

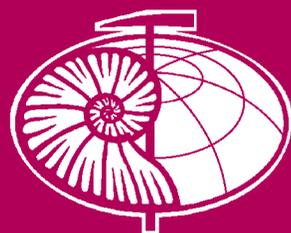
Номер 4

ISSN 0031-031X

Июль–Август 2024



# ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



НАУКА

— 1727 —

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Номер 4, 2024

---

---

Новые данные по верхнеэдиакарской микробиоте Зуун-Арц (Завханский террейн, Западная Монголия) <i>П. Ю. Петров, Н. Г. Воробьева, А. Л. Рагозина</i>	3
Кембрийские микрофоссилии рода <i>Corollasphaeridium</i> : новая интерпретация и пересмотр систематики <i>О. В. Дантес, К. Е. Наговицын, Е. Г. Раевская</i>	19
Новые виды радиолярий рода <i>Foremanina</i> Empson-Morin из маастрихта формации Лефкара (Кипр) <i>Л. Г. Брагина</i>	34
Новый вид рода <i>Ochmazochiton</i> (Mollusca, Polyplacophora) из нижнепермских рифогенных известняков Шахтау (Южное Предуралье) <i>А. В. Мазаев</i>	43
Ранний филогенез пермского надсемейства Roranceroidea Nyatt (Ammonoidea) <i>Т. Б. Леонова</i>	53
Необычайно крупная верхняя челюсть <i>Lytoceroidea</i> из верхнего байоса (средняя юра) Северного Кавказа <i>В. В. Митта, А. А. Мироненко</i>	65
Новые данные по морфологии и распространению <i>Kotlassia prima</i> Amal. (Tetrapoda, Seymouriamorpha) <i>В. В. Буланов</i>	74
Первый представитель ихтиозавров рода <i>Platypterygius</i> из альба Западного Казахстана <i>Д. Б. Якупова, К. М. Ахмеденов</i>	88
Мозазавриды (Squamata: Mosasauridae) верхнего мела Южного Урала <i>Д. В. Григорьев, Н. Г. Зверьков, А. В. Никифоров</i>	101
Гриф рода <i>Torgos</i> (Aves: Accipitridae) в позднем плейстоцене Азербайджана <i>В. О. Горбачева, Н. В. Зеленков</i>	121
<i>Eucladoceros orientalis</i> (Artiodactyla, Cervidae) из нижнего плейстоцена пещеры Таврида в Крыму и систематическое положение вида <i>И. А. Вислобокова</i>	130

---

---

# Contents

---

---

No. 4, 2024

---

---

New Data on the Upper Ediacaran Microbiota of Zuun-Arts (Zavkhan Terrane, Western Mongolia) <i>P. Yu. Petrov, N. G. Vorob'eva, A. L. Ragozina</i>	3
Cambrian Microfossils of the Genus <i>Corollasphaeridium</i> : New Interpretation and Revision of Systematics <i>O. V. Dantes, K. E. Nagovitsin, E. G. Raevskaya</i>	19
New Radiolarian Species of the Genus <i>Foremanina</i> Empson-Morin from the Maastrichtian Deposits of Lefkara Formation, Cyprus <i>L. G. Bragina</i>	34
New species of the Genus <i>Ochmazochiton</i> (Mollusca, Polyplacophora) from the Lower Permian Reef Limestones of Shakhtau (Southern Cisuralia) <i>A. V. Mazaev</i>	43
Early Phylogeny of the Permian superfamily Popanoceratoidea Hyatt (Ammonoidea) <i>T. B. Leonova</i>	53
An Exceptionally Large Lower Jaw of Lytoceratoidea from the Upper Bajocian (Middle Jurassic) of Northern Caucasus <i>V. V. Mitta, A. A. Mironenko</i>	65
New Data on the Morphology and Distribution of <i>Kotlassia prima</i> Amal. (Tetrapoda, Seymouriamorpha) <i>V. V. Bulanov</i>	74
The First Representative of the Ichthyosaur Genus <i>Platypterygius</i> from the Albian of Western Kazakhstan <i>J. B. Yakupova, K. M. Akhmedenov</i>	88
Mosasaur (Squamata: Mosasauridae) from the Upper Cretaceous of the Southern Urals <i>D. V. Grigoriev, N. G. Zverkov, A. V. Nikiforov</i>	101
A Vulture of the Genus <i>Torgos</i> (Aves: Accipitridae) in the Late Pleistocene of Azerbaijan <i>V. O. Gorbacheva, N. V. Zelenkov</i>	121
<i>Eucladoceros orientalis</i> (Artiodactyla, Cervidae) from the Lower Pleistocene of Taurida Cave in the Crimea and the Systematic Position of the Species <i>I. A. Vislobokova</i>	130

---

---

УДК 562:551.72(470.11)

## НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ВЕРХНЕЭДИАКАРСКОЙ МИКРОБИОТЕ ЗУУН-АРЦ (ЗАВХАНСКИЙ ТЕРРЕЙН, ЗАПАДНАЯ МОНГОЛИЯ)

© 2024 г. П. Ю. Петров<sup>a,\*</sup>, Н. Г. Воробьева<sup>a,\*\*</sup>, А. Л. Рагозина<sup>b</sup>

<sup>a</sup>Геологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

<sup>b</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

\*e-mail: petrov-geo-home@rambler.ru

\*\*e-mail: keltma@mail.ru

Поступила в редакцию 18.12.2023 г.

После доработки 16.01.2024 г.

Принята к публикации 16.01.24 г.

Рассмотрены проблематики и микрофоссилии из верхнеэдиакарских отложений свиты Зуун-Арц террейна Завхан Западной Монголии. Впервые из этих отложений описаны разнообразные органические остатки, сохраненные в минерализованных и органико-глинистых тафоценозах. Многочисленные трубчатые микрофоссилии интерпретированы как остатки чехлов гигантских сульфид-окисляющих тиапловых бактерий *Candidatus Marithioploca araucae*. Выделены автохтонные и аллохтонные компоненты микробиот, проанализирована фациально-экологическая структура палеобассейна.

*Ключевые слова:* водоросли, микрофоссилии, проблематики, тафоценоз, эдиакарий, биостратиграфия

DOI: 10.31857/S0031031X24040014, EDN: SEIEFK

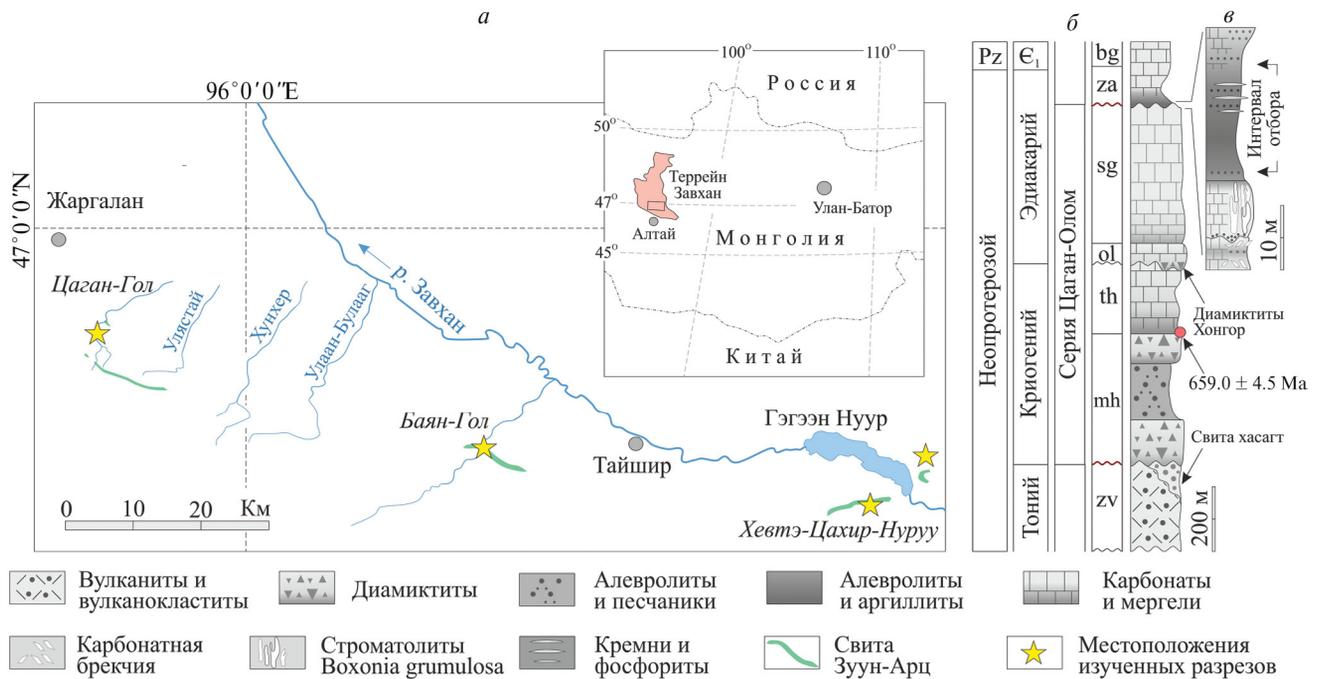
### ВВЕДЕНИЕ

В геологической летописи эдиакария стратиграфический интервал продолжительностью от примерно 570 до 538.8 млн лет, между началом самой значительной в истории Земли отрицательной С-изотопной аномалии Шурам и подошвой кембрия, отмечен появлением позднеэдиакарской “фауны мягкотелых” и исчезновением раннеэдиакарских акантоморфных акритарх (Xiao et al., 2016; Xiao, Narbonne, 2020). Последние представляли собой большую группу быстро эволюционировавших организмов эукариотного фитопланктона в раннеэдиакарских бассейнах (Liu, Moszydłowska, 2019). В результате глобальных экосистемных перестроек в позднеэдиакарских (пост-Шурамских) тафоценозах стали повсеместно преобладать цианобактериальные сообщества, во многом сходные с сообществами до-криогения (Якшин, 2002; Arvestål, Willman, 2020; Willman, Slater, 2021; Ouyang et al., 2022; Воробьева, Петров, 2023). В самом конце эдиакарского периода, вследствие так называемого котлинского кризиса, в эпиплатформенных бассейнах Сибири отмечено появление специфической олиготаксонной органостенной ассоциации микрофоссилий, состоящей из

мат-формирующих цианобактериальных сообществ и грибоподобных организмов *Vendomyses*, очевидно, родственных более широко распространенному таксону *Vanavarataenia* (Воробьева, Петров, 2014).

Вместе с тем, в пределах обособленных и, вероятно, очень локальных экологических ниш, в позднеэдиакарское время появляются новые эволюционно продвинутые сообщества преимущественно бентосных, в т.ч. крупных, многоклеточных эукариот. Их макроскопические остатки известны как миаохенский тип ископаемых организмов, большая часть которых, как предполагается, биологически родственна кладе зеленых водорослей (Xiao et al., 2002; Ye et al., 2017). С другой стороны, среди сравнительно бедных цианобактериальных ассоциаций встречены одиночные представители многоклеточных микроводорослей (Ye et al., 2023), а также крупные трубчатые микрофоссилии неопределенной систематической принадлежности (Willman, Peel, 2022; Torper et al., 2022).

В структуре Завханского террейна Западной Монголии (рис. 1, а) вскрывается непрерывная глинисто-карбонатная последовательность отложений свиты Зуун-Арц, которая представляет



**Рис. 1.** Географическая схема района работ и местоположения изученных разрезов (а); стратиграфическая схема и последовательность неопротерозойских отложений Завханского террейна (б); разрез нижней части свиты Зуун-Арц в долине р. Цаган-Гол и интервал отбора изученных проб (в). Обозначения свит: zv – завхан, mh – майхан-уул, th – тайшир, ol – ол, sg – шургат, за – Зуун-Арц, bg – баянгол. Изотопная Re-Os датировка в основании свиты тайшир по: Rooney et al. (2015).

собой один из наиболее детально документированных переходных интервалов от самого позднего эдиакария к раннему кембрию (Khomentovsky, Gibsher, 1996; Smith et al., 2015; Topper et al., 2022). Из базальных слоев этой свиты описаны таксономически очень бедные цианобактериальные ассоциации микрофоссилий (Рагозина и др., 2022), среди которых доподлинно документированы лишь сильно разложенные дерновины нитчатых *Siphonophus*, формировавшие обильные цианобактериальные маты и сохранившиеся внутри раннедиагенетически окремненных или фосфатизированных глинистых и глинисто-карбонатных слоев. Нередко эти минерализованные микробиоты в разрезе тесно ассоциируют с поверхностями хардгранулов и горизонтами интракластиков. Наряду с *Siphonophus*, в этих отложениях присутствуют проблематичные микро- и макроостатки *Tasmanites*-, *Pulvinosphaeridium*-, *Tyrasothaenia*-, *Chuaria*- и *Beltanelliformis*-подобных форм (Serezhnikova et al., 2014; Рагозина и др., 2016; Рагозина et al., 2016). Все эти проблематики вряд ли могут рассматриваться в рамках какой-либо палеонтологической систематики, однако часть из них, несомненно, имеет органическую природу и требует дальнейшего изучения. Кроме того, на поверхностях аргиллитовых слоев в основании

разреза свиты были обнаружены лентовидные отпечатки вендотенид, сохраненные в виде тонких алюмосиликатных пленок, развитых по углеродистым компрессиям слоевищ неких водорослей. Эти макрофоссилии были диагностированы как два новых моновидовых рода – *Chinggiskhaania bifurcata* и *Zuunartsphyton delicatum*, отнесенных к неопределенной группе бентосных многоклеточных водорослей (Dornbos et al., 2016). Однако поскольку до настоящего времени палеонтологические описания этих макрофоссилий не представлены, данные таксоны не могут быть признаны валидными. Непосредственно выше по разрезу свиты Зуун-Арц, из известняковых прослоев описан новый род клоудинид *Zuunia chimidtsereni*, интерпретированный как неминерализованные трубки аннелид (Yang et al., 2020).

Предыдущие попытки выделить какие-либо определяемые остатки органостенных микрофоссилий из этих отложений не увенчались успехом. В настоящей статье впервые представлены микрофоссилии необычной объемной формы, выделенные из аргиллитовых слоев с помощью стандартной методики мацерации, а также изученные на поверхностях слоев и в шлифах, ориентированных параллельно слоистости. В статье также рассмотрена природа некоторых

проблематик, ранее описанных в ранге палеонтологических объектов.

## ГЕОЛОГИЯ И СТРАТИГРАФИЯ РАЙОНА

Последовательность неметаморфизованных докембрийских отложений террейна Завхан, детально изученная с начала 1960-х гг. (Khomentovsky, Gibsher, 1996), в настоящее время стратиграфически существенно переосмыслена и наполнена новыми геологическими и геохимическими данными (Macdonald et al., 2009; Овчинникова и др., 2012; Bold et al., 2013, 2016a, 2016b, 2020; Кузнецов и др., 2014; Rooney et al., 2015; Smith et al., 2015). Эта последовательность с глубоким размывом залегает на вулканитах свиты завхан ( $802.1 \pm 1.0$  и  $797.2 \pm 1.1$  млн лет), а также на вышележащих песчаниках свиты хацагт и включает в себя мощную литологически разнородную серию цаган-олом, а также вышележащую глинисто-карбонатную свиту Зуун-Арц (Bold et al., 2016b), охватывая стратиграфический интервал от криогения до терминальных горизонтов эдиакария (рис. 1, б). Однако внутри этой последовательности присутствуют стратиграфические перерывы, продолжительность которых остается неопределенной. В настоящее время принимается, что несогласие, а также горизонт диамиктитов Хонгор, коррелируемых с оледенением Марино (Macdonald et al., 2009), делит серию цаган-олом на две части: нижнюю (поздний криогений) и верхнюю (ранний эдиакарий). В кровле серия ограничена крупным региональным несогласием и перекрыта глинисто-карбонатными отложениями свиты Зуун-Арц (рис. 1, б). Эти отложения представляют собой терминальный горизонт эдиакария и в самой верхней части содержат кембрийскую  $\delta^{13}\text{C}$  экскурсию “BACE” (541 млн лет) (Smith et al., 2015; Torper et al., 2022). Поскольку в известняках верхней части серии цаган-олом (свита шургат) отсутствуют следы глобальной отрицательной  $\delta^{13}\text{C}$  аномалии Шурам, минимальный возраст серии ограничен 580 млн лет (Bold et al., 2016b). Таким образом, длительность перерыва в основании свиты Зуун-Арц по современным данным составляет более 30 млн лет.

