.R. Periodontal ligament, cementum, and alveolar bone in the oldest herbivorous tetrapods, and their evolutionary significance // PLOS One. 2013. V. 8. № 6. e74697.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074697>

Lewis G.E., Vaughn P.P. Early Permian vertebrates from the Cutler Formation of the Placerville Area, Colorado // U.S. Geol. Surv. Prof. Pap. 1965. № 503-C. P. 1–50.

Li J.L., Cheng Z.W. The first discovery of bolosaurs from Upper Permian of China // Vertebr. Palasiat. 1995. V. 33. P. 17–23.

Liu J., Bever G.S. The last diadectomorph sheds light on Late Palaeozoic tetrapod biogeography // Biol. Lett. 2015. V. 11: 20150100.

- Reisz R.R.* Origin of dental occlusion in tetrapods: signal for terrestrial vertebrate evolution? // *J. Exp. Zool.* 2006. V. 306. P. 261–277.
- Reisz R.R., Barkas V., Scott D.* A new Early Permian bolosaurid reptile from the Richards Spur Dolese Brothers Quarry, near Fort Sill, Oklahoma // *J. Vertebr. Paleontol.* 2002. V. 22. № 1. P. 23–28.
- Reisz R.R., Müller J., Tsuji L., Scott D.* The cranial osteology of *Belebey vegrandis* (Parareptilia: Bolosauridae), from the Middle Permian of Russia, and its bearing on reptilian evolution // *Zool. J. Linn. Soc.* 2007. V. 151. P. 191–214.
- Reisz R.R., Sues H.-D.* Herbivory in late Paleozoic and Triassic terrestrial vertebrates // *Evolution of herbivory in terrestrial vertebrates* / Ed. H.-D. Sues. Cambridge: Camb. Univ. Press, 2000. P. 9–42.
- Reisz R.R., Sutherland T.E.* A diadectid (Tetrapoda, Diadectomorpha) from the Lower Permian fissure fills of the Dolese Quarry, near Richards Spur, Oklahoma // *Ann. Carneg. Mus.* 2001. V. 70. № 2. P. 133–142.
- Romer A.S.* Permian amphibian and reptilian remains described as *Stephanospondylus* // *J. Geol.* 1925. V. 33. P. 447–467.
- Romer A.S.* The primitive reptile *Limnoscelis* restudies // *Amer. J. Sci.* 1946. V. 244. № 3. P. 149–188.
- Romer A.S.* Late Pennsylvanian and Early Permian vertebrates of the Pittsburg-West Virginia Region // *Ann. Carneg. Mus.* 1952. V. 33. P. 47–110.
- Snyder A.J., LeBlanc A.R.H., Jun C. et al.* Thecodont tooth attachment and replacement in bolosaurid parareptiles // *PeerJ.* 2020. 8:e9168. <https://doi.org/10.7717/peerj.9168>
- Stappenbeck R.* Über *Stephanospondylus* n. g. und *Phanerosaurus* H. v. Meyer // *Z. Dtsch. Geol. Ges.* 1905. Bd 57. S. 380–437.
- Vaughn P.P.* Vertebrates from the Organ Rock Shale of the Cutler Group, Permian, Monument Valley and vicinity, Utah and Arizona // *J. Paleontol.* 1964. V. 38. № 3. P. 567–583.
- Vaughn P.P.* Upper Pennsylvanian vertebrates from the Sangre de Cristo Formation of central Colorado // *Contrib. Sci. Los Angeles Cty Mus. Natur. Hist.* 1969. V. 164. P. 1–28.
- Vaughn P.P.* More vertebrates, including a new microsauro, from the Upper Pennsylvanian of Central Colorado // *Contrib. Sci.* 1972. № 223. P. 1–30.
- Watson D.M.S.* On *Bolosaurus* and the origin and classification of reptiles // *Bull. Mus. Comp. Zool.* 1954. V. 111. P. 297–449.
- Williston S.W.* A new family of reptiles from the Permian of New Mexico // *Amer. J. Sci.* 1911. V. 4. № 31. P. 378–398.

The Discovery of Diadectomorph Tetrapods in the Lower Permian of Eastern Europe

V. V. Bulanov

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

The systematic position of the bolosaurid *Stephanospondylus* (*Bolosaurus*) *traati* (Tatarinov, 1974) is reassigned to the family Diadectidae (Diadectomorpha). This taxon is the first diadectomorph described from the Eastern Europe. Simple shape of the cheek teeth, as well as the pattern of the tooth differentiation along the maxilla indicate the basal position of *S. traati* within Diadectomorpha and its primitiveness in comparison with the type species to the genus *Stephanospondylus*, *S. pugnax*. The genus *Ambedus* Kissel et Reisz, 2004 is excluded from the order Diadectomorpha basing on the discrepancy of its marginal dentition to that of the other species of the group. The similarity of the dental system of *Ambedus* and diadectids is regarded as convergent rather than being due to its phylogenetic position, thus, the systematic position of this genus remains uncertain. The early stages of specialization of the dental system in the evolution of the family Diadectidae are discussed.

Keywords: Diadectomorpha, *Stephanospondylus*, Lower Permian, Eastern Europe, dental system

УДК 568.133:551.781.41(470.61)

МОРСКАЯ ЧЕРЕПАХА *TASBACKA ALDABERGENI* NESSOV, 1987 ИЗ НИЖНЕПАЛЕОГЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ КУДИНОВКА (РОСТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ, РОССИЯ)

© 2023 г. Е. А. Звонок^а, *, К. С. Беницкий^б, И. Г. Данилов^с

^аЛуганский государственный педагогический университет, Луганск, ЛНР 91006 Россия

^бНезависимый исследователь, Миллерово, Ростовская обл., 346132 Россия

^сЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: evgenij-zvonok@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.09.2022 г.

После доработки 10.11.2022 г.

Принята к публикации 10.11.2022 г.

Описаны ископаемые остатки черепах из местонахождения Кудиновка (палеоген, палеоцен или ипр; Миллеровский р-н, Ростовская обл., Россия). Эти остатки, представленные 16 экз., отнесены к морской черепахе *Tasbacka aldabergeni* Nesson, 1987 (Cheloniidae), ранее достоверно известной только из типового местонахождения Джилга 1 (палеоген, поздний танет–ранний ипр; Южный Казахстан). Один из описываемых экземпляров представляет собой большую часть посткраниального скелета в фосфоритовой конкреции и является наиболее полным экземпляром посткраниума *Tasbacka aldabergeni*, который дает информацию о ранее неизвестных деталях строения этого вида. Новые материалы расширяют наши знания о географическом распространении *Tasbacka aldabergeni* и рода *Tasbacka* в целом.

Ключевые слова: *Tasbacka aldabergeni*, Cheloniidae, черепахи, палеоген, ипрский ярус, Ростовская область, Восточная Европа

DOI: 10.31857/S0031031X23020149, **EDN:** LEUBEW

ВВЕДЕНИЕ

Находки палеогеновых черепах на территории Восточной Европы плохо известны и представлены в основном фрагментарными остатками Cheloniidae, Dermochelyidae, Testudinidae, Trionychidae и не определенных черепах (см. Zvonok, Danilov, 2018; Звонок, Данилов, 2019, 2020; Звонок и др., 2019).

Новый материал по палеогеновым черепахам происходит из местонахождения Кудиновка, расположенного в карьере по добыче песка примерно в 2 км к востоку от одноименного хутора, в Миллеровском р-не Ростовской обл. России (49°12'37.3" N, 40°31'48.1" E; рис. 1). При разработке карьера в 2015–2016 гг. бульдозером была произведена расчистка примерно по продуктивному слою. В результате на дневной поверхности оказались многочисленные фосфоритовые конкреции с фоссилиями. Сборы остатков ископаемых животных велись в 2018 (К.Б.) и 2019 (Е.З. и К.Б.) гг. В их числе оказалось 16 экз., относящихся к морским черепахам (Cheloniidae) *Tasbacka aldabergeni* Nesson, 1987, описание которых является основной целью настоящей статьи. Данные о

других ископаемых организмах, встречающихся в этом местонахождении, см. в описании геологического разреза ниже. Некоторые общие сведения о местонахождении также изложены в статье К.С. Беницкого и Е.А. Звонка (2020).

Остатки *Tasbacka aldabergeni* (типовой вид рода *Tasbacka* Nesson, 1987) впервые были описаны по массовым материалам (более 1700 костей) Л.А. Несовым (1987) из танет–ипрского местонахождения Джилга 1а Южного Казахстана. Позже А.О. Аверьянов (Averianov, 2002) упоминал фрагменты черепа и панциря *T. aldabergeni* из вышележащих уровней ипрского возраста этого же местонахождения (Джилга 1б, Джилга 2) и фрагменты панциря из отложений танетского возраста местонахождений Дарбаза 1 и 2 в 7–9 км юго-восточнее Джилги. Из них была изображена только нухальная пластинка из Джилги 1б (Averianov, 2002, рис. 5), не отличающаяся от таковой *T. aldabergeni* из типового местонахождения. Систематическая принадлежность остатков *T. aldabergeni* из остальных упомянутых местонахождений не подтверждена (Данилов и др., 2017). Помимо этого, остатки “морских черепах, похожих на *Tasbacka aldabergeni* Ness., но вдвое более крупных”,

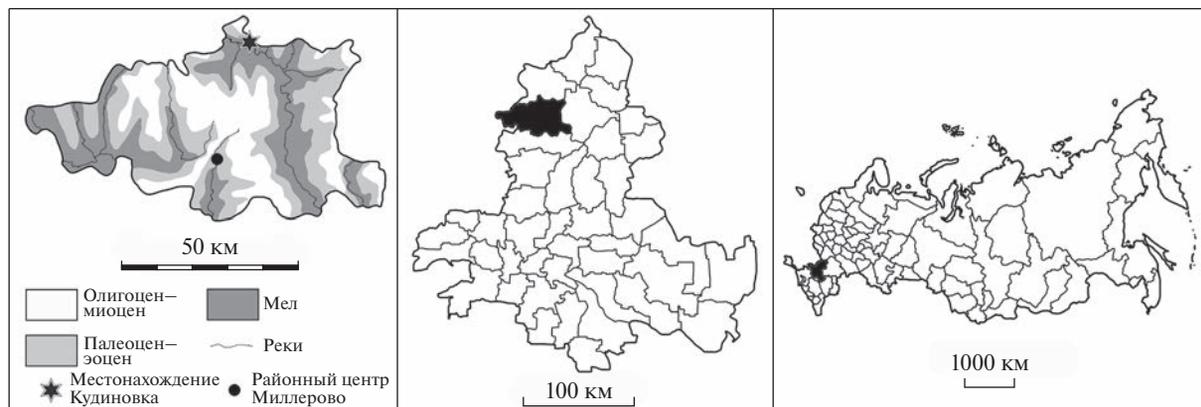


Рис. 1. Слева – местонахождение Кудиновка на геологической картосхеме Миллеровского р-на; посередине – Миллеровский район на административной картосхеме Ростовской обл.; справа – Ростовская область на административной картосхеме России.

или cf. *Tasbacka* sp., указаны без описаний и изображений из местонахождения Малая Ивановка, Волгоградская обл., Россия; верхний палеоцен, палеоген (Несов, Ярков, 1989, с. 80; Averjanov, 2002, с. 142; Данилов и др., 2017, с. 182).

Другие представители рода *Tasbacka* известны из палеоцена Марокко, США и, возможно, Дании (см. ниже “Обсуждение”). Таким образом, материалы данной статьи описывают первую достоверную находку представителя этого рода в Восточной Европе.

Геологический разрез местонахождения Кудиновка изображен на рис. 2. В нем снизу вверх залегают следующие осадочные горные породы:

1. Слой белых мелоподобных известняков меловой системы видимой мощностью свыше 30 м. В верхней части слоя многочисленные остатки головоногих моллюсков *Belemnella*, стратиграфическое распространение которых ограничено маастрихтским ярусом (Christensen, 1996).