Для всей серии цаган-олом, вмещающей как минимум два гляциогоризонта (Майхан-уул и Хонгор), существует только одна надежная Re-Os датировка по углеродистым известнякам в основании свиты тайшир, равная  $659.0 \pm 3.9/4.5$  млн лет (Rooney et al., 2015). Эта датировка обосновывает криогениевый возраст для нижнего гляциогоризонта Майхан-Уул (рис. 1, б). Вышележащий

гляциогоризонт Хонгор коррелируется с терминальным горизонтом криогения “Марино” с возрастом 635 млн лет, а следовательно, вышележащие свиты ол и шургат представляют собой отложения нижнего эдиакария. Такую схему расчленения серии цаган-олом поддерживают современные Sr-Sr изотопные данные (Bold et al., 2016b). С другой стороны, микропалеонтологические исследования органических остатков в кремнях свиты шургат выявили весьма ограниченный набор таксонов, представленных обильными дерновинами Siphonophycus и редкими Muxococcoides, а также Eoentophysalis belcherensis? и специфическими трихомами Salome hubeiensis (Anderson et al., 2017). Наши исследования, проведенные по трем разобленным разрезам бассейна Завхан (рис. 1, а), полностью подтвердили полученные ранее результаты. Таким образом, в карбонатной толще верхней половины серии цаган-олом, мощностью более 300 м, присутствуют лишь таксономически очень бедные ассоциации микрофоссилий, характерные для отложений до-эдиакария. Вместе с тем, стоит отметить, что в наиболее детально изученных разрезах Доушаньтоу Южного Китая акантоморфные микробиоты появляются уже в нескольких метрах выше подошвы эдиакария в фациально близких обстановках карбонатного рампа (Liu, Moszyńska, 2019). Сказанное позволяет не исключать возможность отнесения всего разреза серии цаган-олом к криогению. В этом случае длительность перерыва в подошве свиты Зуун-Арц составит более 70 млн лет.

В изученных разрезах свита Зуун-Арц залегает на известняках свиты шургат по сильно расчлененной поверхности, очевидно, карстового происхождения, и в основании содержит латерально невыдержанные слои и линзы песчаников, представляющие собой переотложенные продукты предшествующей коры выветривания. На этих песчаниках, а также непосредственно на эродированных шургатских известняках залегает биостром строматолитов *Voxonia grumulosa*, который представляет собой важный стратиграфический маркер в самой верхней части докембрийского разреза Завхан (Khomentovsky, Gibsher, 1996). Как и у большинства относительно крупных строматолитовых построек протерозоя, у этого биострома, мощностью 15–20 м, вверх по разрезу наблюдается резко выраженная смена мелких столбчатых строматолитовых форм пластовыми формами, которые нередко слагают сравнительно крупные полого-рельефные купола, что, по мнению Н. Адачи с соавт. (Adachi et al., 2019), является признаком

углубления бассейна. В нашей интерпретации, рост биострома происходил на фоне обмеления в результате быстрого заполнения бассейнового пространства карбонатными осадками на ранней фазе трансгрессии и в условиях “карбонатной самоизоляции” этой части шельфа от потоков силикокластики, поступавших из прибрежных зон бассейна. Над биостромом *Voхonia* по резкой, но не эрозионной границе залегает пачка мощностью около 30 м зеленовато-серых аргиллитов с обособленными горизонтами кремней и фосфоритов (рис. 1, *в*). Эта пачка является вторым хорошо выдержанным маркирующим горизонтом в этой части разреза свиты (Khomentovsky, Gibsher, 1996). Последовательность этой пачки отражает затопление шельфа на второй фазе трансгрессии, где максимум затопления, очевидно, приходится на нижнюю треть ее разреза. Подъем уровня моря в начале этой фазы трансгрессии обусловил увеличение потока тонкозернистой силикокластики и угнетение карбонатогенерации во внутренних частях шельфа. Глубина шельфа во время максимума трансгрессии, вероятно, не выходила за пределы эвфотической зоны. Вся вышележащая и преимущественно карбонатная толща свиты Зуун-Арц представляет собой последовательность обмеления, которая накопилась в ходе нормальной морской регрессии. На протяжении этого времени формировались карбонатные платформы с преобладанием пелоид-ооидных литофаций, а проградационные зоны этих платформ были отмечены локальным развитием склоновых деформационных, подводно-оползневых и обломочно-потоковых отложений. Уже в нижней части этой карбонатной толщи появляются трубчатые фоссилии и первые примитивные ихнофоссилии, включающие в себя U-образные “норы” *Arenicolites* (Smith et al., 2015; Oji et al., 2018; Topper et al., 2022). В самой верхней части разреза свиты Зуун-Арц распространены наиболее мелководные фации ооидных отмелей, в отложениях которых встречены остатки протоконодонт *Protohertzina anabarica* и *P. unguiformis*, а также клоудинииды *Zuunia chimidtsereni* (Topper et al., 2022). Известняки свиты Зуун-Арц без признаков перерыва перекрыты трансгрессивными карбонатно-силикокластическими отложениями свиты баянгол нижнего кембрия (Smith et al., 2015; Topper et al., 2022). В целом, трансгрессия, наблюдаемая в основании свиты Зуун-Арц, очевидно, имела эвстатическую природу и явилась последней крупной глобальной трансгрессией в истории протерозоя, следы которой отмечены на многих палеоконтинентах того времени.

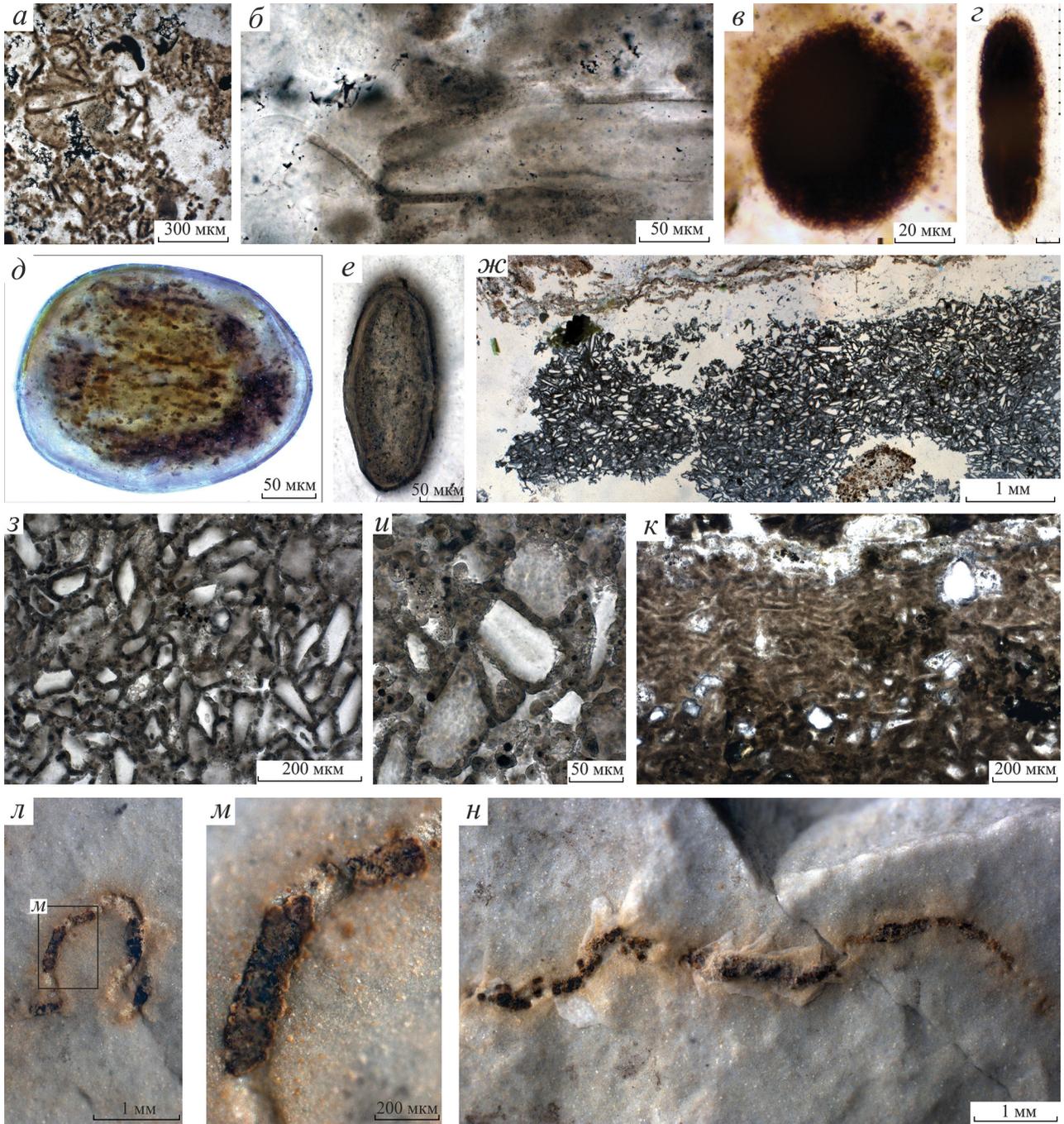
## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Представленный здесь материал происходит из естественных обнажений разрезов аргиллитовой пачки свиты Зуун-Арц, вскрытой в трех местоположениях: Хевтэ-Цахир-Нуруу (левый борт долины р. Завхан, 46°38'34.7"N 96°50'35.3"E), р. Баян-Гол (46°42'36.4"N 96°18'34.4"E) и р. Цаган-Гол (46°49'14.8"N 95°48'8.0"E) (рис. 1, *а*). Дополнительно были изучены разрезы свиты правого борта долины р. Завхан.

Лабораторная подготовка проб, выделение микрофоссилий и изготовление препаратов были выполнены по стандартной методике, описанной в нашей предыдущей публикации (Воробьева, Петров, 2020). При изучении мацерированных остатков и шлифов были использованы световые микроскопы Zeiss Axio Imager A1 и RME-5 с камерами Axio-CamMRC-5 и Canon EOS 300D и сканирующие электронные микроскопы EVO-50 Zeiss с микроанализатором INCA Oxford 350 (ПИН РАН) и TesScan MV-2300 SEM с микроанализатором INCA-200 (ГИН РАН). Органические остатки были также изучены на поверхностях аргиллитовых слоев и в петрографических шлифах аргиллитов, кремней и фосфоритов с использованием комбинированного освещения. Минеральный состав глинистых фракций, вмещающих фоссилии, был дополнительно изучен с помощью рентгеновского дифрактометра D8 Advance фирмы Bruker. Материал хранится в Геологическом институте РАН (ГИН РАН, Москва), палеонтологическая коллекция № 14716.

## МИКРОФОССИЛИИ И ПРОБЛЕМАТИКИ СВИТЫ ЗУУН-АРЦ

Среди минерализованных (главным образом, окремненных) структур и микроструктур в качестве палеонтологических объектов нами диагностированы только полые чехлы нитчатых микрофоссилий *Siphonophycus*, слагающие редкие уцелевшие фрагменты разложенных дерновин цианобактериальных матов (рис. 2, *а*). В них резко преобладают две формы: *S. kestron* и *S. typicum*, реже встречаются более крупные чехлы *S. solidum*, при этом в ассоциации отсутствуют какие-либо признаки сфероморфных микрофоссилий. Микрообъекты округлой формы и различного размера (от 5 до 300 мкм) представляют собой либо остатки мелких бактериальных колоний, напоминающие проблематики *Navifusa* или *Sprumasina* (рис. 2, *в*, *г*) и представляющие собой пелоидную фракцию осадка, либо фрагменты дезинтегрированных цианобактериальных матов.



**Рис. 2.** Минерализованные органические остатки, псевдофоссилии и проблематика в кремнях свиты Зуун-Арц: *a, б* – одиночные полые чехлы *Siphonophorus* внутри сильно разложенного цианобактериального мата с обилием органико-формирующих пелоидных частиц; *в, з* – *Spumasina*- и *Navifusa*-подобные органические пелоиды; *д, е* – поверхностные ооидные зерна с ядрами в виде округлых и эллипсоидальных фрагментов деструктурированных микробных матов; *ж, з* – мозаичные агрегаты плотно упакованных обломочных зерен кварца, имитирующие ячеистые структуры; *и* – кварцевые зерна, окаймленные оторочками сферолитов; *к* – прерывисто слоистые “червячковые” структуры с обилием пелоидных частиц; *л–н* – углеродистые компрессии нитчатых фоссилий на поверхностях аргиллитовых слоев.

Наиболее крупные такие фрагменты часто имеют очень тонкие (5–15 мкм) внешние концентрические рубашки и представляют собой поверхностные ооидные зерна (рис. 2, *д, е*).

Среди микроструктур особо выделяются необычные мозаичные агрегаты, имитирующие ячеистые структуры (рис. 2, *ж*) и ранее описанные как слоевища красных водорослей *Thallophycooides* sp. (Рагозина и др., 2016; Ragozina

et al., 2016). Подобные полигональные клеточные структуры, вероятно, принадлежащие протерозойским макроводорослям, известны из отложений свиты Gaoyuzhuang Сев. Китая с возрастом 1.56 млрд лет (Zhu et al., 2016). В некоторой степени сходные структуры из фосфоритов Центральной Индии (Vindhyan Supergroup) были интерпретированы как остатки древнейших (1.6 млрд лет) красных водорослей *Ramathallus lobatus* (Bengtson et al., 2017). Эти структуры также известны в эдиакарии Южного Китая и Сибири. В нашем случае псевдоячеистые структуры Зуун-Арц состоят из плотно упакованных угловатых обломочных зерен кварца и полевых шпатов размером 10–100 мкм, окаймленных оторочками сферолитов диаметром 8–12 мкм (рис. 2, з–и). Эти структуры не имеют ничего общего с псевдопаренхиматозной клеточной структурой, однако необычный состав и текстуры агрегатов предполагают участие биогенной составляющей в их происхождении. Отсутствие каких-либо признаков слоистости, плотная упаковка и заливообразные очертания зерен указывают на то, что первичная структура и текстура осадка впоследствии были значительно преобразованы. Вероятно, формирование наблюдаемых структур происходило внутри осадочного слоя в результате деятельности неких интерстициальных бактериальных сообществ, скорее, чем в результате пассивного улавливания и связывания зерен поверхностью мата. Метаболизм таких сообществ приводил к избирательному растворению поверхности зерен силикокластики и формированию сферолит-инкрустирующих оторочек между зернами. Почти полное растворение зерен исходного алеврит-песчаного осадка приводило к формированию прерывисто слоистых “червячковых” структур с обилием пеллоидных частиц (рис. 2, к). Все эти структуры в разрезе тяготеют к поверхностям хардграундов и тесно ассоциируют с остатками непрерывнослоистых цианобактериальных матов.

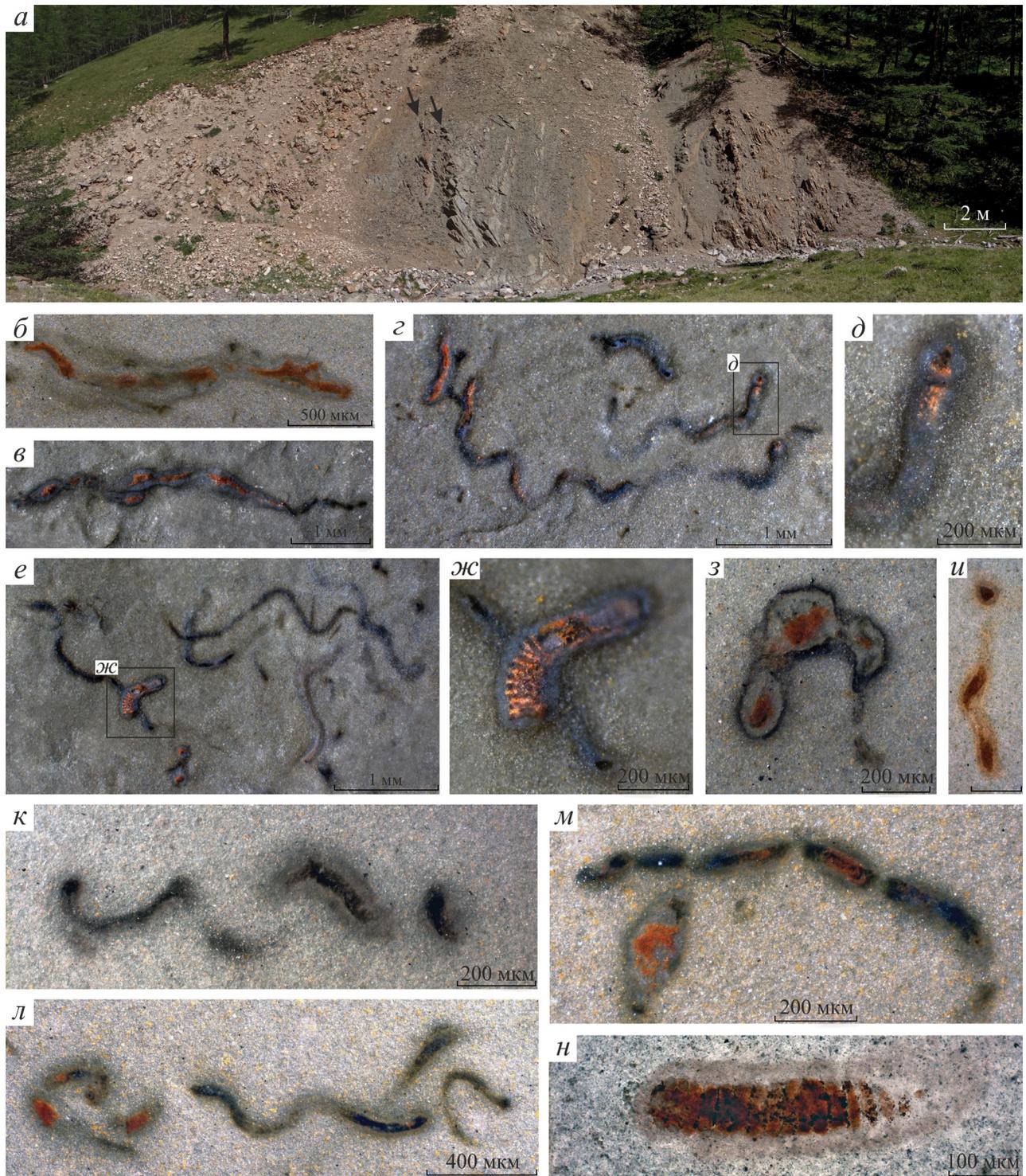
Помимо минерализованных форм сохранности, в районе Хевте-Цахир-Нуруу на поверхностях аргиллитовых слоев обнаружены крупные обособленные углеродистые компрессии сильно разложенных нитчатых фоссилий (рис. 2, л–н). Форма большинства остатков подчеркнута окислами железа, вероятно, образовавшимися при окислении пирита, рассеянного внутри компрессий. Ширина лент колеблется от 50 до 300 мкм, а видимая длина достигает 1 см. Четкие контуры и выдержанная ширина компрессий указывают на то, что они скорее являются

остатками индивидуальных организмов или колоний, чем обрывками цианобактериальных матов.

В долине р. Цаган-Гол, в аргиллитах небольшого обнажения (рис. 3, а) обнаружены многочисленные скопления нитчатых микрофоссилий, которые представляют собой специфическую объемную форму сохранности, не характерную для органостенных тафоценозов про- и эукариотных микробиот протерозоя. Эти формы не были “законсервированы” внутри син- и раннедиагенетических кремневых или фосфатных конкреций, и вместе с тем, не были сплюснены при последующем уплотнении глинистого осадка.

Органические остатки, наблюдаемые на поверхностях слоев и внутри шлифов толщиной 30–60 мкм, состоят из извилистых нитей красного или черного цвета, которые окружены оболочками с диффузной внешней границей (рис. 3, б, в). Ширина нитей в шлифах варьирует от 20 до 110 мкм, а ширина оболочек — от 35 до 275 мкм. Размерные характеристики черных и красных нитей очень незначительно, но статистически все же различаются между собой (рис. 4, а). Все нити изгибаются в трехмерном пространстве, но это пространство ограничено толщиной слоя не более 0.5 мм (рис. 3, г–л). Различаются два типа пространственной геометрии таких нитей: нити, которые “мандрируют” преимущественно в одной плоскости (синусоидальный тип) (рис. 3, г, е), и нити, которые “закручены” по спирали в трех плоскостях (геликоидальный тип) (рис. 3, и–л). В тафоценозе резко преобладают синусоидальные нити, лежащие в плоскости слоя. Нередко синусоида внезапно заканчивается округлым сечением (рис. 3, д), которое, очевидно, является сечением самой нити, резко изгибающейся под углом 90° по отношению к слою. Иногда в шлифах наблюдаются поперечные сечения сближенных групп нитей, ориентированных нормально к слоистости (рис. 3, з), а нити, синусоидально изгибающиеся в плоскости, перпендикулярной слою, в срезе образуют подобие четковидных структур (рис. 3, м). В единичных экземплярах среди скоплений гладких и протяженных нитей присутствуют более крупные (шириной до 150 мкм) отчетливо сегментированные тела (рис. 3, ж, н).

При HF-мацерации внешние оболочки нитей разрушаются и выделяются многочисленные объемные фрагменты нитей красного цвета, состоящие из углеродисто-кремнеземной субстанции, иногда с незначительной примесью гематита и вторичных Al-Mg-Fe-фторидов. Все



**Рис. 3.** Микрофоссилии в аргиллитах свиты Зуун-Арц: *а* – обнажение аргиллитов с одиночными горизонтами кремней и фосфоритов (показаны стрелками) в базальной части свиты Зуун-Арц, долина р. Цаган-Гол; *б–н* – нитчатые микрофоссилии: *б, з–н* – в петрографических шлифах строго параллельно слоистости; *в–ж* – на поверхности аргиллитовых слоев. Масштабная линейка на (*и*) равна 200 мкм.

эти остатки представляют собой изгибающиеся, иногда перекрученные трубки, заполненные минеральной субстанцией. Несмотря на плохую

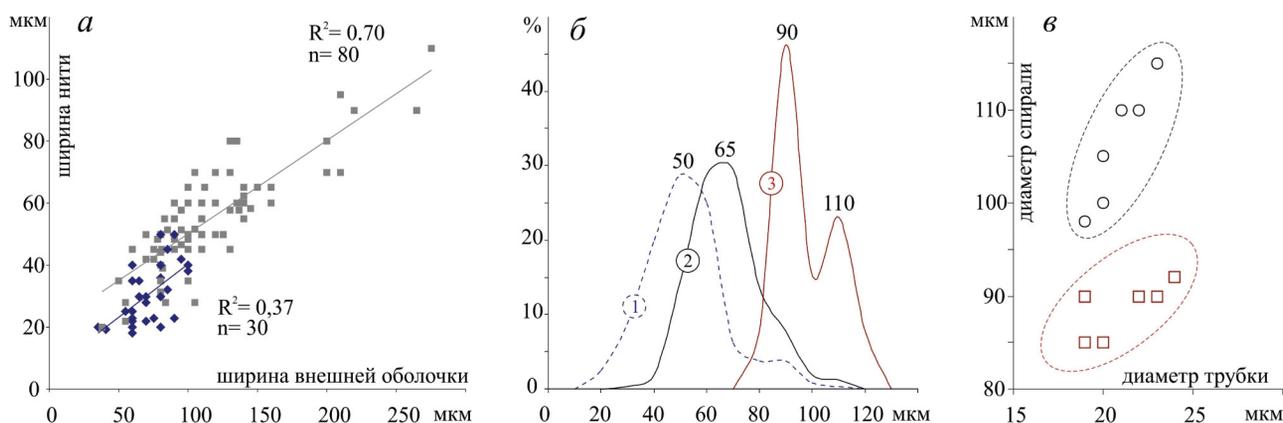
сохранность, маскирующую детали строения, выделяются три морфологические группы таких трубок. Наиболее многочисленную группу

представляют одиночные трубки с однородной скульптурой поверхности (Форма 1, табл. I, фиг. 1, 2). Их диаметр варьирует от 30 до 110 мкм и остается постоянным на всем видимом протяжении трубки. Различие в 13% между гистограммами распределения толщины нитей в шлифах и диаметром трубок в препаратах обусловлен статистическим занижением измеренных значений случайных сечений трубок в шлифах (рис. 4, б). Толщина стенки трубок, иногда наблюдаемая в поперечном сечении в шлифах, вероятно, составляла всего 2–4 мкм (табл. I, фиг. 3). Вторая группа – парные, или “сдвоенные” трубки, также не обнаруживающие каких-либо упорядоченных скульптурных элементов поверхности (Форма 2, табл. I, фиг. 4–6). Пары трубок по всей длине плотно соприкасаются друг с другом или, возможно, они имели общую стенку в области соприкосновения (табл. I, фиг. 12). Третью немногочисленную группу составляют трубки с неявными признаками сегментации (Форма 3, табл. I, фиг. 7–9). Такая сегментация более отчетливо заметна в шлифах (табл. I, фиг. 10, 11).

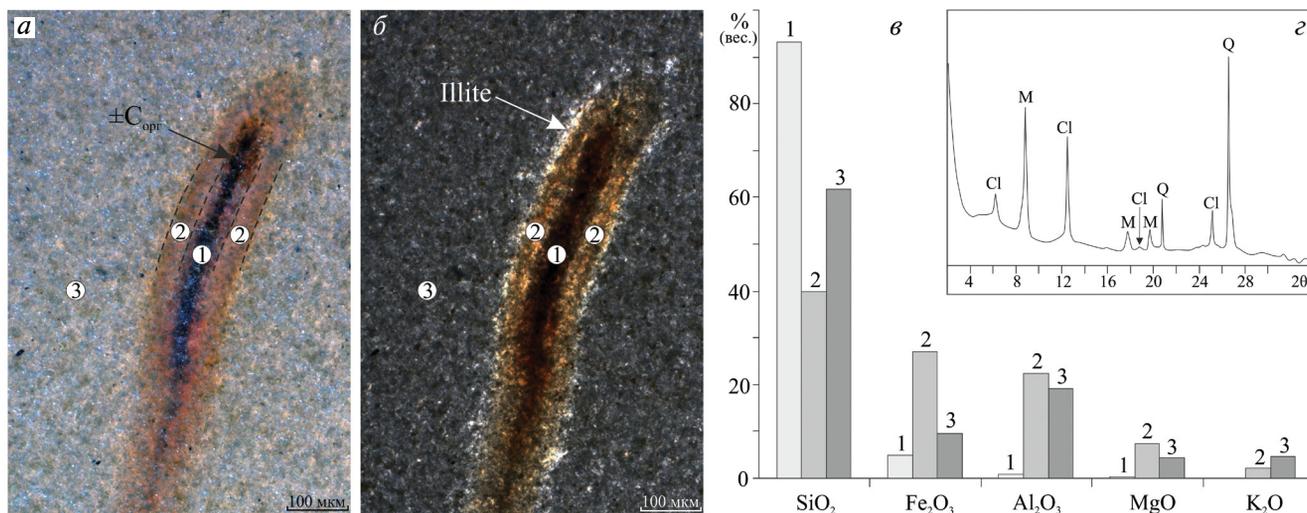
Все нитевидные микрофоссилии имеют близкий между собой состав и зональное строение, наблюдаемое в шлифах (рис. 5, а, б). Трубки состоят из кремнезема ( $\text{SiO}_2 > 90\%$ ) с небольшой (1–5%) примесью  $\text{Fe}_2\text{O}_3$  (рис. 5, в). Внутри трубок нередко присутствуют скопления органического (углеродистого) вещества (рис. 5, б). Внешняя оболочка трубки содержит значительное количество железа (до 37%  $\text{Fe}_2\text{O}_3$ ), которое находится в составе Fe-хлорита, возможно, бертьерина, и свободных окислов железа. По периферии внешней оболочки наблюдаются

сравнительно крупнокристаллические выделения аутигенного иллита, хорошо заметного в скрещенных николях (рис. 5, б). Глинистая фракция аргиллита, вмещающего микрофоссилии, состоит из Mg–Fe-хлорита и слюдистых минералов (рис. 5, г), где доля  $\text{Fe}_2\text{O}_3$  не превышает 10%, хотя некоторые аргиллитовые слои содержат заметную примесь тонкодисперсного гематита. Таким образом, форма сохранности микрофоссилий в тафоценозе Цаган-Гол представлена кремневыми слепками по органическим остаткам, захороненным в приповерхностном слое донного ила. Формирование этих слепков на ранних стадиях диагенеза сопровождалось кристаллизацией аутигенных глинистых минералов и осаждением окисных форм железа преимущественно в узких зонах, окружавших слепки.

Помимо трубок, в мацерированных препаратах встречаются единичные крупные объемные микрофоссилии серповидных очертаний (табл. I, фиг. 13). Их ширина от центральной части к периферии постепенно уменьшается от 100–80 до 30 мкм. Сравнительно немногочисленную группу микрофоссилий представляют собой плотно закрученные спирали, отнесенные к виду *Obruchevelia ditissima* Schipitzyn et Yakschin (табл. I, фиг. 14–17). Диаметр спиралей варьирует от 80 до 120 мкм, что статистически заметно превышает диаметр описанных выше трубок, в т.ч. и их “сегментированных” разновидностей (рис. 4, б). По размерам этот вид разделяется на два подвида, которые различаются диаметром спирали при постоянном диаметре трубок (рис. 4, в).



**Рис. 4.** Размеры микрофоссилий свиты Зуун-Арц: а – ширина нитей, наблюдаемая в шлифах ( $n = 30$  – черные нити,  $n = 80$  – красные нити); б – гистограммы распределения: 1 – ширина нитей в шлифах ( $n = 30$ ), 2 – диаметр трубок в мацерированных препаратах ( $n = 254$ ), 3 – диаметр спирали *Obruchevelia ditissima* ( $n = 13$ ); в – соотношение диаметра трубки с диаметром спирали *O. ditissima*.



**Рис. 5.** Химический и минеральный состав нитевидных микрофоссилий и вмещающего аргиллита: *a, б* – фотографии нити в шлифе при комбинированном освещении (*a*) и в проходящем свете при скрещенных николях (*б*); *в* – средний химический состав нити (1), ее внешней оболочки (2) и вмещающего аргиллита (3) по данным микрозондового анализа без учета органического углерода; *г* – минеральный состав аргиллита по данным рентген-дифракционного анализа (ориентированный препарат, излучение CuK $\alpha$ ): Cl – Fe-хлорит, M – иллит + обломочная слюда, Q – кварц.

В шлифах обнаружены единичные формы, которые не сохраняются при мацерации. Они включают в себя крупные и короткие сегментированные трубки, схожие с представителями рода *Pararenicola* Wang (табл. I, фиг. 18), трихомы с клетками удлиненно-цилиндрической формы высотой 12–35 мкм, аналогичные *Nochtuija prima* Yakschin (табл. I, фиг. 19), а также однорядные бусиноподобные нити, предположительно, *Norodyskia minor* Dong et al. (табл. I, фиг. 21). В шлифе также встречена крупная одиночная трубка, диагностированная как *Zuunia chimditsereni* Yang et al. (табл. I, фиг. 20).

### ХАРАКТЕРИСТИКА МИКРОБИОТЫ ЗУУН-АРЦ И ПАЛЕОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ МИКРОФОССИЛИЙ

Анализ ассоциаций микрофоссилий, захороненных в минерализованных тафоценозах (конкреции раннедиагенетических кремней и фосфоритов) свиты Зуун-Арц, показал резкое доминирование нитчатых мат-формирующих цианобактериальных сообществ, при отсутствии колоний бентосных коккоидных форм и сфероморфных акритарх. Судя по размерам, нитчатые микрофоссилии *Siphonophycus* представляли собой полые чехлы осцилляториевых и, возможно, носточковых цианобактерий.

В органико-глинистых тафоценозах (аргиллиты) сохраняются лишь редкие аллохтонные и сильно деградировавшие фрагменты,

предположительно, таких же цианобактериальных матов. Однако, наряду с ними, здесь присутствуют обильные крупные и разнообразные органические остатки, лишь небольшая часть которых относится к осцилляториевым цианобактериям *Obruchevella ditissima*, а доминирующей популяцией являются трубчатые микрофоссилии неопределенной биологической (филогенетической) принадлежности. Описанные выше трубки статистически заметно превышают размеры чехлов гормогониевых цианобактерий (30–120 мкм против 0.5–64 мкм, соответственно), но в целом значительно уступают по размерам трубчатым фоссилиям неопротерозоя, которые обычно интерпретируются как остатки многоклеточных водорослей или животных (Butterfield, 2004; Cunningham et al., 2015; Yang et al., 2020; Willman, Peel, 2022). По размерам и морфологии отдельно взятые фрагменты трубок из свиты Зуун-Арц близки к микрофоссилиям *Portfjeldia aestatis* Willman et Peel, которые описаны как остатки водорослей из отложений эдиакария Северной Гренландии. Вместе с тем, особенности изученного тафоценоза позволяют предложить иную интерпретацию.