2. Слой серо-зеленой глины мощностью около 15 см.

3. Слой разнозернистого кварцевого песка, преимущественно бурого цвета, мощностью около 15 см; содержит окатанные конкреции фосфорита и гальку. В большей части конкреций содержатся остатки древесных растений, губок, моллюсков, крупных десятиногих ракообразных, рыб и черепах. В слое также попадаются зубы и кости рыб, зубы крокодилов и фрагменты костей черепах вне конкреций.

4. Слой желтого кварцевого песка видимой мощностью свыше 7 м. В верхней части содержит зубы акул.

5. Несогласно залегающий слой красноватобурой глины плейстоценового отдела видимой мощностью до 4 м. Содержит fossilized кости и зубы лошадей, носорогов, бизонов.

Галечниково-фосфоритовые слои, подобные продуктивному слою местонахождения Кудиновка, в Миллеровском р-не известны в основании палеоцена, а также каневской и бучакской свит, обычно относимых к ипрскому ярусу и низам лютетского яруса, поэтому литологические особенности продуктивного слоя не позволяют отнести его к какому-либо конкретному стратону в пределах палеоцена–нижнего лютета (Геологическая карта..., 1963).

Для уточнения геологического возраста продуктивного слоя использовались зубы акул *Otodus Agassiz, 1843 sensu Zhelezko et Kozlov, 1999*, определенные по крупному размеру, толстым и выпуклым с двух сторон коронкам и зазубренности на коронке и боковых зубцах у некоторых экземпляров (Железко, Козлов, 1999). Зубы этих акул найдены как в продуктивном (3), так и в вышележащем (4) слоях в карьере местонахождения Кудиновка и в еще одном карьере в 1.5 км на северо-запад. Зазубренность на коронках и боковых зубцах *Otodus* из Кудиновки варьирует от почти полного отсутствия до хорошо развитой. Такая изменчивость характерна для средне-позднеипрских представителей рода (Железко, Козлов, 1999; Беницкий, Звонков, 2020). В то же время, тип сохранности всех найденных зубов *Otodus*, а также двух не находившихся в конкрециях фрагментов костей черепах, отличается от сохранности остатков позвоночных в конкрециях. Почти все остатки позвоночных вне конкреций имеют более светлый окрас и хорошо сохранившуюся структуру губчатой ткани, тогда как все остатки позвоночных в конкрециях в среднем имеют более темный окрас и сильнее разрушенную губчатую ткань кости. Кроме того, конкреции окатаны и явно переотложены.

Таким образом, большинство остатков позвоночных продуктивного слоя вне конкреций имеет

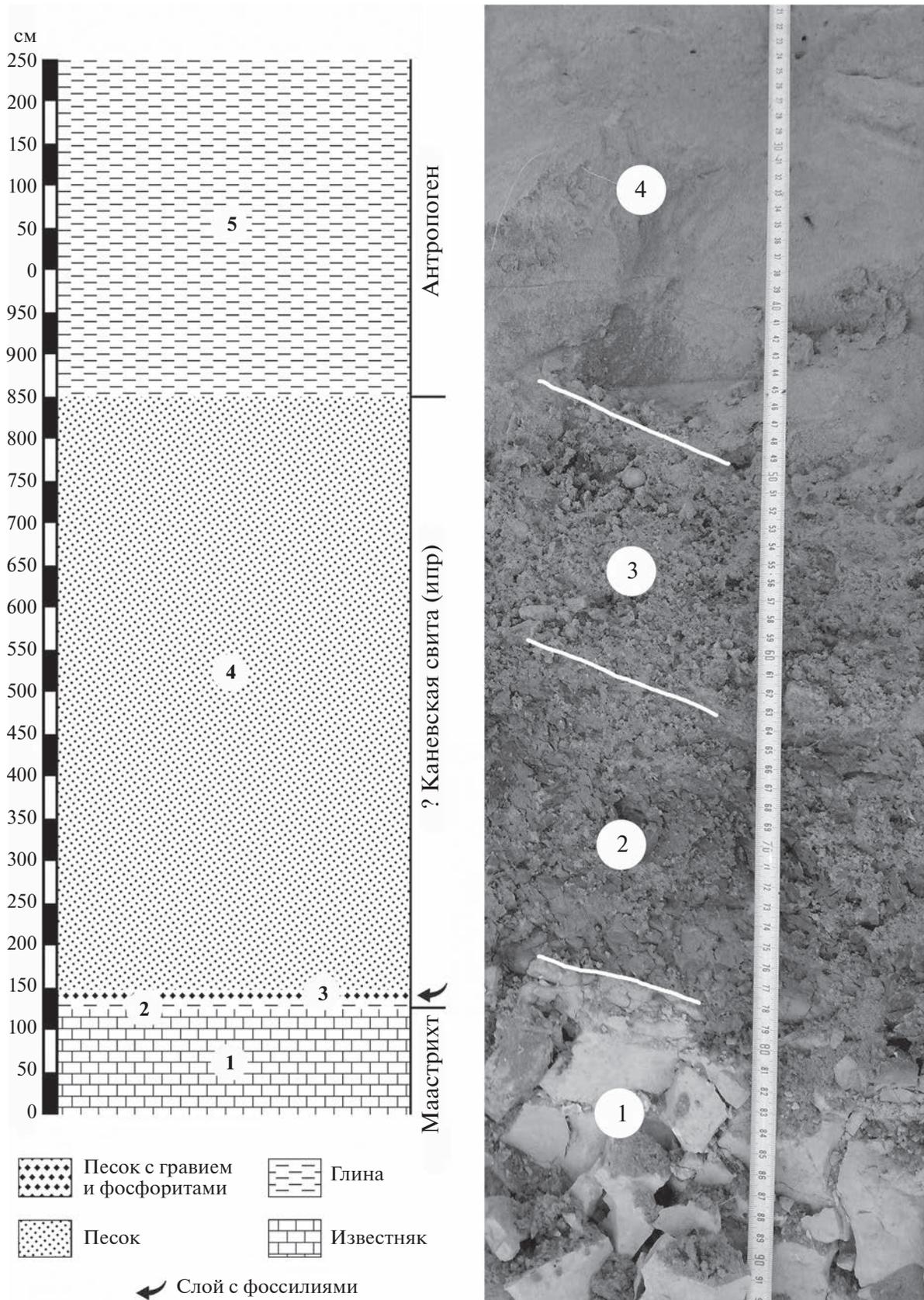


Рис. 2. Слева – геологический разрез местонахождения Кудиновка; справа – фотография слоя с фаунами и близко расположенных слоев. Описание разреза см. в тексте.

средне-позднеипрский возраст, а остатки позвоночных в конкрециях, в т.ч. остатки черепах, скорее всего, переотложены из более древних ипрских или палеоценовых отложений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Агломераты костей черепах из местонахождения Кудиновка представляют собой скопления близких по анатомическому положению и анатомически соразмерных костей в конкрециях, каждое из которых, по-видимому, принадлежит одной особи черепахи. Элементы скелета на поверхности конкреций видны в виде отпечатков, вскрытых полостей от раскрошившихся костей и участков поверхности или слома костей в различных сечениях. Большая часть костей экз. ZIN PH, №№ 1–2/283 скрыта в толще конкреции. Для этих экземпляров было выполнено СТ-сканирование с использованием медицинского томографа Toshiba Aquilon 64 с толщиной среза 0.5 мм. В результате получено 1464 изображений (слайдов) в DICOM формате для экз. ZIN PH, № 1/283 и 953 изображения для экз. ZIN PH, № 2/283. Измерения изображений на слайдах были выполнены с помощью RadiAnt DICOM Viewer 2020.2. Для получения максимально полных сведений об анатомии экз. ZIN PH №№ 1–2/283 фотографии их наружной поверхности совмещены с результатами СТ-сканирования (рис. 3; 4, а–д).

Материалы, описываемые и упоминаемые в настоящей статье, хранятся в следующих учреждениях: ЦНИГР музей – Центральный научно-исследовательский геологоразведочный музей им. Ф.Н. Чернышева, С.-Петербург, Россия; IRSNB – Королевский бельгийский ин-т естественных наук, Брюссель, Бельгия; MAE – Музей Эльбёфа, Эльбёф, Франция; NHM – Музей Морс, Ньюкебинг-Морс, Дания; NHMUK – Музей естественной истории, Лондон, Великобритания; ZIN PH – Зоологический ин-т РАН, палеогерпетологическая коллекция, С.-Петербург, Россия.

Для сравнения использовались данные по следующим таксонам Cheloniidae: *Argillochelys antiqua* (Konig, 1825) из ипрской формации “Лондонские глины” (London Clay, Англия; Owen, Bell, 1849; Lydekker, 1889), а также верхнего лютета – нижнего бартона киевской свиты местонахождения Вышгород (Украина; Zvonok, Danilov, 2017); *Cabindachelys landanensis* Myers et al., 2017 из датского яруса формации Ландана (Landana, Ангола; Myers et al., 2017); *Eochelone* spp.: *E. brabantica* Dollo, 1903 из нижнего лютета Брюссельской (Brussel) формации (Бельгия) и *E. voltregana* Lapparent de Broin et al., 2018 из приабона формации “мергели Вик-Манльеу” (Vic-Manlleu marls, Испания; Lapparent de Broin et al., 2018); *Eretmochelys imbricata* (Linnaeus, 1766) (Zangerl, 1953;

рис. 63с); *Erquelinnesia gosseleti* (Dollo, 1886) из танета нижней части Ланденской серии (Landen Group, Бельгия; Zangerl, 1971), а также его вероятные синонимы *Glossochelys planimentum* (Owen, 1842) и отчасти *Puppigerus crassicostatus* (Owen, 1849) из ипрских отложений местонахождения Харидж (Harwich, Англия; Owen, Bell, 1849); *Euclastes* spp.: *Euclastes acutirostris* Jalil et al., 2009 из палеоцена бассейна Уле Абдун (Oulad Abdoun Basin, Марокко; Jalil et al., 2009) и *E. wielandi* (Hay, 1908) из типовой маастрихт-датской формации Хорнерстаун (Hornerstown, США; Ullmann, Carr, 2021); “*Euclastes*” *douvillei* de Stefano, 1902 из ипра бассейна Гафса-Митлави (Gafsa-Metlaoui, Тунис; Bergounioux, 1952); *Osonachelus decorata* Lapparent de Broin et al., 2014 из приабона формации “мергели Вик-Манльеу” (Испания; Lapparent de Broin et al., 2014); *Puppigerus camperi* (Gray, 1831) из ипрской формации “Лондонские глины” (Англия), а также лютетской серии Браклшем (Bracklesham Group, Англия; Owen, Bell, 1849; Lydekker, 1889; Moody et al., 2015), нижнелютетской Брюссельской формации (Бельгия; Moody, 1974), ипра бассейна Уле Абдун (Марокко; Tong et al., 2012), ипрской формации Нейнджемой (Nanjetmoy Formation, США; Weems, 1999, 2014), нижнелютетского местонахождения Иково (Россия; Zvonok et al., 2013), пограничного лютет–бартонского местонахождения Джерой 2 (Узбекистан; Аверьянов, 2005); кроме того, для сравнения использовались фотографии и 3D модели *P. camperi* экз. IRSNB, №№ R 0072–0076, 0080 (Брюссельские Пески, Бельгия), загруженные с сайта IRSNB (virtualcollections.naturalsciences.be), и личные наблюдения по *P. nessovi* Averianov, 2005 из колл. ZIN PH, № 46 (местонахождение Джерой 2, Узбекистан) и ZIN PH, № 145 (местонахождение Иково, Россия); *Tasbacka* spp.: *T. aldabergeni* Nessov, 1987 из верхнего танета или нижнего ипра местонахождения Джилга 1 (Казахстан; Несов, 1987; личные наблюдения по типовым материалам из колл. ЦНИГР музея, № 12175); *T. danica* Karl et Madsen, 2012 из нижнего ипра местонахождения Эйерслев Моклэйпит формации Фур (Ejerslev Moclapyit locality of Fur Formation, Дания; Karl, Madsen, 2012); *T. ouledabdounensis* Tong et Hirayama, 2003 из дания бассейна Оулед Абдун (Марокко; Tong, Hirayama, 2002); *T. ruhoffi* (Weems, 1988) из танетского местонахождения Пискатауэй Крик формации Акия (Piscataway Creek locality of Aquia Formation, Мэриленд, США; Weems, 1988, 2014).