Пространственное (трехмерное) распределение трубок, наблюдаемое внутри слоев, свидетельствует о захоронении организмов *in situ* в приповерхностном слое осадка, поскольку при аллохтонном захоронении остатки этих организмов были бы ориентированы строго вдоль отдельных микрослоев. С учетом значительного

коэффициента компактности глинистых илов, такой поверхностный слой осадка во время своего формирования мог достигать, по крайней мере, нескольких мм толщины. Поскольку значительная часть железа в этих слоях находится в окисной форме в составе синформационного гематита, наддонная водная толща бассейна Зуун-Арц была кислородсодержащей. С этим выводом согласуется присутствие позднеэдиакарских роющих билатерий, следы которых описаны из этих отложений (Oji et al., 2018), а также U-Мо-изотопные данные, указывающие на глобальное распространение оксигенизации шельфовых морей в позднем эдиакарии (Kendall et al., 2015). В этих условиях в бассейне Зуун-Арц богатые органикой слои донного ила представляли собой транзитные кислород-аноксигенные ( $H_2S-O_2$ ) зоны. В современных обстановках такие зоны обычно населены сообществами так называемых “градиентных” организмов, среди которых особо выделяются сообщества тиобиоса (Заварзин, 2003). Они включают в себя специфическую группу гигантских серных (сульфид-окисляющих) бактерий, размеры которых достаточны для того, чтобы пересекать границу между двумя зонами и получать возможность метаболически окислять  $H_2S$  (Salman et al., 2013). Среди этих организмов в современных бассейнах широко распространены колониальные (политрихоминые) подвижные бактерии *Thioploca*, заключенные в прочный внешний чехол (Maier, Gallardo, 1984; Jørgensen, Gallardo, 1999; Kojima et al., 2003; Salman et al., 2011). В донных илах шельфа северного побережья Чили политрихоминые нити тиапловых бактерий *Candidatus Marithioploca araucae* (Gallardo et al., 2013) по размерам, “меандрирующим” очертаниям и распределению в осадке идентичны трубкам, наблюдаемым в свите Зуун-Арц. Для них характерно сочетание плавных “меандр”, лежащих в плоскости слоя, с резкими (под углом  $90^\circ$  к слою) изгибами трубок, что наблюдается на поверхности слоев и в шлифах (рис. 3, *г*, *д*, *и*). Очевидно, такая конфигурация была обусловлена существованием бактерий в условиях очень резкой кислород-аноксигенной границы, почти совпадающей с поверхностью раздела осадок-вода. Трихомы протыкали эту границу и, по образному выражению Г.А. Заварзина (2003), “торчали над поверхностью дна, как газон”. Некоторые трубки объединялись в слабозавитые и плотно прилегающие друг к другу пары. Возможно, поверхность чехла в области прилегания трубок была общей для обоих трихомов (табл. I, фиг. 12). Важно отметить, что в слоях, содержащих эти микрофоссилии,

отсутствуют агрегаты раннеэдиакарского пирита, обычно широко распространенного в стратиграфически смежных слоях, что предполагает заметное влияние позднеэдиакарского тиобиоса на геохимию и, прежде всего, на редокс-потенциал донных илов. Вероятно, процессы окисления в приповерхностном слое донного ила могли быть триггером избирательного осаждения ранних фаз кремнезема, что явилось причиной объемных форм сохранности микрофоссилий тафоценоза Цаган-Гол.

Недавно аналогичные “извивающиеся” нити были описаны из верхнего эдиакария Бразилии (около 563 млн лет) и также были интерпретированы как слепки сульфид-окисляющих бактерий (Becker-Kerber et al., 2021). Примечательно, что значения среднестатистического диаметра для одновозрастных бразильских и монгольских трубок совпадают между собой с удивительной точностью (68.8 мкм против 67.2 мкм соответственно).

Резко подчиненным автохтонным компонентом этого прокариот-образующего тафоценоза, очевидно, являлись эукариотные бентосные организмы, сохраненные в виде однорядных цепочек мелких разобщенных сфероидов, предположительно отнесенных к виду *Norodyskia minor* (табл. I, фиг. 21). Другие более крупные единичные септированные трубчатые формы (табл. I, фиг. 18), в т.ч. заметно компрессированные клаудиноподобные трубки *Zuunia chimidtsereni* (табл. I, фиг. 20), вероятно, представляли собой аллохтонный компонент тафоценоза, перенесенный течениями из более мелководных зон рампа. Таким образом, в фашиально-палеоэкологической структуре бассейна Зуун-Арц на ранней трансгрессивной стадии его развития выделялись две крупные и контрастные зоны. Во внешней мелководной зоне были повсеместно распространены бентосные фототрофные, главным образом, осцилляториевые цианобактериальные сообщества и подчиненные таксономически бедные сообщества эдиакарских эукариот. Во внутренней, сравнительно глубоководной зоне бассейна, преобладали сообщества хемотрофных прокариот с угнетенной бентосной флорой и фауной. В этой структуре нет признаков присутствия как эукариотного, так и прокариотного фитопланктона, характерного для предшествующих бассейнов раннеэдиакарского возраста. Вероятно, подобный облик таких морских экосистем был характерен и для других палеобассейнов того времени, существовавших в преддверии эдиакарий–кембрийской “агрономической революции”.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

Род *Horodyskia* Yochelson et Fedonkin, 2000

*Horodyskia minor?* Dong et al., 2008

Табл. I, фиг. 21

*Horodyskia minor*: Dong et al., 2008, с. 368–371, рис. 3; Zhang et al., 2023, рис. 2A, 2D.

Голотип – Virginia Polytechnic Institute Geosciences Museum, слайд 06JM-4; коорд. 143.8 × 15.8; катал. № VPIGM-4606; Южный Китай, восточная часть Гуйчжоу; верхний эдиакарий, свита Лючапо (*Liuchapo Fm*); Dong et al., 2008, рис. 3а.

Описание. Серия линейно расположенных сферических образований, разделенных промежутками и образующих цепочки наподобие бус. Нити прямые или изогнутые, видимой длины до 2.5 мм. Диаметр “бусин” от 25 до 70 мкм, в одной нити их размер примерно одинаков. Расстояние между соседними “бусинами” сопоставимо с их размерами и составляет 20–70 мкм. В одной цепочке наблюдается до 25 “бусин”. В нескольких образцах бусины соединены между собой органическими нитями. Некоторые нити окружены ореолом, по ширине вдвое превышающим размер бусин.

Замечания. У монгольских экземпляров размер “бусин” несколько меньше, чем в образцах из Китая. Тем не менее, общий план строения, наличие соединительных нитей и ореола позволяет отнести эти находки к *H. minor*.

Распространение. Верхний эдиакарий, свита Лючапо, Гуйчжоу, Южный Китай. Эдиакарий, свита Зуун-Арц, р. Цаган-Гол, Завхан, Монголия.

Материал. Шесть экз. из свиты Зуун-Арц в шлифах.

Род *Obruchevella* Reitlinger, 1948, emend. Yakschin et Luchinina, 1981, emend. Kolosov, 1984, emend.

Yankauskas, 1989, emend. Burzin, 1995, emend. Nagovitsin, 2000

*Obruchevella ditissima* Schipitzyn et Yakschin, 1981

Табл. I, фиг. 14–17

*Obruchevella ditissima*: Якшин, Лучинина, 1981, табл. X, фиг. 4, 5; Городничев, Дробкова, 1991, табл. II, фиг. 1.

Голотип – ИГиГ, № 309, шлиф 2219-М/3; Кузнецкий Алатау, верховья р. Томь; венд, енисейская серия, мартюхинская свита; Якшин, Лучинина, 1981, табл. X, фиг. 4.

Описание. Трубка, закрученная в правильную цилиндрическую спираль с плотно прилегающими друг к другу витками. Внешний диаметр спиралей от 85 до 115 мкм, наблюдаемая длина фрагментов спиралей до 500 мкм, количество

витков до 30. Трубки без сегментации, их диаметр от 19 до 24 мкм. Толщина стенки трубок до 5 мкм.

Распространение. Венд, мартюхинская свита енисейской серии, Алтае-Саянская область, Россия; венд, олхинская свита, скв. Иркутская I, гл. 2022, Иркутский амфитеатр, Россия. Эдиакарий, свита Зуун-Арц, р. Цаган-Гол, Завхан, Монголия.

Материал. 14 экз. удовлетворительной сохранности из свиты Зуун-Арц в шлифах и препаратах.

Род *Zuunia* Yang et al., 2020

*Zuunia chimidtsereni* Yang et al., 2020

Табл. I, фиг. 20

*Zuunia chimidtsereni*: Yang et al., 2020, рис. 1A–P; 2C1–C2; 3C1; 4; Topper et al., 2022, рис. 4C; 8; 9K–S.

Голотип – Ин-т Геологии Китайской академии геологических наук (IGCAGS), № BGol-N68G1-07 BYN1108; Монголия, Завхан, р. Баян-Гол; верхний эдиакарий, свита Зуун-Арц; Yang et al., 2020, рис. 1A.

Описание. Фрагмент косога среза трубки длиной 3.4 мм, диаметром 0.72 мм. Стенки трубки толщиной 25–30 мкм, внутренняя поверхность стенок гладкая. Поперечные кольцевые выступы на поверхности трубки сохранились в виде плавно изогнутых гребней толщиной около 20 мкм и высотой до 45 мкм. Расстояние между кольцами от 120 до 180 мкм.

Замечания. У имеющегося единственного экземпляра поперечные кольцевые структуры расположены на большем расстоянии, чем у остатков из типовой коллекции (Yang et al., 2020). Опубликованный образец из того же местонахождения (Topper et al., 2023, рис. 8) имеет еще более крупные размеры. Вероятно, что вид *Z. chimidtsereni* имеет более широкий размерный диапазон.

Материал. Один экз. в шлифе.

\*\*\*

Шесть экз. удовлетворительной и плохой сохранности в шлифах из свиты Зуун-Арц определены как *Gen. et sp. indet.* 1 (табл. I, фиг. 18). Трубки однорядные, прямые или изогнутые, разделенные поперечными пережимами на сегменты, свободно сообщающиеся друг с другом. Диаметр поперечного сечения трубок от 90 до 140 мкм, наибольшая длина неполного фрагмента 540 мкм. Пережимы имеют ширину 2–4 мкм, а расстояние между ними (высота сегментов) 20–30 мкм. Ширина трубки немного уменьшается к

окончаниям. Один конец трубки открытый, второй – замкнутый, закругленный.

Данные микроостатки имеют сходство с представителями рода *Pararenicola* Wang (наличие поперечных колец, отверстие на одном конце и закругленное окончание на другом), но описанный нами экземпляр в несколько раз меньше *Pararenicola*.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей статье рассмотрены проблематики и микрофоссилии из верхнеэдиакарских трансгрессивных отложений базальной аргиллитовой пачки свиты Зуун-Арц террейна Завхан Западной Монголии. Среди этих микрофоссилий впервые описаны органические остатки необычной объемной формы сохранности, выделенные из аргиллитовых слоев с помощью стандартной методики мацерации, а также изученные на поверхностях слоев аргиллита и в параллельно-ориентированных шлифах.

В изученных минерализованных тафоценозах (конкреции раннедиагенетических кремней и фосфоритов) преобладают исключительно остатки мат-формирующих нитчатых микрофоссилий *Siphonophycus kestron*, а также более редкие *S. turicum* и *S. solidum*, которые представляют собой полые чехлы осцилляториевых и, возможно, ностоковых цианобактерий. Проблематики, описанные ранее как остатки одиночных сфероморфид и слоевищ многоклеточных водорослей, представляют собой пелоид-ооидные органико-минеральные зерна и осадки, первичные структуры которых были преобразованы эндобионтными микробными сообществами.

В органико-глинистых тафоценозах на поверхности и внутри аргиллитовых слоев присутствуют обильные крупные и разнообразные органические остатки, большая часть которых представлена трубчатыми микрофоссилиями неопределенной систематической принадлежности. Мы интерпретируем их как остатки чехлов гигантских сульфид-окисляющих тиапловых бактерий, аналогичных современным морским бактериям *Candidatus Marithioploca araucae*. Подчиненным автохтонным компонентом этого тафоценоза являлись остатки эпибентосных организмов, отнесенных к виду *Norodyskia minor*. Аллохтонный компонент тафоценоза представлен в различной степени деструктурированными остатками осцилляториевых цианобактерий *Obruchevella ditissima*, трихомами цианобактериальной природы, предположительно, *Nochtiuja prima*, а также крупными септированными

трубками, среди которых по размерам выделяются сплюснутые клаудино-подобные трубки *Zuunia chimidtsereeni*. Очевидно, эти два компонента изученного тафоценоза представляли собой различные бентосные населения внешних и внутренних зон палеобассейна. Вероятно, что такая фациально-палеоэкологическая структура бассейна была характерна для морских экосистем позднего эдиакария незадолго до кембрийской экспансии эукариот.

\*\*\*

Авторы выражают глубокую признательность Е.А. Лужной и А.Ю. Иванцову (ПИН РАН) за ценные замечания в процессе написания статьи, Б. Энхбаатар, Г. Алтаншагай и Б. Баярмаа (Ин-т палеонтологии и геологии Монгольской академии наук) за всестороннюю помощь при проведении полевых работ, а также Л.В. Зайцевой (ПИН РАН) и Н.В. Горьковой (ГИН РАН) за выполнение электронно-микроскопических исследований, и Е.В. Покровской за проведение рентгенофазового анализа.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследования проведены в соответствии с планами научно-исследовательской работы Геологического института Российской академии наук, тема № АААА-А20-123032400065-4. Экспедиционные работы и сбор материалов проведены за счет средств гранта Российского фонда фундаментальных исследований 29-0-55-44010 Монг\_а.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликтов интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воробьева Н.Г., Петров П.Ю.* Род *Vendomyces* Burzin и фациально-экологическая специфика старореченской микробиоты позднего венда Анабарского поднятия Сибири и ее стратиграфических аналогов // Палеонтол. журн. 2014. № 6. С. 80–92. <https://doi.org/10.1134/S003103011406015X>
- Воробьева Н.Г., Петров П.Ю.* Микробиота баракунской свиты и биостратиграфическая характеристика дальнотайгинской серии: ранний венд Уринского поднятия Сибири // Стратигр. Геол. корреляция. 2020. Т. 28. № 4. С. 26–42. <https://doi.org/10.1134/S0869593820040103>
- Городничев В.И., Дробкова Е.Л.* Обручевеллы из отложений олхинской и чорской свит Иркутского амфитеатра // Поздний докембрий и ранний палеозой

- Сибири. Сибирская платформа и ее обрамление. Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР, 1991. С. 120–129.
- Заварзин Г.А.* Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука, 2003. 348 с.
- Кузнецов А.Б., Семихатов М.А., Горохов И.М.* Возможности стронциевой изотопной хемотратиграфии в решении проблем стратиграфии верхнего протерозоя (рифья и венда) // Стратигр. Геол. корреляция. 2014. Т. 22. № 6. С. 3–25.
- Овчинникова Г.В., Кузнецов А.Б., Васильева И.М. и др.* U-Pb возраст и Sr-изотопная характеристика надтилитовых известняков неопротерозойской цаганоломской свиты, бассейн р. Дзабхан, Западная Монголия // Стратигр. Геол. корреляция. 2012. Т. 20. № 6. С. 28–40.
- Рагозина А.Л., Доржнамжаа Д., Серженикова Е.А. и др.* Ассоциации макро- и микрофоссилий в вендских (эдиакарских) постледниковых отложениях Западной Монголии // Стратигр. Геол. корреляция. 2016. Т. 24. № 3. С. 27–37.  
<https://doi.org/10.1134/S0869593816030059>
- Рагозина А.Л., Доржнамжаа Д., Лужная (Серженикова) Е.А. и др.* Цианобактериальные сообщества завханской ассоциации позднего венда и палеообстановки формирования вендо-кембрийских отложений Западной Монголии // Палеонтол. журн. 2022. Т. 56. № 4. С. 3–11.  
<https://doi.org/10.1134/s0031030122040098>
- Якшин М.С.* Водорослевые микрофоссилии из опорного разреза венда Патомского нагорья (Сибирская платформа) // Новости палеонтологии и стратиграфии. Приложение к журналу “Геология и геофизика”. 2002. Т. 43. Вып. 5. С. 12–31.
- Якшин М.С., Лучинина В.А.* Новые данные по ископаемым водорослям семейства Oscillatoriaceae // Пограничные отложения докембрия и кембрия Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1981. С. 28–34.
- Adach N., Ezaki Y., Li J. et al.* Late Ediacaran *Voxnia*-bearing stromatolites from the Gobi-Altay, western Mongolia // Precamb. Res. 2019. V. 334. 105470.  
<https://doi.org/10.1016/j.precamres.2019.105470>
- Anderson R.P., McMahon S., Bol U. et al.* Palaeobiology of the early Ediacaran Shuurgat Formation, Zavkhan Terrane, south-western Mongolia // J. Syst. Palaeontol. 2017. V. 11. P. 947–968.  
<http://dx.doi.org/10.1080/14772019.2016.1259272>
- Arvestål E.H.M., Willman S.* Organic-walled microfossils in the Ediacaran of Estonia: biodiversity on the East European platform // Precamb. Res. 2020. V. 341. P. 1–27.  
<https://doi.org/10.1016/j.precamres.2020.105626>
- Becker-Kerber B., de Barros G.E.B., Paim P.S.G. et al.* In situ filamentous communities from the Ediacaran (approx. 563 Ma) of Brazil // Proc. Roy. Soc. B. Biol. Sci. 2021. V. 288. № 1942. P. 20202618.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2618>
- Bengtson S., Sallstedt T., Belivanova V., Whitehouse M.* Three-dimensional preservation of cellular and subcellular structures suggests 1.6 billion-year-old crown-group red algae // PLoS Biol. 2017. V. 15. № 3. P. 2000735.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2000735>
- Bold U., Ahm A.C., Schrag D.P. et al.* Effect of dolomitization on isotopic records from Neoproterozoic carbonates in southwestern Mongolia // Precamb. Res. 2020. V. 350. P. 105902.  
<https://doi.org/10.1016/j.precamres.2020.105902>
- Bold U., Crowley J.L., Smith E.F. et al.* Neoproterozoic to early Paleozoic tectonic evolution of the Zavkhan terrane of Mongolia: Implications for continental growth in the Central Asian orogenic belt // Lithosphere. 2016a. V. 8. № 6. P. 729–750.  
<https://doi.org/10.1130/L549.1>
- Bold U., Macdonald F.A., Smith E.F. et al.* Elevating the Neoproterozoic Tsagaan-Olom Formation to a Group // Mongolian Geoscientist. 2013. V. 39. P. 89–94.
- Bold U., Smith E.F., Rooney A.D. et al.* Neoproterozoic stratigraphy of the Zavkhan terrane of Mongolia: the backbone for Cryogenian and early Ediacaran chemostratigraphic records // Amer. J. Sci. 2016b. V. 316. P. 1–63.  
<https://doi.org/10.2475/01.2016.01>
- Butterfield N.J.* A vaucheriacean alga from the middle Neoproterozoic of Spitsbergen: implications for the evolution of Proterozoic eukaryotes and the Cambrian explosion // Paleobiology. 2004. V. 30. P. 231–252.  
[https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2004\)030<0231:AVAFTM>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2004)030<0231:AVAFTM>2.0.CO;2)
- Cunningham J.A., Vargas K., Liu P. et al.* Critical appraisal of tubular putative eumetazoans from the Ediacaran Weng’an Doushantuo biota // Proc. Roy. Soc. B. 2015. V. 282. P. 20151169.  
<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.1169>
- Dong L., Xiao S., Shen B., Zhou Ch.* Silicified *Horodyskia* and *Palaeopascichnus* from Upper Ediacaran cherts in South China: Tentative phylogenetic interpretation and implications for evolutionary stasis // J. Geol. Soc. 2008. V. 165. № 1. P. 367–378.  
<https://doi.org/10.1144/0016-76492007-074>
- Dornbos S.Q., Oji T., Kanayama A., Gonchigdorj S.* A new Burgess shale-type deposit from the Ediacaran of western Mongolia // Sci. Rep. 2016. V. 6. P. 1–5.  
<https://doi.org/10.1038/srep23438>
- Jørgensen B.B., Gallardo V.A.* *Thioploca* spp.: filamentous sulfur bacteria with nitrate vacuoles // FEMS Microbiol. Ecol. 1999. V. 28. P. 301–313.  
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.1999.tb00585.x>
- Kendall B., Komiya T., Lyons T.W. et al.* Uranium and molybdenum isotope evidence for an episode of widespread ocean oxygenation during the late Ediacaran Period // Geochim. Cosmochim. Acta. 2015. V. 156. P. 173–193.
- Khomentovsky V.V., Gibsher A.S.* The Neoproterozoic–Lower Cambrian in northern Gobi-Altay, western Mongolia: Regional setting, lithostratigraphy, and biostratigraphy // Geol. Mag. 1996. V. 133. P. 371–390.  
<https://doi.org/10.1017/S001675680000755X>

- Kojima H., Teske A., Fukui M.* Morphological and phylogenetic characterizations of freshwater *Thioploca* species from Lake Biwa, Japan, and Lake Constance, Germany // *Appl. Environ. Microbiol.* 2003. V. 69. P. 390–398. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.1.390-398.2003>
- Liu P., Moczyłowska M.* Ediacaran microfossils from the Doushantuo Formation chert nodules in the Yangtze Gorges area, South China, and new biozones // *Fossils and Strata.* 2019. V. 65. P. 1–172. <https://doi.org/10.1002/9781119564225.ch1>
- Macdonald F.A., Jones D.S., Schrag D.P.* Stratigraphic and tectonic implications of a newly discovered glacial diamictite–cap carbonate couplet in southwestern Mongolia // *Geology.* 2009. V. 37. P. 123–126. <https://doi.org/10.1130/G24797A.1>
- Maier S., Gallardo V.A.* *Thioploca araucae* sp. nov. and *Thioploca chileae* sp. nov. // *Intern. J. Syst. Bacteriol.* 1984. V. 34. № 4. P. 414–418. <https://doi.org/10.1099/00207713-34-4-414>
- Oji T., Dornbos S.Q., Yada K. et al.* Penetrative trace fossils from the late Ediacaran of Mongolia: early onset of the agronomic revolution // *Roy. Soc. Open Sci.* 2018. V. 5. P. 172250. <https://doi.org/10.1098/rsos.172250>
- Ouyang Q., Zhou C.M., Pang K., Chen Z.* Silicified *Polybessurus* from the Ediacaran Doushantuo Formation records microbial activities within marine sediments // *Palaeoworld.* 2022. V. 31. P. 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2021.03.001>
- Ragozina A.L., Dorjnamjaa D., Serezhnikova E.A. et al.* Prasinophyte green algae *Tasmanites* and problematic fossils in the Upper Vendian biota of the Zavkhan Basin, Western Mongolia // *Paleontol. J.* 2016. V. 50. № 12. P. 1314–1320. <https://doi.org/10.1134/S0031030116120157>
- Rooney A.D., Strauss J.V., Brandon A.D., Macdonald F.A.* A cryogenian chronology: Two long-lasting synchronous Neoproterozoic glaciations // *Geology.* 2015. V. 43. № 5. P. 459–462. <https://doi.org/10.1130/G36511.1>
- Salman V., Amann R., Girth A.C. et al.* A single-cell sequencing approach to the classification of large, vacuolated sulfur bacteria // *Systematic and Applied Microbiol.* 2011. V. 34. № 4. P. 243–259. <https://doi.org/10.1016/j.syapm.2011.02.001>
- Salman V., Bailey J.V., Teske A.* Phylogenetic and morphologic complexity of giant sulphur bacteria // *Antonie van Leeuwenhoek.* 2013. V. 104. P. 169–186. <https://doi.org/10.1007/s10482-013-9952-y>
- Serezhnikova E.A., Ragozina A.L., Dorjnamjaa D., Zaitseva L.V.* Fossil microbial communities in Neoproterozoic interglacial rocks of western Mongolia // *Precamb. Res.* 2014. V. 245. P. 66–79. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2014.01.005>
- Smith E.F., Macdonald F.A., Petach T.A. et al.* Integrated stratigraphic, geochemical, and paleontological late Ediacaran to early Cambrian records from southwestern Mongolia // *GSA Bull.* 2015. V. 128. P. 442–468. <https://doi.org/10.1130/B31248.1>
- Topper T., Betts M.J., Dorjnamjaa D. et al.* Locating the BACE of the Cambrian: Bayan Gol in southwestern Mongolia and global correlation of the Ediacaran–Cambrian boundary // *Earth-Sci. Rev.* 2022. V. 29. P. 104017. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2022.104017>
- Willman S., Peel J.S.* Problematic tubular fossils from the Portfeld Formation (Ediacaran) of North Greenland // *J. Paleontol.* 2022. Online first 02 June 2022. <https://doi.org/10.1017/jpa.2022.43>
- Willman S., Slater B.J.* Late Ediacaran organic microfossils from Finland // *Geol. Mag.* 2021. V. 158. P. 2231–2244. <https://doi.org/10.1017/S0016756821000753>
- Xiao S., Narbonne G.M.* The Ediacaran Period // *Geologic Time Scale / Eds. Gradstein F.M., Ogg J.G., Schmitz M.D., Ogg G.M.* Oxford: Elsevier, 2020. V. 1. P. 521–561. <https://www.doi.org/10.1016/B978-0-12-824360-2.00018-8>
- Xiao S., Narbonne G.M., Zhou C. et al.* Towards an Ediacaran Time Scale: Problems, protocols, and prospects // *Episodes.* 2016. V. 39. № 4. P. 540–555. <https://doi.org/10.18814/epiugs/2016/v39i4/103886>
- Xiao S., Yuan X., Steiner M., Knoll A.H.* Macroscopic carbonaceous compressions in a terminal Proterozoic shale: a systematic reassessment of the Miaohu biota, South China // *J. Paleontol.* 2002. V. 76. P. 347–376. <https://doi.org/10.1017/S0022336000041743>
- Yang B., Steiner M., Schiffbauer J.D. et al.* Ultrastructure of Ediacaran cloudinids suggests diverse taphonomic histories and affinities with non-biomineralized annelids // *Sci. Rep.* 2020. V. 10 (535). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56317-x>
- Ye Q., An Z., Yu Y. et al.* Phosphatized microfossils from the Miaohu Member of South China and their implications for the terminal Ediacaran biodiversity decline // *Precamb. Res.* 2023. V. 388. P. 107001. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2023.107001>
- Ye Q., Tong J., An Z. et al.* A systematic description of new macrofossil material from the upper Ediacaran Miaohu Member in South China // *J. Syst. Palaeontol.* 2017. V. 17. P. 183–238. <https://doi.org/10.1080/14772019.2017.1404499>
- Zhang Y., Chang Sh., Feng Q., Zheng Sh.* A diverse microfossil assemblage from the Ediacaran–Cambrian deep-water chert of the Liuchapo Formation in Guizhou Province, South China // *J. Earth Sci.* 2023. V. 34. № 2. P. 398–408. <https://doi.org/10.1007/s12583-021-1485-0>
- Zhu S., Zhu M., Knoll A.H. et al.* Decimetre-scale multicellular eukaryotes from the 1.56-billion-year-old Gaoyuzhuang Formation in North China // *Nature Commun.* 2016. V. 7. № 1. P. 11500. <https://doi.org/10.1038/ncomms11500>

## Объяснение к таблице I

Микрофоссилии свиты Зуун-Арц, эдиакарий.

Фиг. 1–3. Трубка, форма 1: 1 – экз. ГИН 14716-248, обр. 22075-18; 2 – экз. ГИН 14716-62, преп. 22075-1, т. 2; 3 – поперечный срез, экз. ГИН 14716-215, шлиф 22075-13, т. 9.

Фиг. 4–6, 12. Трубка, форма 2: 4 – экз. ГИН 14716-239, обр. 22075-8; 5 – экз. ГИН 14716-237, обр. 22075-6; 6 – экз. ГИН 14716-67, преп. 22075-2, т. 5; 12 – экз. ГИН 14716-182, шлиф 22075-11, т. 4.

Фиг. 7–11. Трубка, форма 3: 7 – экз. ГИН 14716-238, обр. 22075-7; 8 – экз. ГИН 14716-247, обр. 22075-17; 9 – экз. ГИН 14716-249, обр. 22075-19; 10 – экз. ГИН 14716-193, шлиф 22075-11, т. 16; 11 – экз. ГИН 14716-209, шлиф 22075-13, т. 3.

Фиг. 13. Микроостаток серповидной формы, экз. ГИН 14716-80, преп. 22075-2, т. 17.

Фиг. 14–17. *Obruchevella ditissima* Schipitzyn et Yakschin: 14 – экз. ГИН 14716-78, преп. 22075-2, т. 15; 15 – экз. ГИН 14716-82, преп. 22075-3, т. 3; 16 – экз. ГИН 14716-87, преп. 22075-3, т. 8; 16а – увеличенный фрагмент; 17 – экз. ГИН 14716-93, преп. 22075-3, т. 14.

Фиг. 18. Gen. et sp. indet. 1, экз. ГИН 14716-166, шлиф 22075-10, т. 10.

Фиг. 19. *Nochtuija prima* Yakschin, экз. ГИН 14716-57, шлиф 22073-2, т. 11.

Фиг. 20. *Zuunia chimidtsereni* Yang et al., 2020, экз. ГИН 14716-282, шлиф 22075-П1, т. 1.

Фиг. 21. *Norodyskia minor?* Dong et al., экз. ГИН 14176-58, шлиф 22073-3, т. 1.

## New Data on the Upper Ediacaran Microbiota of Zuun-Arts (Zavkhan Terrane, Western Mongolia)

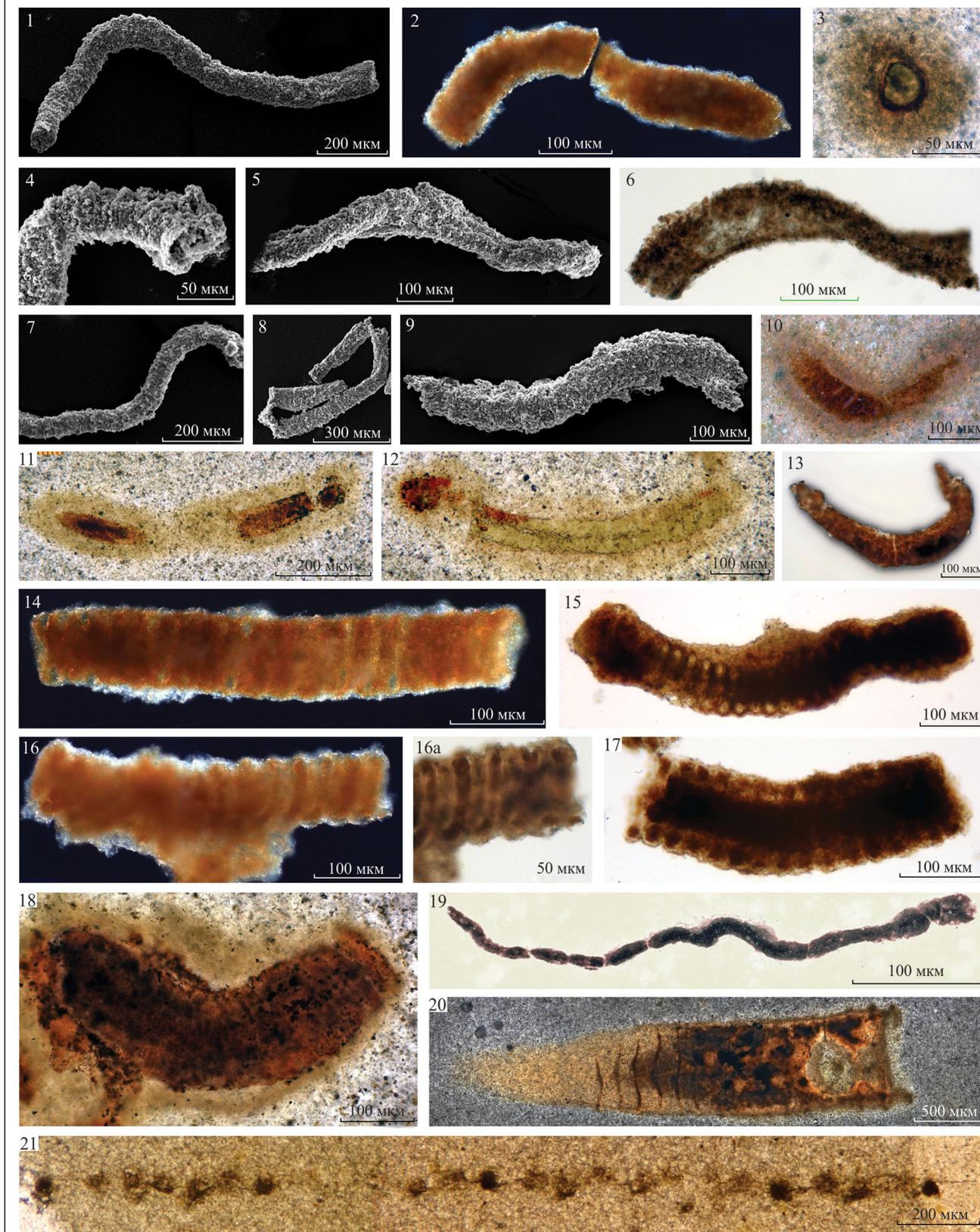
P. Yu. Petrov<sup>1</sup>, N. G. Vorob'eva<sup>1</sup>, A. L. Ragozina<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119017 Russia*

<sup>2</sup>*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

The microfossils and problematica from the Upper Ediacaran deposits of the Zuun-Arts Formation of the Zavkhan terrane of Western Mongolia are considered. For the first time, various organic remains preserved in mineralized and organic-clay taphocenoses have been described from these deposits. Numerous tubular microfossils are interpreted as remains of the sheaths of the giant sulfide-oxidizing Thioploca bacteria *Candidatus Marithioploca araucae*. Autochthonous and allochthonous components of microbiota were identified, and the putative facies-ecological structure of the paleobasin was analyzed.