При описании элементов посткраниального скелета черепах названия морфологических структур панциря даются по И.Г. Данилову с соавт. (2017), а непанцирного посткрания – по В.Б. Суханову (1964). Таксономия черепах приводится по Данилову с соавт. (2017).

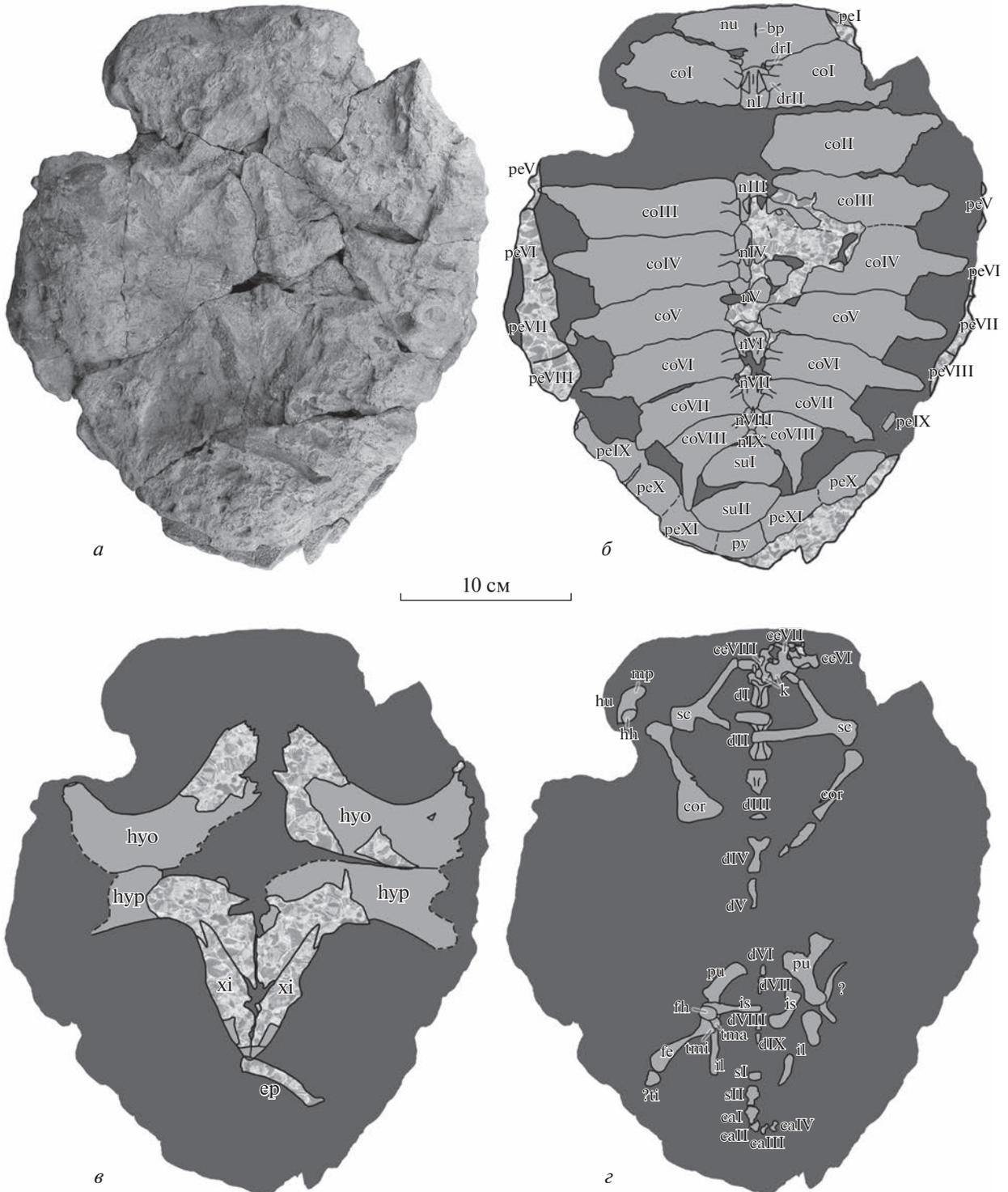


Рис. 3. *Tasbacka aldabergeni* Nesson, 1987, экз. ZIN PH, № 1/283, большая часть посткраниального скелета одной особи в фосфоритовой конкреции с вентральной стороны: *а* – общий вид конкреции; *б* – карапакс; *в* – пластрон; *г* – непанцирный посткраний [заливка на фиг. *б–г*: темно-серым цветом – горная порода; светло-серым цветом – кость внутри конкреции (видна на томограммах); узором – кость на поверхности конкреции]; Россия, Ростовская обл., местонахождение Кудиновка; палеоцен–ипр. Обозначения: *bp* – основание выступа для VII шейного позвонка; *caI–caIV* – I–IV хвостовые позвонки; *ceVI–ceVIII* – VI–VIII шейные позвонки; *coI–coVIII* – I–VIII костальные пластинки; *cor* – кораконд; *dI–dIX* – I–IX спинные позвонки; *ep* – эпипластрон; *fe* – бедренная кость; *fh* – головка бедренной кости; *hh* – головка плечевой кости; *hu* – плечевая кость; *hyo* – гиопластрон; *hyp* – гипопластрон; *il* – подвздошная кость; *is* – седалищная кость; *k* – вентральный киль шейного позвонка; *map* – медиальный отросток; *nI, nII–nIX* – I, III–IX невральные пластинки; *nu* – нухальная пластинка; *peI, peV–peXI* – I, V–XI периферальные пластинки; *pu* – лобковая кость; *sc* – лопатка; *tma* – большой трохантер; *tmi* – малый трохантер; *pu* – пигаляная пластинка; *drI, drII* – I, II спинные ребра; *sI, sII* – I, II крестцовые позвонки; *suI, suII* – I, II супрапигаляные пластинки; *?ti* – (?)большая берцовая кость; *xi* – ксифипластрон.

О Т Р Я Д TESTUDINES

СЕМЕЙСТВО CHELONIIDAE OPPEL, 1811

Род *Tasbacka* Nessov, 1987*Tasbacka aldabergeni* Nessov, 1987

Tasbacka aldabergeni: Несов, 1987, с. 82, рис. 1–3, табл. VII–VIII; Averianov, 2002, с. 142, рис. 5; Данилов и др., 2017, с. 163, рис. 37.

Г о л о т и п – ЦНИГР музей, № 1/12175, череп; Казахстан, Туркестанская обл., Приташкентские Чули, в 7 км к северу от ж/д ст. Джилга, местонахождение Джилга 1а; палеоген, верхний палеоцен или ?нижний эоцен, танет или ?ипр, белые кварцевые пески (Несов, 1987; геологический возраст см.: Данилов и др., 2017).

О п и с а н и е (рис. 3, 4). Описывается только новый материал. Экз. ZIN PH, № 1/283 (рис. 3) – большая часть посткраниального скелета одной особи в фосфоритовой конкреции. В конкреции длиной 29 см (рис. 3, а) сохранились следующие части посткrania: панцирь, кроме II невральная пластинки и правой II костальной пластинки, левых II–IV периферальных пластинок и правых I–IV периферальных пластинок, одного из эпипластронов и энтопластроны; часть позвоночного столба от VI шейного позвонка до IV хвостового позвонка, возможно, за исключением X спинного позвонка; пояса конечностей; правая плечевая кость, правая бедренная кость и, вероятно, правая большая берцовая кость. На поверхности конкреции полностью или частично видны все сохранившиеся краевые элементы карапакса, участок в центральной части карапакса, большая часть пластроны; остальные элементы полностью или почти полностью находятся в толще конкреции и видны на томограммах. Часть костей смещены относительно нормального положения, в т.ч. сохранившаяся часть скелета до окончательной седиментации была подвергнута компрессии с дорсальной стороны с центром в области отсутствующей правой II костальной пластинки 2. Длина карапакса (рис. 3, б) была примерно на 1 см больше длины конкреции, т.е. около 30 см.

Нухальная пластинка сохранилась почти полностью, кроме ее передней кромки. Ширина пластинки превышала ее длину не менее чем в три раза. Постеромедиальная часть кости слегка вытянута назад до шва с I невральная пластинкой. Постнухальные фонтанели отсутствуют, в отличие от *Erquelinnesia gosseleti*. На вентральной поверхности сохранилось основание выступа для контакта с VIII шейным позвонком.

Невральные пластинки представлены I и III–IX элементами, из которых III–VI в разной степени повреждены разломами в конкреции. Все невральные пластинки вытянуты в передне-заднем направлении. I невральная пластинка имеет форму овала. II невральная пластинка отсутствует, но по форме примыкающих пластинок ясно,

что она была шестиугольной с короткими переднебоковыми сторонами и вогнутым передним краем, как и последующие III–VIII невральные пластинки. IX невральная пластинка мелкая, овальной формы. Все невральные пластинки с плоской наружной поверхностью, без дорсального кия, в отличие от *Argillochelys antiqua*, *Cabin-dachelys landanensis* и *Tasbacka ruhoffi*.

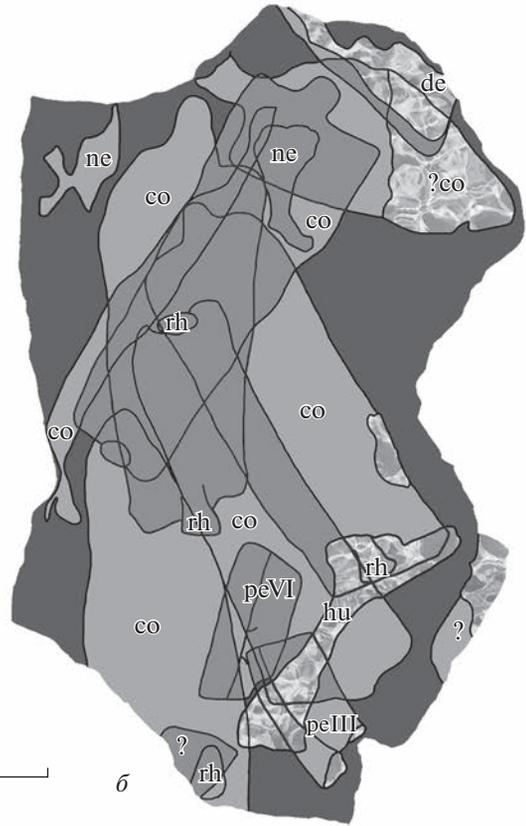
Супрапигальных пластинок две, в отличие от *Eochelone brabantica*, *E. voltregana* и *Osonachelus decorata* с тремя супрапигальными пластинками. I супрапигальная пластинка при виде сверху имеет форму, близкую к трапециевидной; ее задний край немного вогнут. II супрапигальная пластинка немного шире, чем I, линзовидной формы. Она контактировала с пигальной пластинкой и задней частью XI периферальных пластинок, что из раннепалеогеновых хелониид характерно только для *Puppigerus camperi* и *Tasbacka aldabergeni* (Moody, 1974, рис. 15; Несов, 1987, рис. 2а).

Пигальная пластинка сохранилась почти полностью, кроме задней кромки. Пигальная пластинка длинная в передне-заднем направлении. О наличии или отсутствии вырезки заднего края неизвестно из-за его повреждения. Пигальная пластинка по всей ширине контактировала со II супрапигальной пластинкой.