**Keywords:** Algae, Microfossils, Problems, Taphocenosis, Vendian, Ediacaran, Biostratigraphy



УДК 56.016.3:551.732.2

## КЕМБРИЙСКИЕ МИКРОФОССИЛИИ РОДА *COROLLASPHAERIDIUM*: НОВАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ И ПЕРЕСМОТР СИСТЕМАТИКИ

© 2024 г. О. В. Дантес<sup>a, b, \*</sup>, К. Е. Наговицин<sup>a</sup>, Е. Г. Раевская<sup>c</sup>

<sup>a</sup> Институт нефтегазовой геологии и геофизики ИНГГ СО РАН, Новосибирск, 630090 Россия

<sup>b</sup> Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

<sup>c</sup> Всероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского, Санкт-Петербург, 199106 Россия

\*e-mail: 1429olga@gmail.com

Поступила в редакцию 15.11.2023 г.

После доработки 09.02.2024 г.

Принята к публикации 09.02.2024 г.

Колоколообразные микрофоссилии, найденные в отложениях томмотского яруса нижнего кембрия Сибирской платформы, сопоставлены с морфологически схожими формами нижнего кембрия Австралии, отнесенными к роду акритарх *Corollasphaeridium* Martin in Dean et Martin, 1982. Ревизия рода с привлечением геометрическо-морфометрического метода позволила обосновать выделение сибирских и австралийских форм в отдельный род *Spicaticampaniformis* gen. nov. с двумя видами в составе. Дано описание нового рода и приведены дополненные описания видов *S. aliquolumus* и *S. orimolumus*. По выявленным характеристикам их строения, исключающим форму цельной замкнутой оболочки, присущей акритархам, а также с учетом вариативности черт, сравнимой с модельными организмами (приапулиды, скребни, хитинозои), предложено рассматривать роды *Corollasphaeridium* и *Spicaticampaniformis* в группе Metazoa. Показаны общие закономерности в вариативности формы оболочек *Spicaticampaniformis orimolumus* и скребней (*Acanthocephala*), что может указывать на схожие экоморфотипы, а также *Corollasphaeridium wilcoxianum* и приапулид, которые также могут являться экоморфотипами.

**Ключевые слова:** органостенные микрофоссилии, кембрий, *Corollasphaeridium*, Сибирская платформа, геометрическая морфометрия

DOI: 10.31857/S0031031X24040027, EDN: SEGTOE

### ВВЕДЕНИЕ

Многие микрофоссилии докембрия–кембрия описываются без биологической интерпретации из-за фрагментарной сохранности и тафономических преобразований, меняющих исходную форму организмов. Исключением не является род *Corollasphaeridium*, представленный мелкими (до 100 мкм) органостенными микрофоссилиями с полыми выростами, соединяющимися с центральной камерой (Dean, Martin, 1982). Данный род был помещен в группу *Acritarcha*, предложенную В. Эвитт (Evvitt, 1963) для объектов с неясным систематическим положением. Согласно определению группы *Acritarcha* (Downie et al., 1963), к ней относятся, главным образом, одиночные замкнутые различно орнаментированные оболочки, иногда открывающиеся с помощью разрыва, трещины

или формирования простого круглого оперкулярного пилома. Совокупность данных по морфологии, предположительному жизненному циклу и структуре оболочки позволяет относить акритарх к одноклеточному микрофитопланктону. Представители рода *Corollasphaeridium* имеют незамкнутую колоколообразную форму (на всех наблюдаемых экземплярах) с отверстием на одной стороне, скорее схожим с линией отрыва или линией роста кутикулярных покровов. Несмотря на то, что данные объекты были отнесены к акритархам, не раз возникали вопросы о природе этих форм (Раевская и др., 2023), но никакие специальные исследования в этом направлении прежде не проводились.

Первые описанные органостенные остатки рода *Corollasphaeridium* происходят из переходных верхнекембрийских–нижнеордовикских отложений

провинции Альберта Канады, где они приурочены к уровню предполагаемого положения границы систем (Dean, Martin, 1982). Немногим позже они были найдены в пограничных отложениях кембрия—ордовика на севере Китая (Chen et al., 1986). Богатый китайский материал позволил выявить и описать дополнительные морфологические особенности, в частности — наличие “апикального воротника”, обрамляющего широкое отверстие. Помимо типового вида *Corollasphaeridium wilcoxianum* Martin in Martin et Dean, 1986, в составе рода был описан вид *C. normalisum* Yin in Chen et al., 1986, который позже перешел в синонимизму к типовому виду, т.к. было показано, что он представляет собой поперечный ракурс его оболочки (Martin, 1992). Вид *C. wilcoxianum* в силу легко узнаваемой морфологии, узкой стратиграфической встречаемости и широкой географии был предложен в качестве зонального, а также как вид-индекс границы кембрия и ордовика (Martin, 1992; Wang et al., 2019). Позже в Австралии были обнаружены микрофоссилии, которые имели сходную колоколообразную морфологию, и на этом основании они были отнесены к роду *Corollasphaeridium* (Gravestock et al., 2001). Австралийские виды *C. opimolumum* и *C. aliquolumum* имеют раннекембрийский (атдабанский—ботомский) возраст, установленный на основе находок трилобитов, археоциат и мелкой скелетной фауны (Gravestock et al., 2001). Обнаруженные нами на Сибирской платформе в отложениях томмотского яруса органостенные микрофоссилии имеют большое сходство с австралийскими видами рода *Corollasphaeridium* и могут быть отнесены к одному виду (Дантес и др., 2023). Таким образом, стратиграфический диапазон рассматриваемого рода расширен почти на весь кембрий. Дополнительный материал позволяет на новом уровне рассмотреть вопросы биологической принадлежности данных микрофоссилий и обосновать их перевод в группу Metazoa. Кроме того, выраженная морфологическая гетерогенность рода *Corollasphaeridium* и различные сочетания морфологических характеристик ставят вопрос о его разделении на два рода: *Corollasphaeridium* и *Spicaticampaniformis* gen. nov. Для обоснования предлагаемых изменений систематического положения изученных форм впервые для кембрийских органостенных микрофоссилий применены методы геометрической морфометрии.

#### КРАТКИЙ ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЗОР

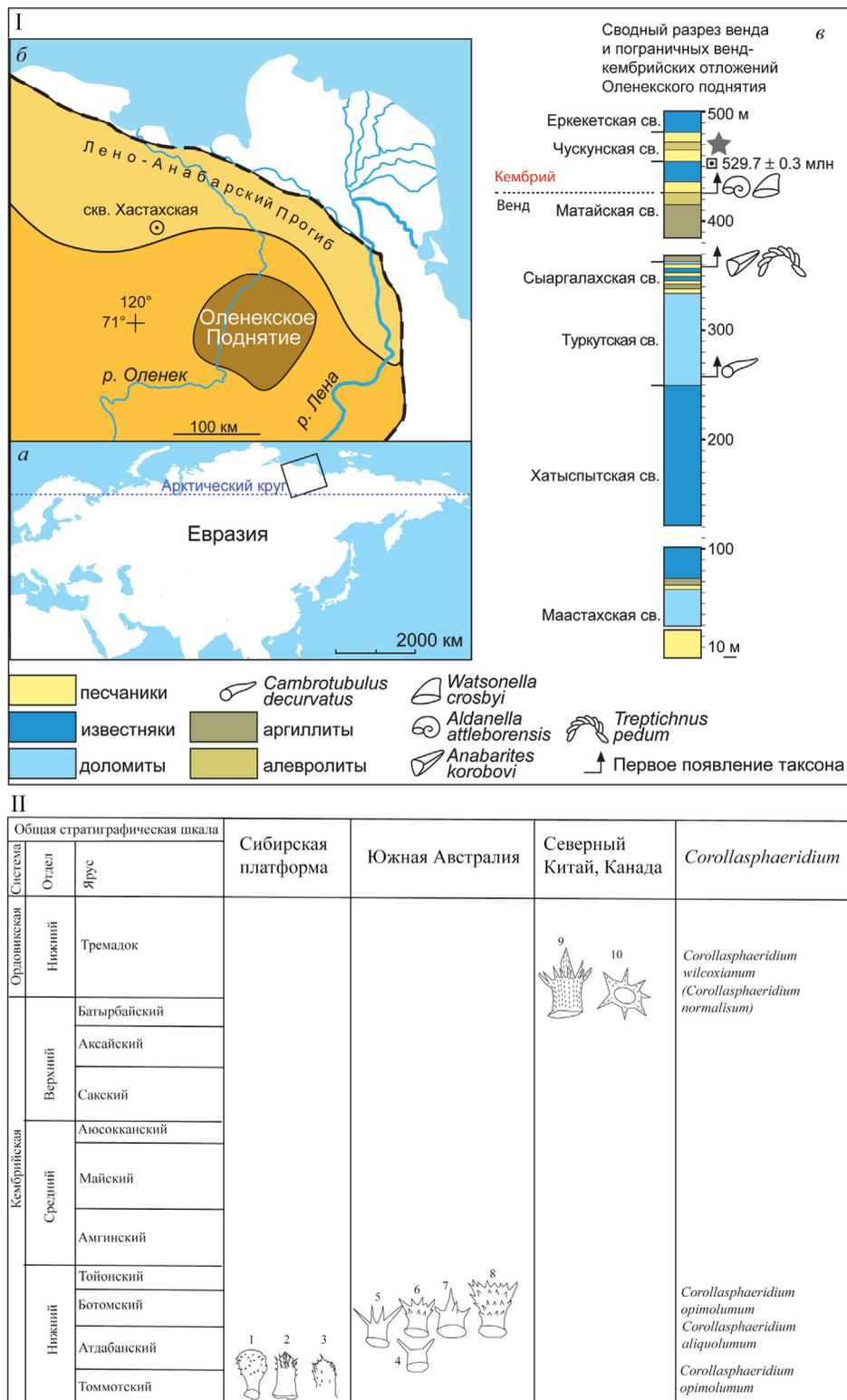
Анализ рода *Corollasphaeridium* проводился на материале из нижнекембрийских отложений

Сибирской платформы и опубликованных данных из других местонахождений. Ископаемый материал обнаружен в чукунской свите кессюсинской серии томмотского яруса нижнего кембрия Оленекского поднятия Сибирской платформы (рис. 1) (Grazhdankin et al., 2020). Кессюсинская серия включает в себя три свиты (снизу вверх): сыаргалахскую, маттайскую, чукунскую. В кровле маттайской свиты выше уровня первого появления томмотских моллюсков *Aldanella attleboensis* Shaler et Foerste и *Watsonella crosbyi* Grabau были обнаружены прослойки вулканических туфов. U–Pb возраст цирконов, извлеченных из этих туфов, составил  $529.7 \pm 0.3$  млн лет (Kaufman et al., 2012; Nagovitsin et al., 2015). Чукунская свита перекрывается еркекетской свитой (Коровников, 2002), нижняя часть которой (до 11 м) относится к томмотскому ярусу (верхняя часть зоны *Dokidocyathus regularis* и зона *Dokidocyathus lenaicus*). Примерно в 11 м от основания еркекетской свиты обнаружены трилобиты атдабанского яруса (*Profallotaspis jakutensis* Repina) (Коровников, 2002). Комплекс ископаемых чукунской свиты содержит многочисленные органостенные остатки животного происхождения (Grazhdankin et al., 2020).

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для извлечения органических остатков из породы использовалась щадящая методика, предложенная Т.Н. Герман (1974), при которой крупные органические пленки и микрофоссилии извлекаются из растворенного осадка без центрифугирования. Для оптимизации и ускорения работы с осадком использовались сита с ячейкой 150–250 мкм, при помощи которых не только извлекался мацерат крупной фракции, но и освобождался от подавляющей части минеральной составляющей. Мелкая фракция (менее 250 мкм) обрабатывалась по стандартной палинологической методике, с отделением органической части осадка от минеральной в тяжелой жидкости с использованием центрифуги.

Ископаемый фактический материал из чукунской свиты представлен экземплярами удовлетворительной и хорошей сохранности (табл. II). Для проведения сравнительного анализа микрофоссилий, описываемых в составе рода *Corollasphaeridium*, использовались опубликованные данные для таксонов *C. wilcoxianum* (в т.ч. для его синонима *C. normalisum*), *C. opimolumum* и *C. aliquolumum* (Dean, Martin, 1982; Martin, 1992; Gravestock et al., 2001; Zang et al., 2007; Wang et al., 2019). Будучи сходными



**Рис. 1.** Географическое положение, стратиграфическая колонка и стратиграфическое распределение микрофоссилий рода *Corollasphaeridium*: I – географическое положение и стратиграфическая колонка: а – изучаемая местность (в квадрате), б – местоположение Оленекского поднятия, в – сводная стратиграфическая колонка (по: Grazhdankin et al., 2020, с изменениями); II – распределение микрофоссилий рода *Corollasphaeridium* по миру: 1–3 – сибирский материал, отнесенный в данной работе к *Spicaticampraniformis* gen. nov.; 4–8 – австралийский материал: 4, 5 – *S. aliquolum*, 6–8 – *S. opimolum*; 9, 10 – китайский и канадский материал по *Corollasphaeridium wilcoxianum* (10 – *C. normalisum* по: Gravestock et al., 2001).

по общей колоколообразной форме остатков, все выделенные ранее виды рода *Corollasphaeridium* имеют существенные отличия в особенностях строения “оболочек” и выростов (шипов). В качестве одного из методов установления взаимоотношений перечисленных таксонов и их возможной биологической интерпретации был применен метод геометрической морфометрии.

Необходимо уточнить использование некоторых терминов, касающихся морфологии микрофоссилий. Т.к. изначально данная группа микрофоссилий была описана в составе акритарх, апикальным полюсом называлась сторона “оболочки”, несущая округлое отверстие. Поскольку в настоящей работе принята интерпретация рассматриваемых микрофоссилий как фрагментов животных, то и термины употребляются в соответствии с морфологией Metazoa. Так, под “апикальным полюсом” подразумевается закрытая часть микрофоссилии, противоположная округлому отверстию, тогда как сторона, на которой находится отверстие, называется “базальной

частью”, предполагающей соединение с другой частью животного.