Костальные пластинки представлены всеми левыми и I, III–VIII правыми элементами; латеральные части обеих I костальных пластинок повреждены; медиальные части левых III–VI костальных пластинок и правой V костальной пластинки повреждены разломами в конкреции. Все костальные пластинки имеют свободные ребра и, соответственно, принимают участие в формировании костопериферальных фонтанелей. Головка I спинного ребра мелкая, имеет большой отступ от головки II ребра, как у *Eretmochelys imbricata* (Zangerl, 1953, рис. 63с). Свободное ребро VIII костальной пластинки направлено назад, где оно контактирует с XI периферальной пластинкой.

Периферальные пластинки представлены антеромедиальной частью левой I периферальной пластинки и медиальными частями V–XI периферальных пластинок обеих сторон. V периферальная пластинка самая высокая (толстая) дорсовентрально в сохранившейся части ряда; VI–VIII периферальные пластинки последовательно уплощаются в заднем направлении; IX–XI периферальные пластинки дорсовентрально тонкие, примерно в одинаковой степени. Углубления для свободных ребер находятся в задней части V–IX периферальных пластинок и в передней части XI периферальной пластинки; X периферальная пластинка со свободным ребром не контактировала.

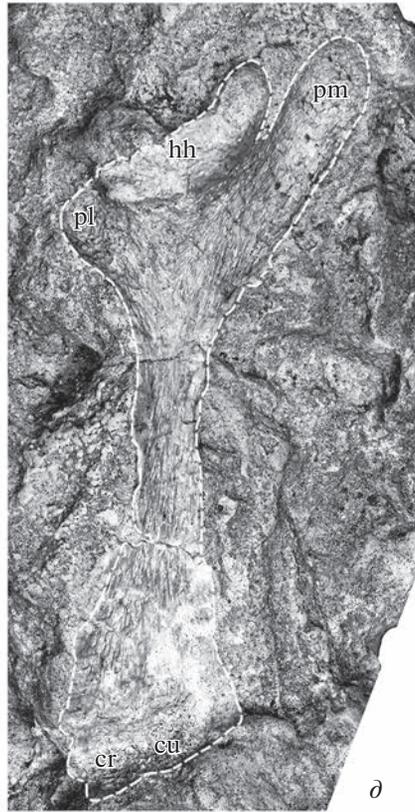
Большая часть пластроны (гио-, гипо- и ксифипластроны) сохранилась в прижизненном по-



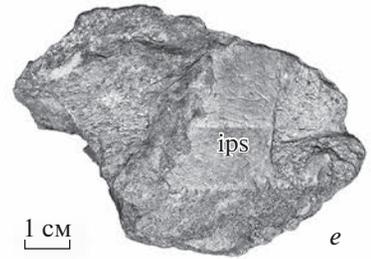
5 см



1 см



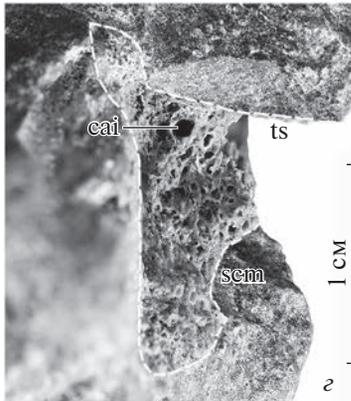
1 см



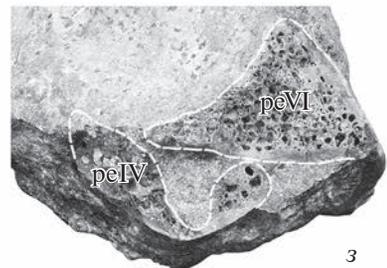
1 см



1 см



1 см



1 см

ложении (рис. 3, *в*); один из эпипластронов (вероятно, левый) сохранился в виде отпечатка на поверхности конкреции в области заднего края ксифипластронов.

Эпипластрон узкий в передней части, его задняя часть отломана. Поверхность для контакта со вторым эпипластроном короткая, как у *Tasbacka aldabergeni* (Несов, 1987, табл. VIII, фиг. 21, 22) и в отличие от *Puppigerus camperi*, у которого эпипластрон более широкий в передней части, а контакт со вторым эпипластроном более протяженный (Moody, 1974, табл. I).

Медиальные и латеральные части гио- и гипопластронов плохо различимы на томограммах. Центральная и латеральные фонтанели, если присутствовали, были маленькими. Медиальный контакт между гио-гипопластроном был, по крайней мере, редуцированным, судя по наличию зубцов медиального края гипопластронов. Часть гипопластроном медиальнее контакта с ксифипластроном примерно такой же длины, как остальная (передняя) часть гипопластроном. Расстояние между аксилярной и ингвинальной вырезками — около 56 мм; ширина гипопластронов — около 90 мм; пластральный индекс А (Zangerl, 1953) — около 62, что меньше, чем у *Puppigerus camperi* (70–88.5; Moody, 1974), но больше, чем у *Tasbacka aldabergeni* (48–53; Несов, 1987).

Ксифипластроны сохранились в виде отпечатков и небольших фрагментов кости. Они узкие, их медиальные края были параллельны средней линии и расположены близко друг к другу, как у *Argillochelys antiqua*, *Erquelinnesia gosseleti*, *Eucastes wielandi* и *Tasbacka aldabergeni*. Ксифипластроны имеют вытянутый антеролатеральный отросток, контактирующий с постеролатеральным краем гипопластроном. Длина ксифипластроном (максимальная) — 76 мм, ширина (максимальная) — 23 мм. Отношение ширины ксифипластроном к его длине — 0.3, что соответствует таковому у *Tasbacka aldabergeni* (около 0.3) и значительно ниже, чем у *Puppigerus camperi* (0.44–0.47).

Из костей осевого скелета сохранились VI–VIII шейные позвонки, I–IX спинные позвонки, I и II крестцовые позвонки, I–IV хвостовые позвонки (рис. 3, *г*).

Шейные позвонки сохранились в прижизненном сочленении, их ряд повернут передней частью влево и немного вентрально; антеровентральная часть VI шейного позвонка обнажается на поверхности конкреции. Передняя сочленовная поверхность тела VI шейного позвонка округлой формы, вогнутая; задняя сочленовная поверхность шире, слегка выпуклая; постзигапофизы вытянуты назад, заостренные. Передняя сочленовная поверхность тела VII шейного позвонка слабовогнутая, а задняя — слегка выпуклая, вероятно, двойная; постзигапофизы вытянуты назад, заостренные. Тело VIII шейного позвонка короткое, передняя сочленовная поверхность слегка вогнутая, задняя — выпуклая; постеродорсальная часть невральная дуги с постзигапофизами, сильно вытянутыми назад, образующими площадку для контакта с выступом нухальной пластинки. Ширина сочленовных поверхностей тел шейных позвонков VII и VIII значительно превышает их высоту. Сохранившиеся шейные позвонки имеют широко расставленные презигапофизы и высокий вентральный киль.

Из сохранившихся спинных позвонков III–VII повреждены разломами в конкреции, VIII и IX — плохо различимы на томограммах; X — неразличим. Передняя сочленовная поверхность тела I спинного позвонка шире задней, ориентирована антеровентрально. Головка I спинного ребра сочленяется с фасеткой, расположенной с небольшим отступом от переднего края I спинного позвонка. Самый длинный спинной позвонок — III, от него в переднем и заднем направлении спинные позвонки уменьшаются в длину.

Из двух крестцовых позвонков I поврежден разломом в конкреции (его крестцовые ребра не различимы), а II меньше и сочленяется с широкими крестцовыми ребрами.

Хвостовые позвонки (I–IV) сохранились в прижизненном положении, их ряд повернут задней частью влево. На I хвостовом позвонке различимы близко посаженные вытянутые назад постзигапофизы, а на I и II — крупные поперечные отростки.

В разной степени сохранились все элементы переднего и заднего поясов конечностей (рис. 3, *д*):

Рис. 4. *Tasbacka aldabergeni* Nessov, 1987: *а–д* — экз. ZIN PH, № 2/283: *а* — общий вид конкреции; *б* — все кости внутри и на поверхности конкреции; *в* — сохранившаяся часть симфиза зубных костей, вид снизу; *г* — левая часть зубной кости в сечении, вид сзади; *д* — правая плечевая кость, вид снизу; *е–з* — экз. ZIN PH, № 3/283: *е* — средняя часть костальной пластинки, вид сверху; *ж* — дистальная часть костальной пластинки, вид сверху; *з* — периферальные пластинки в сечении [заливка на фиг. *б*: темно-серым цветом — горная порода, светло-серым цветом — кость внутри конкреции (видна на томограммах), узором — кость на поверхности конкреции]; Россия, Ростовская обл., местонахождение Кудиновка; палеоцен—ипр. Обозначения: *cai* — *canalis alveolaris inferior*; *hh* — головка плечевой кости; *cg* — радиальный мышелок; *co* — костальная пластинка; *cu* — ульнарный мышелок; *de* — симфиз зубных костей; *fr* — свободное ребро; *hu* — плечевая кость; *ips* — интерплевральная борозда; *ne* — невральная пластинка; *peIII*, *peIV*, *peVI* — III и, вероятно, IV и VI периферальные пластинки; *pl* — латеральный отросток; *pm* — медиальный отросток; *gh* — головка ребра; *scm* — *sulcus cartilaginis meckelii*; *ts* — альвеолярная поверхность.

лопатки, коракоиды, лобковые, седалищные и подвздошные кости.

У правой лопатки отломаны и немного смещены медиальные части акромиона и лопаточного отростка, у левой лопатки — только лопаточного отростка. Лопаточный отросток и акромион тонкие. Лопаточный угол составляет 100° , что соответствует *Tasbacka aldabergeni*, у которого он варьирует от 95° до 110° (наши данные), равно как и *Purpigerus samperi*, у которого он составляет 100° – 110° (Bardet et al., 2013).

Левый коракоид поврежден разломом в конкреции, его тело в значительной части длины узкое, постепенно расширяется дистально, как у *Purpigerus samperi* и *Tasbacka aldabergeni* (Moody, 1974, табл. V, фиг. E; Несов, 1987, табл. VIII, фиг. 36, 37).

Контур передней части обеих лобковых костей на томограммах виден нечетко; левая кость, вероятно, перевернута на 180° вокруг своей оси. Лобковая кость медиолатерально непосредственно спереди от ацетабулярной части узкая, затем становится широкой и дорсовентрально уплощенной в передней части.

Левая седалищная кость смещена латеральной частью вперед. На правой седалищной кости сохранился длинный задний отросток, как у *Purpigerus samperi* и *Tasbacka aldabergeni* (Moody, 1974, рис. 12C; Несов, 1987, табл. VIII, фиг. 28).

У левой подвздошной кости дорсальная пластина отломана и слегка смещена медиально. Дорсальная пластина подвздошной кости длинная, отграничена от передней части кости перегибом.

Из костей конечностей сохранились проксимальная часть правой плечевой кости, правая бедренная кость и проксимальная часть правой большой берцовой кости (рис. 3, з). Проксимальная часть правой плечевой кости сохранилась в виде полости, кость перевернута на 180° вокруг своей оси относительно нормального положения. Головка плечевой кости широкая дорсовентрально. Медиальный отросток вытянутый, как у экз. ZIN PH, № 2/283.

Правая бедренная кость имеет узкий и слабо-изогнутый диафиз. Гребень между трохантерами развит слабо. Присутствует ли вырезка на гребне большого трохантера, не ясно. Мышечки дистального эпифиза сильновыпуклые. Сравнение бедренной кости с таковой *Purpigerus samperi* затруднено, т.к. на ее изображении у этого вида (Moody, 1974, табл. 5, фиг. H) плохо различимы структуры проксимальной части кости. На бедренной кости *Tasbacka aldabergeni* из типовой коллекции видно, что гребень между трохантерами развит слабо (Несов, 1987, табл. VII, фиг. 23б; наши данные).

Проксимальная часть правой большой берцовой кости в виде округлого элемента различима на томограмме у дистальной части правой бедренной кости.

Экз. ZIN PH, № 2/283 (рис. 4, а–д) представлен агломератом костей в фосфоритовой конкреции (длиной 19 см), включающем в себя хаотично расположенные симфиз зубной кости, две невральные, шесть костальных и две периферальные пластинки, а также плечевую кость. Из них на поверхности конкреции видны часть симфиза зубных костей и плечевая кость, остальные элементы полностью или почти полностью находятся в толще конкреции и видны на томограммах.

Симфиз зубных костей представлен фрагментом, включающим в себя переднюю и левую дорсолатеральную части (рис. 4, в, з). Симфиз треугольный, узкий и вытянут в длину, с заостренным, ориентированным вперед передним окончанием, что характерно для *Purpigerus spp.* и *Tasbacka spp.* Лабиальные гребни не развиты, хотя в задней части зубной кости имеется переходящее в венечный отросток поднятие, как у *Purpigerus spp.* и *Tasbacka spp.* (наши данные). Симфизный гребень отсутствует. Левый *canalis alveolaris inferior* виден близко к дорсальной поверхности на сломе кости сзади. На слайдах видно, что он проходит от этого слома почти до переднего окончания зубной кости. Также виден глубокий *sulcus cartilaginis meckelii*, что указывает на то, что левая часть кости сломана немного спереди от заднего края симфиза.

Две невральные пластинки неопределенного положения (рис. 4, б) имеют поврежденные края и плоскую наружную поверхность. Из шести костальных пластинок у трех сохранилось короткое свободное ребро (рис. 4, б). Одна из костальных пластинок выпуклая спереди, вероятно, правая I. Две правые периферальные пластинки — III и VI или VII (рис. 4, б). Правая III периферальная пластинка закруглена с латеральной стороны, наращивает высоту спереди назад. Правая VI или VII периферальная пластинка заострена с латеральной стороны, умеренно уплощена дорсовентрально. Обе пластинки имеют медиолатерально широкие дорсальные части.

Правая плечевая кость (рис. 4, д) экспонирована на поверхности конкреции со своей вентральной стороны. Латеральный отросток расположен близко к головке, округленный. Медиальный отросток вытянут. Мышечки дистального эпифиза (радиальный и ульнарный) выпуклые. Эти элементы плечевой кости не отличаются от *Purpigerus samperi* и *Tasbacka aldabergeni* (личные наблюдения колл. ЦНИГР; фотографии IRSNB). Диафиз выглядит более узким, чем у *P. samperi* и *T. aldabergeni*, но это, по-видимому, связано с тем, что он сохранился не по всей ширине. Длина

Таблица 1. Сравнение отдельных промеров у *Tasbacka aldebergeni* (экз. ZIN PH, №№ 1/283, 2/283 и 3/283). Обозначения: d — правый элемент; s — левый элемент

Промеры (в мм)	экз. ZIN PH, № 1/283	экз. ZIN PH, № 2/283	экз. ZIN PH, № 3/283
Медиолатеральная ширина костальных пластинок	105 (III, d)	109 (II–VI, s или d)	—
Длина латерального края тех же пластинок	33	32	32 (II или IV, s или d)
Длина свободного ребра тех же пластинок	26 (25%)	17 (15%)	—
Медиальная длина периферальных пластинок	35 (VII, s)	35 (VI или VII, d)	—

кости, с учетом отломанной части головки, составляла около 7 см. Это близко к значению для *P. samperi* (экз. IRSNB, № R 15; 74 мм; Moody, 1974) и среднему значению для *T. aldebergeni* (76 мм; Несов, 1987).

Экз. ZIN PH, № 3/283 (рис. 4, e–з) представлен агломератом из одной костальной и двух периферальных пластинок карапакса, видимых на поверхности фосфоритовой конкреции. II или IV костальная пластинка (рис. 4, e, ж) шириной 32 мм; медиальный и латеральный края отломаны; на дорсальной поверхности видна интерплевральная борозда; свободное ребро длинное. Две мостовые периферальные пластинки представлены передними или задними частями (рис. 4, з). Одна из них, вероятно, IV или V, высокая дорсовентрально, с закругленным латеральным краем. Вторая, видимо, VI, субтреугольная в сечении, с острым латеральным краем. Наружная поверхность костальной и периферальных пластинок гладкая, со слабовыраженными короткими желобками, разбросанными по поверхности.

В материалах (экземпляры в колл. ZIN PH, № 283) также имеются агломерат костей в фосфоритовой конкреции (экз. ZIN PH, № 4/283) и 12 отдельных костей и их фрагментов. В составе агломерата содержатся не менее двух костальных пластинок. Из других костей, которые удалось определить, три также являются костальными пластинками. Сохранность этих материалов не позволяет определить их точнее, чем *Testudines indet.*, и поэтому их отнесение к *T. aldebergeni* следует считать условным.

Размеры. См. табл. 1.

Распространение. Танет или ?ипр Южного Казахстана; палеоцен–ипр южной части Европейской России.

Материал. Ранее описанный: см. Несов (1987); Averianov (2002); Данилов и др. (2017). Новый: экз. ZIN PH, № 1/283, бóльшая часть посткрания одной особи в фосфоритовой конкреции; экз. ZIN PH, №№ 2–4/283, три агломерата ко-

стей в фосфоритовых конкрециях; другие экземпляры в колл. ZIN PH, № 283: три плохо сохранившиеся костальные пластинки и семь неопределенных плоских костей в фосфоритовых конкрециях, а также два фрагмента неопределенных плоских костей, найденных в продуктивном слое вне конкреций. Местонахождение Кудиновка, Миллеровский р-н, Ростовская обл., Россия; ипрский ярус, возможно, переотложены из палеоцена.

ОБСУЖДЕНИЕ

Определение черепах из Кудиновки. Экз. ZIN PH, №№ 1–3/283 отнесены к *Chelonioidea* на следующем основании: (1) у экз. ZIN PH, № 1/283 шовный контакт между костальными и периферальными пластинками отсутствует (по крайней мере, у части косто-периферальной серии), контакт между гио-гипопластрономы редуцирован, ксифипластроны имеют вытянутый антеролатеральный отросток, контактирующий с постеролатеральным краем гипопластроны; (2) у экз. ZIN PH, № 2/283 плечевая кость с латеральным отростком, расположенным дистально по отношению к головке плечевой кости, но у проксимального окончания диафиза; (3) у экз. ZIN PH, № 3/283 шовный контакт между костальными и периферальными пластинками отсутствует, по крайней мере у части косто-периферальной серии (судя по длинному свободному ребру) (Evers et al., 2019).

Кайнозойские *Chelonioidea* представлены только *Dermochelyidae* и *Cheloniidae*. У плечевой кости экз. ZIN PH, № 2/283 отсутствуют синапомрфии *Dermochelyidae*: латеральный отросток плечевой кости, расположенный в средней части диафиза; выраженный передний выступ латерального отростка плечевой кости (Evers et al., 2019). Поэтому мы отнесли этот и другие материалы из местонахождения Кудиновка к *Cheloniidae*.

Экз. ZIN PH, № 1/283 имеет сочетание признаков, характерное среди раннепалеогеновых

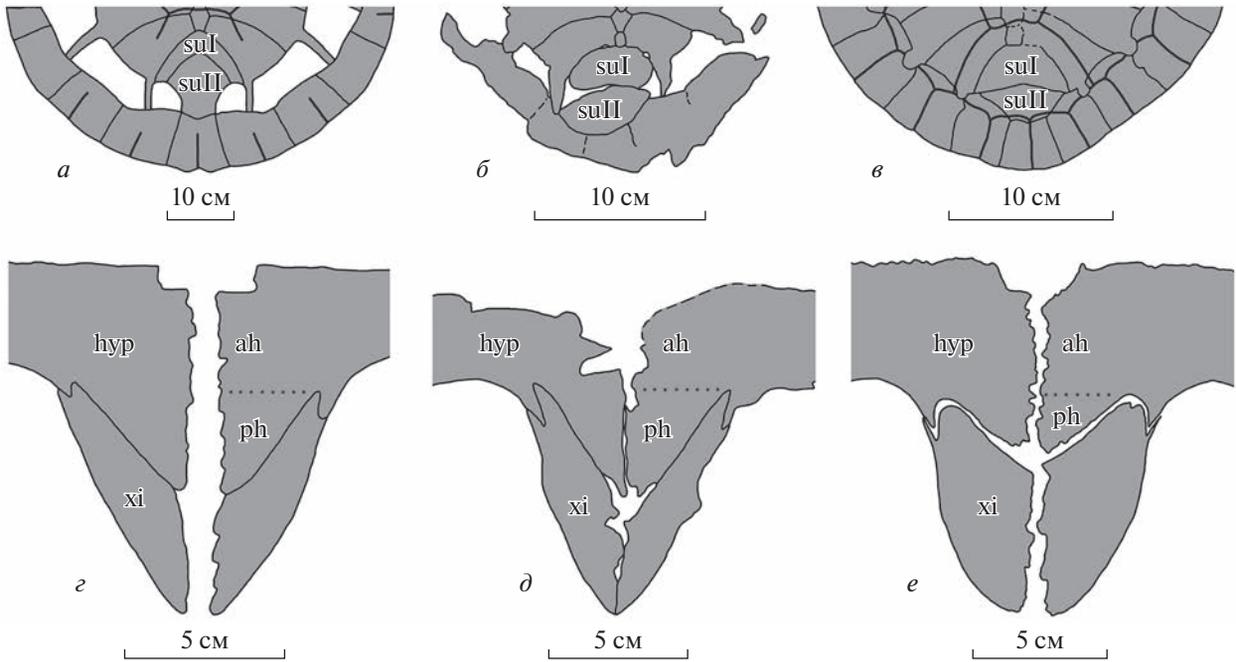


Рис. 5. Сравнение элементов панциря у раннепалеогеновых хелониид: *a–e* – задние части карапакса: *a* – *Erquelinnesia gosseleti*, экз. IRSNB, № 1563 (по: Zangerl, 1971, рис. 11); *б, в* – *Tasbacka aldabergeni*: *б* – экз. ZIN PH, № 1/283; *в* – экз. ЦНИГР, № 34/12175 (по: Несов, 1987, рис. 2а); *z–e* – задние части пластрона: *z, д* – *Tasbacka aldabergeni*: *z* – реконструкция по экз. ЦНИГР, №№ 19/12175 и 24/12175 (по: Несов, 1987, рис. 3, табл. VIII: фиг. 19, 24); *д* – ZIN PH, № 1/283; *е* – *Puppigerus camperi*, экз. IRSNB, № R 0073 (по: Evers et al., 2018, рис. S1.26B). Обозначения: ah – передняя часть гипопластрона, ph – задняя часть гипопластрона медиальнее контакта с ксифипластроном, остальные как на рис. 3.

хелониид только для черепах рода *Tasbacka*: (1) II супрапигальная пластинка значительно шире пигальной пластинки (рис. 5, б); (2) ксифипластроны узкие и длинные, не образуют ксифипластральную фонтанель (рис. 5, д); (3) длина задней части гипопластрона медиальнее контакта с ксифипластроном примерно равна длине передней части гипопластрона (рис. 5, д). Первый из этих признаков не указан в диагнозе *Tasbacka* (Несов, 1987; Данилов и др., 2017), однако очень широкая II супрапигальная пластинка известна только у раннепалеогеновых хелониид с высокой степенью оксификации карапакса (*Tasbacka* и *Puppigerus*; рис. 5, а, в). Узкие и длинные ксифипластроны указаны в диагнозе рода *Tasbacka* (рис. 5, z; Несов, 1987). Похожие ксифипластроны наблюдаются у *Argillochelys antiqua* (sensu Lapparent de Broin et al., 2018), *Erquelinnesia gosseleti* и *Euclastes wielandi*. У *Puppigerus camperi* ксифипластроны более широкие (рис. 5, е), а у *Eocheilone* они образуют ксифипластральную фонтанель. Последний признак (удлиненная задняя часть гипопластрона медиальнее контакта с ксифипластроном, примерно равная по длине с передней частью гипопластрона) также не указан в диагнозе *Tasbacka* (Несов, 1987; Данилов и др., 2017). Помимо *Tasbacka* (рис. 5, z), вытянутая постеромедиальная часть гипопластрона наблюдается у *Argillochelys antiqua* (sensu Lapparent de

Broin et al., 2018), *Erquelinnesia gosseleti* и *Euclastes wielandi*. У *Eocheilone brabantica* и *Puppigerus camperi* (рис. 5, е) часть гипопластрона медиальнее контакта с ксифипластроном значительно короче и составляет около трети длины гипопластрона.