Размеры микрофоссилий устанавливались с использованием программы tpsDig2 ver. 2.32 (Rohlf, 2015). Общая схема измеряемых величин приведена на рис. 2. Морфология объектов была проанализирована при помощи геометрическо-морфометрического метода. Данный метод основан на анализе расположения частей объекта друг относительно друга в морфопространстве, а не на сравнении линейных измерений, как в классической морфометрии. Для описания формы объектов была использована методика полуметок, которая позволяет описать форму образца с непрерывным контуром от одного края основания (или линии отрыва) до другого. Каждый образец обрисовывался по контуру (табл. III, фиг. 3) с использованием 150 полуметок на равном расстоянии друг от друга (табл. III, фиг. 2) в программе tpsDig2 ver. 2.32. Далее полуметки были преобразованы в стандартные метки в программе tpsUtil ver. 1.82 (Rohlf, 2015). Данный шаг необходим для дальнейшего статистического

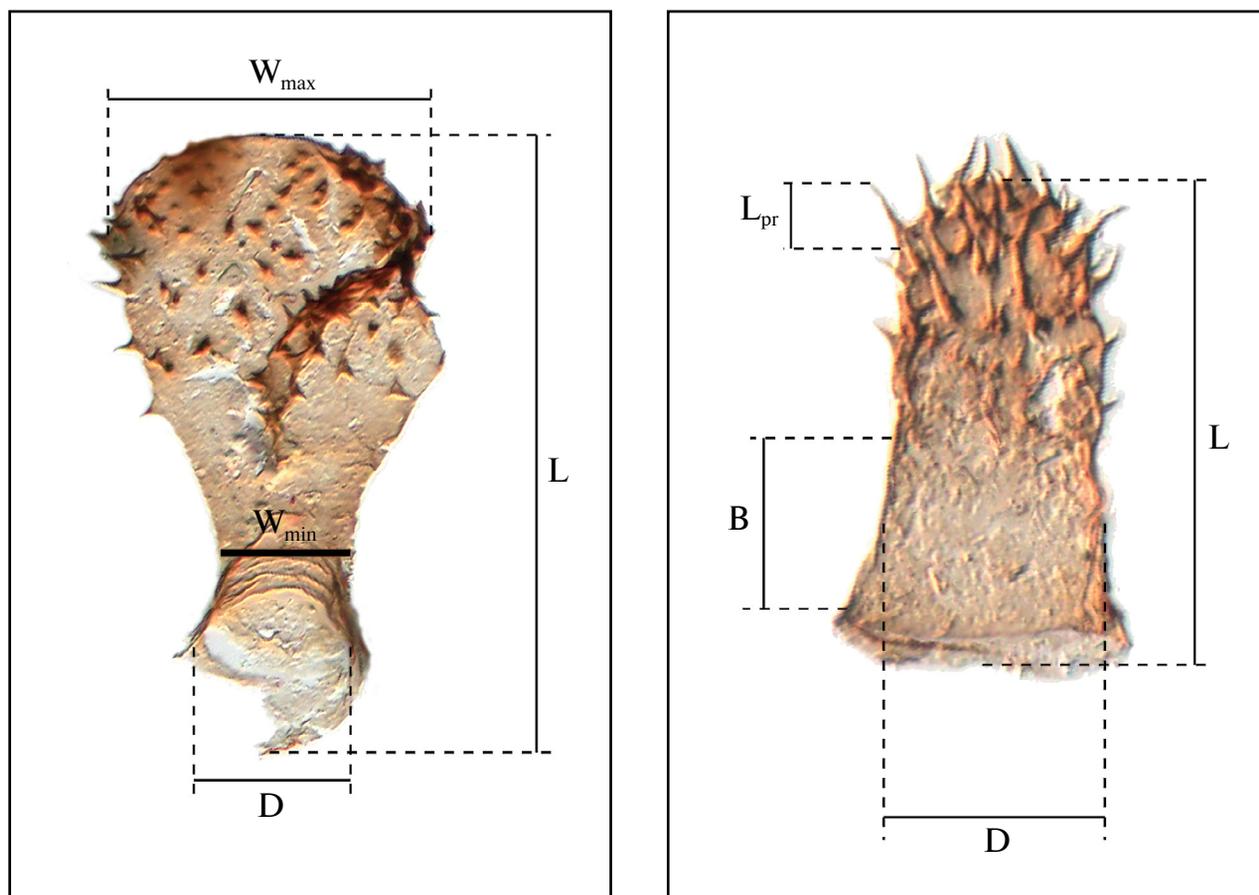


Рис. 2. Обозначение измеряемых величин на микрофоссилиях: L – длина,  $L_{pr}$  – длина выроста,  $W_{max}$  – максимальная ширина,  $W_{min}$  – минимальная ширина, D – диаметр базального отверстия, B – высота базальной части.

анализа в программе MorphoJ 1.07 (Klingenberg, 2011). Расположение первой и последней меток обусловлено фрагментарной сохранностью образцов, метки соответствуют краям основания или линии отрыва. Метки относятся к четвертому типу (Weber, Bookstein, 2011), т.е., расставлены на равном расстоянии друг относительно друга по контуру объекта. Данный способ расстановки меток позволяет обеспечить гомологичность в анализе для всех образцов (Smith, Wilson, 2017).

Статистический анализ осуществлялся в программах MorphoJ 1.07 и PAST 4.11 (Klingenberg, 2011) с помощью метода Прокруста, метода принципиальных компонент (PCA) и канонического вариативного анализа (CVA) (Loy, 2008). Метод Прокруста нивелирует различия между объектами, не относящиеся к морфологии (ориентация образца и размеры). Метод принципиальных компонент позволяет сравнивать объекты независимо от предложенной классификации, а канонический вариативный анализ обнаруживает максимальные различия между выделенными посредством метода принципиальных компонент группами. Результаты анализа по принципиальным компонентам и канонического вариативного анализа представлены на графиках (табл. III, фиг. 1, 4). Для подтверждения достоверности анализа по первым пяти компонентам (отвечающим за 81.64% морфологической вариативности) был проведен канонический вариативный анализ с использованием метода перекрестной оценки “складной нож” (cross-validation Jackknife) (Hammer et al., 2001). Этот метод позволяет определить принадлежность объекта к той или иной группе на основе морфологии, независимо от изначального определения образца. Таким образом, для каждой группы дается процент достоверно определяемых образцов в зависимости от предложенной классификации (табл. I). Для сравнения с микрофоссилиями использовались морфологически сходные органы животных двух современных групп (интроверт личинок приапулид и хоботок скребней) и одна группа древних проблематик (хитинозои). Всего проанализировано шесть групп организмов: 1) *Corollasphaeridium*

*wilcoxianum*; 2) *Spicaticampaniformis opimolumus*; 3) *S. aliquolumus*; 4) передний конец (интроверт) личинок *Priapulida*; 5) хитинозои и 6) хоботок скребней. Приапулиды, хитинозои и скребни были выбраны в качестве модельных организмов на основе морфологического сходства. Интроверт приапулид морфологически сходен с таксоном *Corollasphaeridium*, хоботок скребней использовался в качестве аналогичной структуры для *Spicaticampaniformis opimolumus*. Хитинозои сходны морфологически как с *Corollasphaeridium*, так и со *Spicaticampaniformis*, однако отличаются существенно большей плотностью материала и целостностью строения (не наблюдается продолжение после округлого отверстия).

Для подтверждения различий между шестью группами использовался метод Procrustes ANOVA. Результаты анализа показали, что различия в форме являются статистически значимыми ( $df = 1480$ ,  $F = 14.51$ ,  $p < 0.0001$ ), анализ проводился в программе MorphoJ 1.07 (Rohlf, 2015). Всего для геометрическо-морфометрического анализа было использовано 112 образцов, из них 26 представлены микрофоссилиями, 43 – современными аналогами (приапулиды, скребни) и 43 – хитинозоями. Количество микрофоссилий удовлетворяет минимальным требованиям для геометрическо-морфометрического анализа, вместе с дополнительными группами организмов выборка полностью удовлетворяет требованиям для проведения геометрическо-морфометрического анализа (Cardini, Elton, 2007).

Сравнительный материал для геометрическо-морфометрического анализа был взят из опубликованных источников: *Corollasphaeridium wilcoxianum* (Dean, Martin, 1982; Chen et al., 1986; Martin, 1992; Wang et al., 2019); личинки *Priapulida* (Calloway, 1975; Adrianov, Malakhov, 2001; Wennerberg et al., 2009; Sørensen et al., 2012); хоботок скребней (Nicholas, 1967, 1973; Cheng, 1986; Jones, 1986; Dimitrova, Georgiev, 1994; Taraschewski, 2000; García-Prieto et al., 2014; Hernández-Orts et al., 2017, 2022; Li et al., 2017; Kaimotoa et al., 2018; Gomes et al., 2019; Zhao et al., 2020; Ru et al.,

**Таблица 1.** Результаты метода перекрестной оценки “складной нож” по первым пяти компонентам (%)

	№	<i>S. opimolumus</i>	<i>S. aliquolumus</i>	<i>Acanthocephala</i>	<i>Chitinozoa</i>	<i>Priapulida</i>	<i>C. wilcoxianum</i>
<i>S. opimolumus</i>	14	50	7.14	7.14	21.43	0	14.28
<i>S. aliquolumus</i>	5	0	0	20	0	20	60
<i>Acanthocephala</i>	30	10	0	70	10	10	0
<i>Chitinozoa</i>	43	0	0	2.33	97.67	0	0
<i>Priapulida</i>	13	15.38	7.69	15.38	0	61.54	0
<i>C. wilcoxianum</i>	7	0	28.57	0	0	28.57	42.85

2022a, 2022b); Chitinozoa (Achab, Maletz, 2021; Ghavidel-Syooki, Piri-Kangarshahi, 2021; Li et al., 2021; Amberg et al., 2023; Liang et al., 2023).

### РЕЗУЛЬТАТЫ ГЕОМЕТРИЧЕСКО-МОРФОМЕТРИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

Проведенный согласно описанной методике геометрическо-морфометрический анализ позволил получить данные, объективно отражающие морфологическое “родство” исследуемых микрофоссилий. По результатам анализа принципиальных компонент построен график, где ось абсцисс отвечает за первую компоненту (56.25% вариативности), а ось ординат за вторую компоненту (9.75% вариативности). Проверочный метод перекрестной оценки “складной нож” по первым пяти компонентам показал достоверность выделенных групп, с верным результатом определения образцов в 72.32% случаев (табл. 1).

На графике по первым двум принципиальным компонентам достаточно четко отделяются группы микрофоссилий *Corollasphaeridium wilcoxianum* и *Spicaticampaniformis orimolumus* (табл. III, фиг. 1) по первой компоненте, отвечающей за наибольшую вариативность. Вид *S. aliquolumus* частично пересекается с *C. wilcoxianum*. Группа приапулид слабо пересекается с тремя группами микрофоссилий; разделение происходит в основном по второй компоненте, отвечающей за меньшую вариативность. Хитинозои формируют четкий кластер, который пересекается с группой скребней, частично пересекается с группой приапулид и в меньшей степени — с группой *Spicaticampaniformis*. Микрофоссилии достаточно хорошо отделяются от современных морфологических аналогов по второй компоненте, отвечающей в большей степени за длину латеральных выростов. Первая компонента в большей степени отвечает за ширину и длину апикальных выростов, и характеризует максимальную внутригрупповую изменчивость современных организмов.

Близкое расположение и частичное пересечение видов рода *Spicaticampaniformis* подтверждает их выделение в отдельный род (табл. III, фиг. 1). Общая морфология для видов *S. orimolumus* и *S. aliquolumus* схожа, и отличается отсутствием центрального апикального выроста, который хорошо заметен на общей форме *C. wilcoxianum*. Несмотря на то, что *C. wilcoxianum* и *S. aliquolumus* сильно пересекаются, общая форма у данных групп отличается. Пересечение *S. orimolumus* с группой скребней может быть

объяснено общим трендом морфологической вариативности, т.е., общим характером изменения формы за счет увеличения объема апикальной части (*S. orimolumus*) и увеличения размеров хоботка при закреплении (скребни). Данные результаты позволяют предположить, что у групп *S. orimolumus* и *Acanthoscephala* может быть схожий механизм работы — увеличение одной части организма за счет нагнетания жидкости. Ранее исследование конвергентной эволюции формы организмов проводилось на черепах обезьян Нового Света (широконосые обезьяны) с использованием геометрической морфометрии (Coutte et al., 2005). Полученные группы обезьян не соотносились с имеющимся разделением по молекулярным данным, однако хорошо соответствовали экологической приуроченности организмов, связанной с конвергентной эволюцией. Подобные группы организмов были названы экоморфотипами (Conway Morris, 2015). Схожая ситуация может наблюдаться на примере *Spicaticampaniformis orimolumus* и скребней — данные группы могут являться экоморфотипами со сходной вариативностью формы. Также виды *S. aliquolumus* и *S. orimolumus* могут являться разными частями одного организма, как, например, разные морфотипы склеритов у приапулид (Slater et al., 2018).

В каноническом вариативном анализе (по оригинальной выборке), который показывает максимальное разделение между группами, все виды родов *Corollasphaeridium* и *Spicaticampaniformis* отчетливо отделяются друг от друга (табл. III, фиг. 4). *S. orimolumus* максимально отделяется от *C. wilcoxianum* по первой вариативности (45.59%), отвечающей за ширину основания и выраженность апикального выроста. При этом *S. orimolumus* лежит рядом с группой хитинозой. *S. aliquolumus* максимально отличается от *C. wilcoxianum* по второй компоненте (25.88%), которая отвечает за форму апикальной части. Группа приапулид найдется на графике между *Spicaticampaniformis aliquolumus* и *Corollasphaeridium wilcoxianum*, группа скребней равноудалена ото всех остальных групп.

Оба вида рода *Spicaticampaniformis* находятся в верхней части графика (табл. III, фиг. 4). Близкое расположение *S. orimolumus* и хитинозой может быть объяснено сходной морфологией, однако в анализе не учитывается плотность материала хитинозой. Максимально удаленная группа *Corollasphaeridium wilcoxianum* подтверждает предположение о разделении изначального рода *Corollasphaeridium*. Группа

приапулид практически не отличается по первой компоненте от группы *S. wilcoxianum*, и находится между *S. wilcoxianum* и *S. aliquolumus*. У группы приапулид выделяется подобие апикального выроста, и на основе данного морфологического сходства и расположения групп на графике, можно предположить, что таксон *S. wilcoxianum* был функциональной частью, участвующей в атаке. Под вопросом остается расположение *S. aliquolumus*, который по первой компоненте практически не отличается от *S. wilcoxianum* и приапулид, и при этом не имеет апикального или удлиненного выроста.

Необходимо отметить, что в настоящей работе использовалась 2D морфометрия по контуру плоских органостенных объектов, которые могли претерпеть тафономические изменения. Невозможность поменять ракурс или морфологию объекта накладывает свои ограничения на выборку, т.к. для 2D морфометрии все объекты должны быть в одной проекции (Loy, 2008). Тем не менее, геометрическо-морфометрические методы представляют собой дополнительный объективный анализ, позволяющий выделить те или иные закономерности для дальнейших интерпретаций.

## СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

### ЦАРСТВО METAZOA

### INCERTAE SEDIS

#### Род *Spicaticampaniformis* Dantes, Nagovitsin et Raevskaya, gen. nov.

Название рода от *spicatus lat.* — остроконечный, покрытый шипами; *campanus lat.* — колокол; *forma lat.* — форма, внешний вид; м.р.

Типовой вид — *Corollasphaeridium orimolumum* Zhang in Gravestock et al., 2001.

Диагноз. Представители рода — уплощенные органостенные объекты, папиллы, первоначально колоколообразной формы, предположительно, отчлененные от более крупного тела (табл. II). Форма папилл изменяется от колоколообразной и цилиндрической с расширением в базальной части и округлым окончанием в апикальной, до удлиненной булавовидной с расширением в апикальной части. В базальной части имеется округлое или почти округлое отверстие, иногда подчеркнутое концентрическими складками. На внешней стороне папилл находятся конические простые полые шипы, свободно соединяющиеся с центральной камерой. Конические шипы сконцентрированы на апикальной стороне, но могут покрывать всю поверхность

микророссылий. Плотность расположения шипов обратно пропорциональна размерам сферической части, т.е., чем больше выражено сферическое расширение, тем больше расстояние между отдельными шипами. От округлого отверстия иногда отходит базальная часть без конических шипов, которая открывается в увеличенную в диаметре центральную камеру. Микротекстура на поверхности микророссылий отсутствует.

Видовой состав. Кроме типового вида, в нижнем кембрии Австралии также *S. aliquolumus* (Zhang in Gravestock et al., 2001).

Сравнение. От рода *Corollasphaeridium* отличается отсутствием продольной микротекстуры и хорошо выраженного центрального выроста на апикальном конце, более мелкими (менее 10 мкм в длину) равновеликими выростами, а также наличием расширения на апикальном конце.

З а м е ч а н и я . Для органостенных булавовидных микророссылий предлагается использовать термин папиллы. Микророссылии были обнаружены в нижнекембрийских отложениях Австралии (Gravestock et al., 2001; Zang et al., 2007) и отнесены к роду *Corollasphaeridium* без изменения его диагноза. Однако диагноз этого рода не учитывал отсутствие микротекстуры и центрального выроста, и хаотичного расположения равновеликих шипов. В настоящей работе пересмотрена принадлежность австралийских форм микророссылий на основе нового материала из нижнего кембрия Сибирской платформы. Схожие по морфологии микророссылии позволяют вывести закономерности в гетерогенной группе, которые могут служить достаточным обоснованием для выделения нового рода и отнесения к нему австралийских и сибирских форм. Папиллоподобные представители нового рода характеризуются вариативностью формы с различной комбинацией признаков (варьирует количество конических шипов, наличие/отсутствие округлого отверстия в базальной части, выраженная или слабо выраженная базальная часть без выростов), постоянными остаются отсутствие микротекстуры на поверхности и отсутствие центрального шипа. При этом, для рода *Corollasphaeridium* наличие микроскульптуры и центрального выроста являются ключевыми характеристиками.