У экз. ZIN PH, № 2/283 симфиз зубных костей треугольный, вытянутый, заострен спереди. Этот морфотип известен у *Puppigerus* spp. и *Tasbacka* spp. У *Euclastes acutirostris*, судя по форме верхней челюсти, морфология зубных костей могла быть такой же. У *Erquelinnesia* (вероятный синоним *Glossochelys* и, отчасти, *Puppigerus crassicostatus*) и “*Euclastes*” *douvillei* похожие зубные кости, но у *Erquelinnesia* симфизная часть шире, а у “*Euclastes*” *douvillei* – короче. Присутствие в местонахождении Кудиновка представителя рода *Tasbacka* (экз. ZIN PH, № 1/283) делает слишком маловероятным одновременное присутствие сходных по морфологии и, видимо, занимавших ту же экологическую нишу *Euclastes acutirostris* или *Puppigerus* spp. Поэтому экз. ZIN PH, № 2/283 также отнесен к *Tasbacka*.

Морфология *Tasbacka* из Кудиновки отличается от таковой *T. ouledabdounensis* и *T. ruhoffi*. У экз. ZIN PH, № 1/283 все невральные пластинки плоские, что исключает принадлежность к *T. ruhoffi*, у которого невральные пластинки имеют киль. Экз. ZIN PH, № 2/283 имеет плоскую

альвеолярную поверхность симфиза зубных костей, что исключает принадлежность к *T. ouledabounensis* с хорошо выраженным симфизным гребнем. С другой стороны, по указанным признакам *Tasbacka* из Кудиновки соответствует по морфологии *T. aldabergeni* и, таким образом, по видимому, относится к этому виду. Сравнение с *T. danica* не проводилось, т.к. этот вид нуждается в переописании (см. ниже) и не содержит общих с материалом из Кудиновки, специфических на уровне вида, анатомических элементов. Сравнение с *T. salisburgensis* не проводилось, т.к. отнесение данного вида к роду *Tasbacka* (Karl, Madsen, 2012) недостаточно обосновано из-за отсутствия диагностических черт этого рода. Вместе с тем, имеются также некоторые отличия экз. ZIN PH, № 1/283 от *T. aldabergeni*. (1) У экз. ZIN PH, № 1/283 I супрапигальная пластинка уже II, тогда как у *Tasbacka aldabergeni* I супрапигальная пластинка, наоборот, шире II. Однако, во-первых, усеченные латеральные части I супрапигальной пластинки экз. ZIN PH, № 1/283 указывают на ее незавершенную оссификацию, при завершении которой I супрапигальная пластинка должна быть примерно равна по ширине II. Во-вторых, мы допускаем, что у *Tasbacka* может быть некоторое варьирование взаимных пропорций супрапигальных пластинок, как, например, у *Chelonia mydas* и *Toxochelys moorevillensis* (Zangerl, 1953, рис. 75, табл. 23; 1958, рис. 22). Поэтому для разграничения *Puppigerus* и *Tasbacka* относительная ширина супрапигальных пластинок в настоящей работе не применяется. (2) Более длинные, чем у *T. aldabergeni*, свободные ребра экз. ZIN PH, № 1/283, очевидно, связаны с более молодым индивидуальным возрастом черепахи, т.к. у экз. ZIN PH, № 2/283 свободные ребра более короткие. (3) Пластральный индекс морских черепах (отношение расстояния между аксилярной и ингвинальной вырезками к половине ширины пластрона; Zangerl, 1953) подвержен возрастной изменчивости — у взрослых особей он ниже (Zangerl, 1971, с. 20–21). Поэтому пластральный индекс экз. ZIN PH, № 1/283 (62), слишком высокий для классических *T. aldabergeni* (48–53), может объясняться его онтогенетической незрелостью. В то же время, значение пластрального индекса у экз. ZIN PH, № 1/283 ниже, чем у *Puppigerus camperi* (70–88.5), что свидетельствует о невозможности принадлежности экз. ZIN PH, № 1/283 к этому виду.

Экз. ZIN PH, №№ 1/283, 2/283 и 3/283 принадлежали особям почти одинакового размера, но у экз. ZIN PH, № 1/283 и 3/283 длиннее свободные ребра, что указывает на незавершенный индивидуальный рост (табл. 1). Рост панциря *T. aldabergeni* из Кудиновки останавливался примерно при длине 30–35 см, что соответствует раз-

меру зрелых особей *T. aldabergeni* из типового местонахождения (30–39 см).

Остальные материалы черепах из Кудиновки вполне могут относиться к *T. aldabergeni*, но слишком фрагментарны для точного определения.

Проблема раннеипрских хелониид с мозаикой черт *Puppigerus* и *Tasbacka*. Один из видов *Tasbacka* — *T. danica* — описан по ювенильной особи из раннеипрских отложений формации Фур (местонахождение Эйерслев, Дания; верхи NP 10; Karl, Madsen, 2012). Череп крупной особи (экз. МНМ, № K1), отнесенной к этому виду, обладает почти прямым нижним краем верхнечелюстных костей при виде сбоку (Karl, Madsen, 2012). Черепа хелониид с такой же морфологией верхнечелюстных костей описаны из ипра (вероятно, нижнего ипра) бассейна Уле Абдун (Марокко; экз. МАЕ, № 2005.1.1; как *Puppigerus camperi*; Tong et al., 2012) и нижнего ипра формации “Лондонские глины” (местонахождение Уолтон-на-Назе, Англия; верхи NP 10 (?) — низы NP 11; экз. NHMUK, № R14375; как ?*Puppigerus camperi*; Moody et al., 2015). Все эти материалы, вероятно, немного древнее древнейших *P. camperi* из верхов формации “Лондонские глины” (местонахождение о. Шеппи, Англия; NP 12; Owen, Bell, 1849).

Почти прямой нижний край верхнечелюстных костей, характерный для указанных раннеипрских экземпляров (экз. МНМ, № K1; экз. МАЕ, № 2005.1.1; экз. NHMUK, № R14375), является одним из признаков отличий *Tasbacka* от *Puppigerus*, указанных в диагнозе первого рода (Нессов, 1987). В то же время, передний край хоан у этих экземпляров находится спереди от *fossa temporalis inferior*, как у *Puppigerus*, тогда как у *Tasbacka* передний край хоан находится позади переднего края *fossa temporalis inferior* (см. исправленный краниальный диагноз *Tasbacka*; Tong, Hirayama, 2002). Мы согласны с тем, что эти экземпляры относятся к самостоятельному виду (по Karl, Madsen, 2012) с мозаикой черт обоих родов, хотя этот вид требует переописания. К сожалению, у взрослых особей данного вида не описан пластрон, по которому его можно было бы сравнить с *Tasbacka*, в т. ч. из Кудиновки.

Таким образом, новые материалы по *Tasbacka aldabergeni* из местонахождения Кудиновка (Ростовская обл., Россия) расширяют представления о географическом распространении этого вида, известного ранее только из танета—ипра местонахождения Джилга 1 Южного Казахстана, и рода в целом, известного ранее, помимо танета—ипра Казахстана, также из палеоцена местонахождения Марокко, США и, возможно, ипра Дании (рис. 6). Материал по *T. aldabergeni* из Кудиновки несколько отличается от типового материала по этому виду, но эти отличия вполне укладываются в рамки внутривидовой изменчивости. Экз. ZIN



Рис. 6. Местонахождения черепов рода *Tasbacka* на палеогеографической картосхеме мира рубежа танетского и ипрского веков палеогена (по: Carmichael et al., 2017, рис. 1). Обозначения: 1 – Джилга 1, Туркестанская обл., Казахстан, танетский или ипрский ярус (*T. aldabergeni*); 2 – Кудиновка, Ростовская обл., Россия, палеоценовый отдел или ипрский ярус (*T. aldabergeni*); 3 – Эйерслев Моклэйпит, формация Фур, Дания, ипрский ярус (*T. danica*); 4 – бассейн Уле Абдун, Марокко, датский ярус (*T. ouledabdounensis*); 5 – Пискатауэй Крик, формация Акия, Мэрилэнд, США, танетский ярус (*T. ruhoffi*).

РН, № 1/283 из Кудиновки представляет собой наиболее полный посткраний одной особи рода *Tasbacka*, который в дальнейшем может использоваться для сравнения. Материалы по *T. aldabergeni* из типового местонахождения Джилга 1a в сумме анатомически более полные, но представлены меньшими частями скелета или отдельными костями и принадлежат разным особям (Несов, 1987). Некоторые элементы позвоночника (VI шейный, спинные и крестцовые позвонки) *T. aldabergeni* описаны впервые по материалу из местонахождения Кудиновка. Сам род *Tasbacka* требует ревизии, в т.ч. с дополнительным исследованием *T. danica* из нижнего ипра Дании и похожих материалов из нижнего ипра Англии и, предположительно, нижнего ипра Марокко (Karl, Madsen, 2012; Tong et al., 2012; Moody et al., 2015).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянов А.О. Новая морская черепаха (Testudines, Cheloniidae) из среднего эоцена Узбекистана // Палеонтол. журн. 2005. № 6. Р. 73–80.
- Беницкий К.С., Звонок Е.А. Местонахождения палеогеновых рептилий Миллеровского района (Ростовская область Российской Федерации) // География – от теории к практике: матер. III Междунар. науч.-практ. конф., приуроченной к 100-летию основания Луганского гос. пед. ун-та. Луганск: Книта, 2020. С. 98–104.
- Геологическая карта СССР. Серия Донбасская. Лист М-37-XXIX. Объяснительная записка / Ред. А.М. Розентулер. М.: Гос. науч.-тех. изд-во лит-ры по геол. и охране недр СССР, 1963. 64 с.
- Данилов И.Г., Сыромятникова Е.В., Суханов В.Б. Подкласс Testudinata // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 4 / Ред. А.В. Лопатин, Н.В. Зеленков. М.: ГЕОС, 2017. С. 27–395.
- Железко В.И., Козлов В.А. Эласмобранхии и биостратиграфия палеогена Зауралья и Средней Азии // Материалы по стратиграфии и палеонтологии Урала. Вып. 3. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. 324 с.
- Звонок Е.А., Данилов И.Г. Палеогеновые черепахи Крыма // Палеонтол. журн. 2019. № 1. С. 61–72.
- Звонок Е.А., Данилов И.Г. Среднеэоценовые сухопутные черепахи (Testudinidae) местонахождения Иково (Луганская область, Украина) // Биогеография и эволюционные процессы. Матер. LXVI сессии Палеонтол. об-ва. СПб., 2020. С. 241–243.
- Звонок Е.А., Данилов И.Г., Сыромятникова Е.В., Удовиченко Н.И. Остатки морских черепах из местонахождения Иково (Луганская обл., Украина; средний эоцен) // Палеонтол. журн. 2013. № 6. С. 47–58.
- Звонок Е.А., Сыромятникова Е.В., Данилов И.Г., Банников А.Ф. Морская черепаха (Cheloniidae) из среднего

- эоцена Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2019. № 5. С. 90–99.
- Несов Л.А.* О морских черепахах палеогена Южного Казахстана и филогенетических соотношениях Toxochelyidae и Cheloniidae // Палеонтол. журн. 1987. № 4. С. 76–87.
- Несов Л.А., Ярков А.А.* Новые птицы мела–палеогена СССР и некоторые замечания по истории возникновения и эволюции класса // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 197. С. 78–97.
- Суханов В.Б.* Подкласс Testudinata // Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы / Ред. А.К. Рождественский, Л.П. Татаринов. М.: Наука, 1964. С. 354–438.
- Averianov A.O.* Review of Mesozoic and Cenozoic sea turtles from the former USSR // Russ. J. Herpetol. 2002. № 9(2). P. 137–154.
- Bardet N., Jalil N.E., de Lapparent de Broin F. et al.* Giant chelonioid turtle from the Late Cretaceous of Morocco with a suction feeding apparatus unique among tetrapods // PLOS One. 2013. V. 8(7). e63586. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063586>
- Bergounioux F.-M.* Les Cheloniens fossiles de Gafsa // Notes Mém. Serv. Géol. Maroc. 1952. № 92. P. 377–396.
- Christensen W.K.* A Review of the Upper Campanian and Maastrichtian belemnite biostratigraphy of Europe // Cret. Res. 1996. V. 17. P. 751–766.
- Carmichael M.J., Inglis G.N., Badger M.P.S. et al.* Hydrological and associated biogeochemical consequences of rapid global warming during the Paleocene–Eocene Thermal Maximum // Glob. Planet. Change. 2017. V. 157. P. 114–138.
- Evers S.W., Benson R.B.J.* A new phylogenetic hypothesis of turtles with implications for the timing and number of evolutionary transitions to marine lifestyles in the group // Palaeontology. 2019. V. 62. № 1. P. 93–134.
- Jalil N.-E., de Lapparent de Broin F., Bardet N. et al.* Euclastes acutirostris, a new species of littoral turtle (Cryptodira, Cheloniidae) from the Palaeocene phosphates of Morocco (Oulad Abdoun Basin, Danian–Thanetian) // C. R. Palevol. 2009. V. 8. № 5. P. 447–459.
- Karl H.-V., Madsen H.* Tasbacka danica n. sp., a new Eocene marine turtle of Denmark (Testudines: Chelonioida) // Studia Palaeocheloniologica. 2012. № 4. P. 193–204.
- Lapparent de Broin F. de, Murelaga X., Farrés F., Altimiras J.* An exceptional cheloniid turtle, *Osonachelus decorata* nov. gen., nov. sp., from the Eocene (Bartonian) of Catalonia (Spain) // Geobios. 2014. V. 47. № 3. P. 111–132.
- Lapparent de Broin F. de, Murelaga X., Pérez-García A. et al.* The turtles from the Upper Eocene, Osona County (Ebro Basin, Catalonia, Spain): new material and its faunistic and environmental context // Fossil Record. 2018. V. 21. P. 237–284.
- Lydekker R.* Part III. The Order Chelonia // Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). L.: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1889. 239 p.
- Moody R.T.J.* The taxonomy and morphology of *Puppigerus camperi* (Gray), an Eocene sea turtle from northern Europe // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol. 1974. V. 25. P. 153–186.
- Moody R.T.J., Chapman S.D., King C.* A new specimen of *Puppigerus* from the London Clay of Walton on the Naze, Essex, United Kingdom and the speciation and palaeo-distribution of marine turtles during the Eocene // PeerJ Preprints. 2015. № 3. e892v1. <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.892v1>
- Myers T.S., Polcyn M.J., Mateus O. et al.* A new durophagous stem cheloniid turtle from the Lower Paleocene of Cabinda, Angola // Pap. Palaeontol. 2018. V. 4. Pt. 2. P. 161–176.
- Owen R., Bell A.* Reptilia of the Tertiary beds. Part 1. Chelonia // Monography of the Fossil Reptilia of the London Clay. L.: Palaeontogr. Soc., 1849. P. 1–76.
- Tong H., Hirayama R.* A new species of *Tasbacka* (Testudines: Cryptodira: Cheloniidae) from the Paleocene of the Ouled Abdoun phosphate basin, Morocco // N. Jb. Geol. Paläontol. Mh. 2002. № 5. P. 277–294.
- Tong H., Hirayama R., Tabouelle J.* *Puppigerus camperi* (Testudines: Cryptodira: Cheloniidae) from the Ypresian (Early Eocene) of Ouled Abdoun basin, Morocco // Bull. Soc. Géol. Fr. 2012. V. 183. № 6. P. 635–640.
- Ullmann P., Carr E.* *Catapleura* Cope, 1870 is *Euclastes* Cope, 1867 (Testudines: Pan-Cheloniidae): synonymy revealed by a new specimen from New Jersey // J. Syst. Palaeontol. 2021. V. 19. № 7. P. 491–517.
- Weems R.E.* Paleocene turtles from the Aquia and Brightseat Formations, with a discussion of their bearing on sea turtle evolution and phylogeny // Proc. Biol. Soc. Wash. 1988. V. 101. № 1. P. 109–145.
- Weems R.E.* Reptile remains from the Fisher/Sullivan Site // Early Eocene Vertebrates and Plants from the Fisher/Sullivan Site (Nanjemoy Formation) Stafford County, Virginia / Eds. R.E. Weems, G.J. Grimsley. Rep. Va. Div. Min. Res. Pub. 1999. № 152. P. 101–121.
- Weems R.E.* Paleogene chelonians from Maryland and Virginia // PaleoBios. 2014. V. 31. № 1. <https://doi.org/10.5070/P9311022744>
- Zangerl R.* The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama: Pt IV. The turtles of the family Toxochelyidae // Fieldiana Geol. 1953. V. 3. № 4. P. 138–276.
- Zangerl R.* Die oligocänen Meerschilddröten von Glarus // Schweiz. Paläontol. Abh. 1958. Bd 73. S. 1–56.
- Zangerl R.* Two toxochelyid sea turtles from the Landenian sands of Erquelinnes (Hainaut) of Belgium // Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belg. 1971. V. 169. P. 1–32.
- Zvonok E.A., Danilov I.G.* A revision of fossil turtles from the Kiev Clays (Ukraine, Middle Eocene) with comments on the history of the collection of fossil vertebrates of A.S. Rogovich // Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci. 2017. V. 321. № 4. P. 485–516.
- Zvonok E.A., Danilov I.G.* Paleogene turtles of Eastern Europe: new findings and reinterpretation of the previous materials // Turtle Evolution Symposium / Eds. R. Hirayama et al. Tübingen: Scidinge Hall Verlag, 2018. P. 93–97.

A Sea Turtle *Tasbacka aldabergeni* Nesson, 1987 from the Lower Paleogene Deposits of the Kudinovka Locality (Rostov Province, Russia)

E. A. Zvonok¹, K. S. Benitskiy², I. G. Danilov³

¹Lugansk State Pedagogical University, Lugansk, LPR, 91006 Russia

²Independent researcher, Millerovo, Rostov Province, 346132 Russia

³Zoological Institute RAS, St. Petersburg, 199034 Russia

The article describes fossil remains of turtles from the Kudinovka locality (Paleogene, Paleocene or Ypresian; Millerovo District, Rostov Province, Russia). These remains, represented by 16 specimens, are referred to the sea turtle *Tasbacka aldabergeni* Nesson, 1987 (Cheloniidae), previously reliably known only from the type locality Zhylga 1 (Paleogene, Late Thanetian–Early Ypresian; southern Kazakhstan). One of the described specimens represents the most part of the postcranial skeleton in the phosphate nodule and appears to be the most complete postcranial specimen of *Tasbacka aldabergeni*, which gives information about previously unknown details of morphology of this species. The new materials expand our knowledge of the geographical distribution of *Tasbacka aldabergeni* and the genus *Tasbacka* in general.

Keywords: *Tasbacka aldabergeni*, Cheloniidae, turtle, Paleogene, Ypresian stage, Rostov Province, Eastern Europe

УДК 561:582.26+551.72(571.56)

ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ PALAEOULVARIA ВЕНДА (ЭДИАКАРИЯ) БЕРЁЗОВСКОГО ПРОГИБА (ЮГ СИБИРСКОЙ ПЛАТФОРМЫ)

© 2023 г. П. Н. Колосов*

Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск, 677980 Россия

*e-mail: petrkolosov@mail.ru

Поступила в редакцию 16.04.2019 г.

После доработки 07.11.2022 г.

Принята к публикации 07.11.2022 г.

В буюкской свите венда (эдиакария) Берёзовского прогиба на юго-востоке Сибирской платформы обнаружены микроорганизмы хорошей сохранности. Они присутствуют в окремненном строматолите столбчатой формы, и значит, обитали в литоральной и сублиторальной зонах. У них пластинчатый тип организации тела; имеются стержни между пластинами, скрепляющие их; орган размножения на ножке. По этим особенностям, характерным для ульвовых, микроорганизмы описаны как представители зеленых водорослей (Chlorophyta), принадлежащие порядку Ulvales Blackman et Tansley, и предположительно сравнимые с семейством Anchicodiaceae Shuysky, 1987. Выделен новый род *Palaeoulvaria* с типовым видом *P. plate* gen. et sp. nov.

Ключевые слова: микроорганизмы, зеленые водоросли, грибы, буюкская свита, венд, Сибирская платформа

DOI: 10.31857/S0031031X23020095, **EDN:** LDMNYD

ВВЕДЕНИЕ

Как известно, в венде современная территория Сибири находилась недалеко от палеоэкватора и была отдельным континентом (Ogg et al., 2016). Теплые моря венда Сибирской платформы были благоприятными для развития микроорганизмов, остатки которых сохранились в не испытывавших метаморфизма карбонатных толщах.

Аналог порохтахской свиты верхнего венда северо-западного склона Алданской антеклизы в настоящее время именуется буюкской свитой (Колосов, 2003). Микрофоссилии, описываемые в статье, обнаружены в буюкской свите в аншлифах тех же столбчатой формы окремненных строматолитов, откуда происходят ранее выделенные мицелиальные и дрожжево-мицелиальные водные грибы (Колосов, 2016, 2021). Буюкская свита имеет вендский возраст. Ее разрез состоит (снизу вверх) из базальных гравелито-песчаников кварцевого состава (не более 3 м), доломитов, местами строматолитовых окремненных известняков и аргиллитов. Мощность свиты 112–114 м. Схематическая карта Западной Якутии, на которой отмечено место сбора изученных образцов, и литологическая колонка неопротерозойских отложений юга Берёзовского прогиба приведены ранее (Колосов, 2016, рис. 1, 2).

МЕТОДИКА

Из образца строматолита столбчатой формы (Колосов, 2021, рис. 1) было вырезано несколько тонких пластин, ориентированных вертикально. Их пришлифовали тонким порошком, а затем промыли дистиллированной водой, высушили и напылили золотом, соблюдая стерильность. Поиск и изучение остатков микроорганизмов в аншлифах проводились в лаб. физико-химических методов исследований Ин-та геологии алмаза и благородных металлов СО РАН (ИГАБМ СО РАН) с использованием СЭМ JEOL JSM-6480LV в режиме высокого вакуума, ускоряющее напряжение 10 кВ, размер диафрагмы – 2, сигнал SEI, рабочее расстояние – 10 мм, изображения во вторичных электронах с переводом на монитор компьютера. Поиск микроорганизмов автор проводил при $\times 3000$ – 30000 . Помимо JEOL JSM-6480LV, автором использован оптический микроскоп Axioskop 40, при помощи которого получены фотографии скоплений микроорганизмов, видимых внутри горной породы в темных микрослоях строматолитов в прозрачных шлифах (рис. 1). Таким образом, доказано, что обнаруженные микроорганизмы – *in situ*. При помощи оптического микроскопа не удается получить изображения отдельных форм с четко выраженной морфологией из-за их наноразмеров.

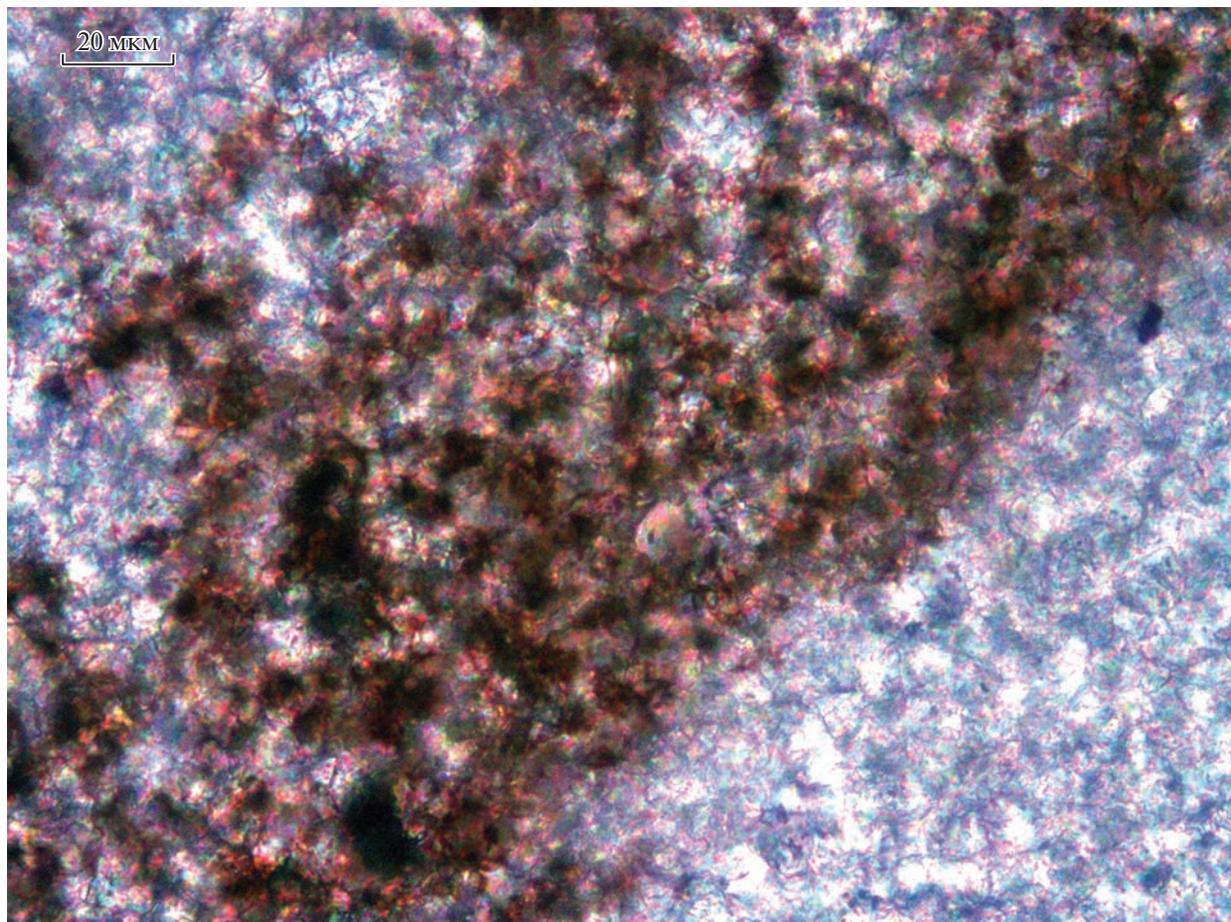


Рис. 1. Скопление водорослей и грибов в микрослое строматолита, видимое при проходящем свете.

ОБОСНОВАНИЕ СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Микроорганизмы обладают отличной сохранностью, присутствуют в кремненном строматолите столбчатой формы из бюксской свиты. Они имеют: слабо дифференцированный, пластинчатый тип организации тела – таллома, прикрепленного к субстрату небольшой подошвой; стержни между пластинами, скрепляющие их друг с другом; вероятно, орган размножения на ножках. Микроорганизмы обитали в литоральной и sublиторальной зонах. Как известно, рецентные сифоновые водоросли родов *Ulvaria* Lamouroux и *Monostroma* Thuret населяют литоральную зону морей (Жизнь растений, 1977; Ботаника, 2007). По этим особенностям, характерным для ульвовых, обнаруженные в венде микроорганизмы идентифицированы с примитивными представителями зеленых водорослей (*Chlorophyta*), принадлежащих к порядку *Ulvales* Blackman et Tansley. Их можно лишь предположительно сравнивать с *Calcifolium* Schvetzov et Birina, 1935, наиболее примитивным родом семейства

Anchicodiaceae Shuysky, 1987: талломы в виде тонких изгибающихся пластин, пронизанных трубками, скрепляющими между собой пластины (Гниловская, 1972; Шуйский, 1987). Сифоновые семейства *Anchicodiaceae* известны в девонеперми. Род *Calcifolium* известен из нижнего карбона Подмосковья, Урала, Средней Азии и Англии (Гниловская, 1972).

Изученная коллекция хранится в Геологическом музее ИГАБМ СО РАН (г. Якутск) под № 87. Исследования выполнены за счет финансирования госзадания.

ОТДЕЛ CHLOROPHYTA ПОДОТДЕЛ CHLOROPHYTINA КЛАСС ULVOPHYCEAE ПОРЯДОК ULVALES

Род *Palaeoulvaria* Kolosov, gen. nov.

Название рода – от современного рода зеленых водорослей *Ulvaria*.

Типовой вид – *Palaeoulvaria plate* sp. nov.

Д и а г н о з. Таллом (слоевиде) пластинчатый, многослойный; слой состоит из пары тонких пластин, вытянутый, прикрепленный к субстрату небольшим диском (подошвой); между пластинами имеются стержни, скрепляющие их друг с другом; орган размножения овальной формы на ножках.

Diagnosis. The thallus is lamellar, multi-layered, the layer consists of a pair of thin plates, elongated, attached to the substrate by a small disc (holdfast); there are rods between the plates that fasten them; reproductive organ is oval in shape and is located on the stipes.

Видовой состав. Типовой вид из венда Березовского прогиба.

З а м е ч а н и я. По таллому пластинчатой формы, в котором пластины пронизаны стержнями, скрепляющими их между собой, описываемые ульвовые немного похожи на род *Calcifolium* Schvetzov et Birina, 1935 семейства *Anchicodiaceae* Shuisky, 1987. Таллом *Calcifolium* пронизан трубками (Гниловская, 1972). В описываемом в статье материале не удается установить: в талломе стержни, скрепляющие пластины друг с другом, являются трубчатыми или нет.

***Palaeoulvarya plate* Kolosov, gen. et sp. nov.**

Табл. X, фиг. 1–3 (см. вклейку)

Н а з в а н и е вида *plate lat.* – пластинчатая.

Голотип – ИГАБМ СО РАН, № 87-167 (табл. X, фиг. 1); Восточная Сибирь, Западная Якутия, бассейн р. Токко; верхний венд (эдиакарий), бюкская свита.

Д и а г н о з. Как у рода.

Diagnosis. As that of the genus.

Описание. Голотип в одном аншлифе, его строение показано на четырех фотографиях (табл. X, фиг. 1а–1г). Характеристика, дающая представление о виде, представлена в диагнозе, поэтому далее на фотографиях указываются лишь отдельные морфологические элементы и их размеры (в мкм). Таллом прикреплен к грунту диском диаметром 0.28 (фиг. 1в), состоит из разного

количества пластин: от 5–7 (фиг. 1в, 3) до 20–25 (фиг. 1а). Его истинную длину трудно установить по причине частичного разъедания паразитирующими одноклеточными грибами (фиг. 1). Измеренная длина: 4.73 (фиг. 1г), 10.5 (фиг. 1а), 11.6 (фиг. 1в). Ширина таллома: у основания 0.4, в средней части 0.97 (фиг. 1г), 0.8–1.2 (фиг. 1в), 1.2–2.4 (фиг. 1а). Толщина пластин 0.025–0.039, а слоя из двух пластин – 0.08–0.10; расстояние между слоями от 0.026–0.080 до 0.075–0.090, у многих экземпляров оно нарушено грибами. Стержни (фиг. 2 и 3) длиной 0.07–0.08, толщиной 0.04. Орган размножения (фиг. 1г) размером 0.18 × 0.26, ножка длиной 0.18, толщиной 0.039.

С р а в н е н и е. Единственный вид рода.

М а т е р и а л. 19 экз. хорошей и удовлетворительной сохранности в трех образцах окремненных строматолитов столбчатой формы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ботаника: Курс альгологии и микологии: Учебник / Ред. Ю.Т. Дьяков. М.: Изд-во МГУ, 2007. 559 с.

Гниловская М.Б. Известковые водоросли среднего и позднего ордовика Восточного Казахстана. Л.: Наука, 1972. 196 с.

Жизнь растений. Т. 3. Водоросли. Лишайники / Ред. М.М. Голлербах. М.: Просвещение, 1977. 487 с.

Колосов П.Н. Позднедокембрийские микрофоссилии и стратиграфия нефтегазоносных отложений востока Сибирской платформы. Якутск: ЯФ Изд-ва СО РАН, 2003. 164 с.

Колосов П.Н. Новые микроорганизмы из венда (эдиакария) Березовского прогиба (юг Сибирской платформы) // Палеонтол. журн. 2016. № 6. С. 11–18.

Колосов П.Н. Грибы уникальной сохранности в венде (эдиакарии) Якутии // Палеонтол. журн. 2021. № 4. С. 103–110.

Шуйский В.П. Зеленые водоросли (Chlorophyta) // Ископаемые известковые водоросли (морфология, систематика, методы изучения) / Ред. Б.И. Чувашов, В.А. Лучина, В.П. Шуйский. Новосибирск: Наука, 1987. С. 38–109.

Ogg J.G., Ogg G.M., Gradstein F.M. A Concise Geologic Time Scale. Elsevier, 2016. 234 p.

Объяснение к таблице X

За исключением одного экз. (фиг. 2) с хребта Хараулах, низовья р. Лена (венд, хараюэтэхская свита), весь материал из Восточной Сибири, Западной Якутии, басс. р. Токко; венд, бюкская свита.

Фиг. 1–3. *Palaeoulvarya plate* gen. et sp. nov.: 1 – голотип ИГАБМ СО РАН, № 87/167: 1а – таллом, состоящий из множества пластин (1 – пластины; 2 – одноклеточные грибы); 1б – то же, что на 1а, слой состоит из двух тонких пластин (1 и 2 – одноклеточные грибы-паразиты); 1в – вытянутый в длину таллом, прикрепленный к грунту округлой формы образованием (диск) (1 – диск; 2 – пластины; 3 – грибы; 4 – края пластин, на которых видно, что пара пластин образует слой); 1г – зеленые водоросли пластинчатой формы с органом размножения (1 – орган размножения; 2 – одноклеточные грибы; 3 – мицелиальный гриб); 2 – экз. ИГАБМ СО РАН, № 87/168, таллом состоит из пластин, скрепленных стержнями; 3 – экз. ИГАБМ СО РАН, № 87/168.1, хорошо видны стержни (1 и 2 – грибы одноклеточные; 3 – мицелий).

***Palaeoulvaria* Green Algae of the Vendian (Ediacaran) Berezovsky Trough
(South of the Siberian Platform)**

P. N. Kolosov

Institute of Diamond and Precious Metals Geology SB RAS, Yakutsk, 677980 Russia

Microorganisms of unique preservation were found in the Byuk formation of the Vendian (Ediacaran) of the Berezovsky trough in the southeast of the Siberian platform. These microorganisms are present in the silicified colloform stromatolites, i.e. they inhabited the littoral and sublittoral zones. The microorganisms are characterized by a lamellar body-type, rods between plates that attach them, and reproductive organ on the stipe. Based on these characteristics typical of Ulvaceae, the described microorganisms are to be representatives of green algae (Chlorophyta), belonging to the order Ulvales Blackman et Tansley, and presumably corresponding to the family Anchicodiaceae Shuysky, 1987. A new genus *Palaeoulvaria* with the type species *P. plate* gen. et sp. nov. was identified.

Keywords: microorganisms, green algae, fungi, Byuk formation, Vendian, Siberian platform