*Spicaticampaniformis aliquolumus* (Zhang in Gravestock et al., 2001)

Табл. II, фиг. 14, 15

*Corollasphaeridium aliquolumum*: Gravestock et al., 2001, с. 78, табл. IV, фиг. 1–3.

Голотип — PIRSA 6428RS118-1 (England Finder coordinates: T53); Южная Австралия, п-ов

Йорк, скв. SYC-101, гл. 232.2 м; нижний кембрий, известняк Парара, акритарховая зона 6 (Gravestock et al., 2001, с. 78, табл. IV, фиг. 1–3).

**Описание.** Форма папилл цилиндрическая, удлиненная, на одном конце замкнутая, с отходящими от апикальной части узко-коническими шипами. Базальная часть не замкнута, частично разрушена (табл. II, фиг. 14, 15). Шипы узкоконические полые, неветвящиеся, число варьирует от четырех до шести (табл. II, фиг. 14, 15). Все выросты сконцентрированы на апикальной стороне и расположены на равном расстоянии друг относительно друга. Микротекстура на поверхности отсутствует.

**Размеры.** Экз. ЦКП “Геохрон” № 2124/14 (табл. II, фиг. 14): длина без шипов – 46 мкм, ширина наиболее полной части – 21 мкм, длина боковых шипов (с обеих сторон) – 32 мкм, наиболее длинный боковой шип – 36 мкм, срединные шипы – 23 мкм. Экз. ЦКП “Геохрон” № 2124/15 (табл. II, фиг. 15): максимальная длина – 22 мкм, максимальная ширина 18 мкм, один шип 29 мкм, второй – 33 мкм.

**Изменчивость.** Непостоянна длина шипов, расположенных на апикальной стороне у различных представителей вида. Шипы могут быть расположены вдоль апикального края, как у сибирских представителей, или на равном расстоянии друг от друга, как у австралийских представителей.

**Сравнение.** От *S. opimolumus* отличается небольшим числом длинных узко-конических шипов (четыре–шесть), расположенных только на апикальной стороне. Отсутствует

сферическое расширение и округлое отверстие в базальной части.

**З а м е ч а н и я .** Изученные материалы из томмота Сибирской платформы отличаются от *S. opimolumus* меньшими размерами и строением шипов. Несмотря на фрагментарную сохранность сибирского материала, идентичная морфология сибирских и австралийских образцов позволяет относить их к одному виду. Поскольку морфология этого вида достаточно гетерогенна, возможно, данные микрофоссилии были частью большего организма. Небольшая центральная камера и небольшое количество шипов, скорее, соотносятся со статичной структурой, возможно склеритами, однако фрагментарная сохранность как сибирского, так и австралийского материала не позволяет делать более уверенные предположения.

**Распространение.** Нижний кембрий: ботомский ярус, акритарховая зона 5–7, п-ов Йорк (Parara Limestone) и бассейн Арови (Lower Wilkawillina Limestone), Южная Австралия (Gravestock et al., 2001); томмотский ярус, чускунская свита, Сибирская платформа, Оленекское поднятие.

**Материал.** Две фрагментарно сохранившимися микрофоссилии из чускунской свиты Оленекского поднятия (Nagovitsin et al., 2015).

*Spicaticampaniformis opimolumus* (Zhang in Gravestock et al., 2001)

Табл. II, фиг. 1–13

*Corollasphaeridium opimolumum*: Gravestock et al., 2001, с. 79, табл. IV, фиг. 4, 5.

**Голотип** – PIRSA 6428RS160 (England Finder coordinates: P50/3); Южная Австралия, п-ов Йорк, скв. SYC-101, гл. 232.3 м; нижний

Экз. ЦКП “Геохрон”, №	Изображен здесь	L, мкм	L <sub>pr</sub> , мкм	W <sub>max</sub> , мкм	W <sub>min</sub> , мкм	D, мкм
№2124/1	Табл. II, фиг. 1	20	2–5	23	16	
№2124/2	Табл. II, фиг. 2	65	4–6			13–23
№2124/3	Табл. II, фиг. 3	67	5–7			35
№2124/4	Табл. II, фиг. 4	130	6	71	27	21–34
№2124/5	Табл. II, фиг. 5	107	5–1	38		30–35
№2124/6	Табл. II, фиг. 6	92	<12.16	43		
№2124/7	Табл. II, фиг. 7	32	5–13	25		
№2124/8	Табл. II, фиг. 8	41	3–5	32		
№2124/9	Табл. II, фиг. 9	41	3–7	36		
№2124/10	Табл. II, фиг. 10	17	3–4	9		
№2124/11	Табл. II, фиг. 11	42	5–12	89		
№2124/12	Табл. II, фиг. 12	20	2–5	24		
№2124/13	Табл. II, фиг. 13	23	7–11	32		

кембрий, известняк Парара, акритарховая зона 6 (Gravestock et al., 2001, с. 79, табл. IV, фиг. 4).

**Описание.** Папиллы от цилиндрической колоколообразной до удлиненной булавовидной формы. В базальной части имеется округлое или почти округлое отверстие, иногда подчеркнутое концентрическими складками и складками смятия. Апикальная сторона замкнутая. На внешней стороне микрофоссилий находятся конические простые полые неветвящиеся выросты, свободно соединяющиеся с центральной полостью. Выросты имеют округлое основание и острый кончик. Выросты сконцентрированы на апикальной стороне, могут покрывать всю поверхность микрофоссилий. Иногда на апикальной части выросты имеют большую длину по сравнению с выростами, расположенными в центральной и нижней частях микрофоссилий. Плотность расположения выростов обратно пропорциональна размерам сферической части, т.е. чем больше выражено сферическое расширение, тем больше расстояние между отдельными выростами и тем меньше длина самих выростов. От округлого отверстия иногда отходит базальная часть без конических выростов, которая открывается в увеличенную в диаметре центральную полость. Как правило, выраженное сферическое расширение имеет менее плотные стенки. Микротекстура на поверхности микрофоссилий отсутствует.

**Размеры.** Обозначения:  $L$  — длина,  $L_{pr}$  — длина шипа,  $W_{max}$  — максимальная ширина,  $W_{min}$  — минимальная ширина,  $D$  — диаметр базального отверстия.

**Изменчивость.** Форма сильно вариативна, может отсутствовать как сферическое расширение, так и базальная часть, не несущая шипов. Конические шипы практически всегда выражены, однако меняются расстояние между отдельными шипами и длина шипов, в зависимости от формы.

**Сравнение.** От *S. aliquolumus* отличается существенно большим количеством простых конических шипов, относительно равномерно распределенных на внешней стороне, и явно выраженной вариативностью общей формы, а также наличием округлого отверстия в базальной части.

**Замечания.** Колоколообразные папиллоподобные микрофоссилии, скорее всего, являются частью большего организма. Микрофоссилии имеют явно выраженную морфологическую вариативность, которая свидетельствует о динамической функции при жизни, по аналогии с современными организмами.

**Распространение.** Нижний кембрий: ботомский ярус, акритарховая зона 6–7, п-ов Йорк (Parara Limestone, Minlaton Formation), Южная Австралия (Gravestock et al., 2001); томмотский ярус, чускунская свита, Сибирская платформа, Оленекское поднятие.

**Материал.** 13 микрофоссилий из чускунской свиты Оленекского поднятия (Nagovitsin et al., 2015).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Вопросы о таксономической принадлежности рода *Corollasphaeridium* неоднократно возникали со времени его описания из-за его не характерной для акритарх морфологии (Dean, Martin, 1982). Правомочность отнесения новых видов из нижнего кембрия Австралии к *Corollasphaeridium* не вполне очевидна, поскольку морфологически они не вписываются в диагноз рода (Gravestock et al., 2001). Следует отметить, что в интервале существования *Corollasphaeridium* с раннего кембрия (Gravestock et al., 2001) до начала ордовика (Wang et al., 2019) морфология видов заметно меняется, при этом нет уверенности, что она отражает эволюционные изменения одного таксона. Ключевые черты, по которым были описаны виды (конические выросты, наличие центральной полости, округлое базальное отверстие с линией отрыва), имеют различное проявление у разных видов, а четкие закономерности в изменении морфологии отсутствуют. На основе морфологических данных и по результатам геометрическо-морфометрического анализа, род *Corollasphaeridium* предлагается разделить на два: *Corollasphaeridium* (моновидовой род с типовым видом *C. wilcoxianum*) и *Spicaticampaniformis* gen. nov. (с двумя видами в его составе: *S. primolumus* и *S. aliquolumus*).

Характер базального отверстия (округлое, со складками смятия и линией отрыва), отсутствие целостности и повторяемости формы позволяют предполагать, что обнаруженные микрофоссилии скорее являются частью большего организма, чем однокамерными акритархами. Также возможен вариант интерпретации данных остатков в качестве протистов, способных формировать раковину вокруг себя (раковинные амебы в широком смысле). Однако строение таких раковин однообразно (Bobrov, Mazei, 2004) и не соотносится с вариативностью изученной группы. Микрофоссилии *Corollasphaeridium* имеют четкий порядок расположения более мелких выростов вокруг центрального выроста; их общая форма достаточно однообразна, однако

также присутствует вариативность — окаймляющие выросты могут быть расположены в два ряда, центральный шип сильно варьирует в размере и ширине основания, меняется скульптура на поверхности от продольных параллельных ребер до анастомозирующих линий (Martin, 1992; Wang et al., 2019). Данные морфологические характеристики могут являться функциональными чертами организма (Violle et al., 2007). Исходя из морфологии, отражающей вероятную гетерогенность группы, мы предлагаем вывести род *Corollasphaeridium* из группы *Acritarcha* и поместить среди многоклеточных животных — Metazoa.

Описанный в работе род *Spicaticampaniformis* gen. nov. включает в себя два вида, обнаруженных в Австралии (Gravestock et al., 2001; Zang et al., 2007) и на Сибирской платформе. Ископаемые остатки, выделенные в новый род *Spicaticampaniformis*, представляют собой нецельный незамкнутый объект с неровным краем, иногда сохранившимся округлым отверстием, которое отличается наличием складок смятия и линии отрыва. Описанные признаки указывают на связь микрофоссилий с большим организмом. Морфологическая изменчивость вида *S. orimolumus* и функциональные черты, представленные центральной емкостью, выростами и базальной частью без выростов, отходящей от базального отверстия, говорят о прижизненной пластичности микрофоссилий. Сохранение одних и тех же морфологических черт с различным сочетанием и степенью выраженности характерно для мягких подвижных и изменяющихся структур. Одним из таких примеров могут быть хоботки скребней (скребни — облигатная паразитическая группа) (Van Cleave, 1952; Никишин, 2004). В настоящее время промежуточным хозяином скребней выступают ракообразные и некоторые другие членистоногие. В раннем кембрии уже существовали представители этих групп (Slater, Bohlin, 2022), которые могли выступать в качестве хозяев для паразитов. Личинки скребней, практически идентичные современным, были обнаружены в копролитах крокодилообразных из верхнего мела (Ferreira Cardia et al., 2019) и пластинчатожабрных рыб из средней перми (Dentzien-Dias et al., 2013). При закреплении паразита в кишечнике хозяина морфология пробостуса сильно изменяется: увеличиваются размеры, и крючки отдаляются друг от друга (Van Cleave, 1952). Схожую картину изменчивости морфологии мы наблюдаем в обнаруженных микрофоссилиях *S. orimolumus* (табл. II). Однако скребни отличаются от *S. orimolumus* по ряду признаков: 1) направление

шипов (у скребней направление шипов в сторону хвостовой части); 2) шипы скребней обычно имеют корни (Gomes et al., 2019); 3) не все варианты морфотипов соответствуют морфологии хоботка скребней (табл. II, фиг. 7, 10–13).

Вид *Spicaticampaniformis aliquolumus* на Сибирской платформе представлен всего двумя плохо сохранившимися экземплярами. Морфология данных микрофоссилий из Сибири и Австралии отличается расположением выростов и размерами, однако на данный момент их можно отнести к одному виду — *S. aliquolumus*, который имеет меньшие размеры по сравнению с *S. orimolumus*. Данный вид также интерпретируется как часть большего организма. Ввиду плохой сохранности и небольшого количества образцов, подтвердить данное предположение затруднительно. Возможно, *S. aliquolumus* представляют домики протистов (Bobrov, Mazzei, 2004) или склериты животных, по аналогии с таксоном *Ceratophyton* (Wernström et al., 2023).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе описаны раннекембрийские колоколообразные микрофоссилии, найденные в разрезе чукунской свиты кессюсинской серии томмотского яруса нижнего кембрия Оленекского поднятия Сибирской платформы, морфологически сходные с австралийскими представителями рода *Corollasphaeridium* (Gravestock et al., 2001). Проведенный анализ с привлечением геометрическо-морфометрического метода позволил обосновать выделение сибирских и австралийских форм в новый род *Spicaticampaniformis* (с двумя видами в составе, *S. aliquolumus* и *S. orimolumus*), т.к. диагноз рода *Corollasphaeridium* в полной мере не описывает морфологические особенности рассматриваемых микрофоссилий. По выявленным характеристикам их строения, прежде всего, исключая форму цельной замкнутой оболочки, а также вариативности черт, сравнимой с модельными организмами (приапулиды, скребни, хитинозои), предложено отнесение родов *Corollasphaeridium* и *Spicaticampaniformis* к группе Metazoa. Показаны общие закономерности в вариативности вида *Spicaticampaniformis orimolumus* и *Acanthocephala*, которые мы интерпретируем как схожие экоморфотипы, а также *Corollasphaeridium wilcoxianum* и *Priapulida*, которые, возможно, тоже могут являться экоморфотипами.

\* \* \*

Авторы выражают благодарность А.Ю. Журавлеву, Палеонтологический ин-т им. А.А. Бори-сяка и П.Ю. Пархаеву (ПИН РАН) за конструктивное обсуждение материала и содействие при описании палеонтологических остатков, а также О.А. Орловой, Московский государственный ун-т имени М.В. Ломоносова (МГУ), за помощь в сборе сравнительно-анатомического материала для группы скребней. Авторы выражают благодарность Е.Ю. Голубковой, Ин-т геологии и геохронологии докембрия РАН (ИГГД РАН), за обстоятельную рецензию.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Сбор, анализ и интерпретация палеонтологических данных проведены за счет проекта НИР № FWZZ-2022-0002. Анализ и интерпретация эволюционно-биологических данных, статистический и геометрическо-морфометрический анализы проведены при финансовой поддержке проекта Российского научного фонда № 23-17-00202.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Герман Т.Н.* Из опыта извлечения крупных растительных остатков и микрофоссилий с помощью химического растворения пород // Тр. ИГиГ СО АН СССР. 1974. Т. 81. С. 97–99.

*Дантес О.В., Наговицин К.Е., Раевская Е.Г.* Первые находки кембрийских проблематик *Corollasphaeridium* на Сибирской платформе: Результаты сравнительно-анатомического анализа // Био- и геособытия в истории Земли. Этапность эволюции и стратиграфическая корреляция. Матер. LXIX сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2023. С. 35–37.

*Коровников И.В.* Новые данные по биостратиграфии нижнего и среднего кембрия северо-востока Сибирской платформы (разрез р. Хорбосуояса, Оленекское поднятие) // Геол. и геофизика. 2002. Т. 43. № 9. С. 826–836.

*Никишин В.П.* Цитоморфология скребней (покровы, защитные оболочки, эмбриональные личинки). М.: ГЕОС, 2004. 234 с.

*Раевская Е.Г., Баньели Г., Дантес О.В.* Кембрийский род акритарх *Corollasphaeridium* – новые данные к пересмотру систематического положения // Био- и геособытия в истории Земли. Этапность эволюции и стратиграфическая корреляция. Матер. LXIX сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2023. С. 121–124.

*Achab A., Maletz J.* The age of the *Euconochitina* *symmetrica* Zone and implication for Lower Ordovician chitinozoan and graptolite zonations of Laurentia // Rev. Palaeobot. Palynol. 2021. V. 295. P. 104508.

*Adrianov A.V., Malakhov V.V.* Symmetry of priapulids (Priapulida). 2. Symmetry of larvae // J. Morphol. 2001. V. 247. № 2. P. 111–121.

*Amberg C.E., Molyneux S.G., Zalasiewicz J.A., Vandenbroucke T.R.* Chitinozoan biostratigraphy of the regional Arenig series in Wales and correlation with the global Lower–Middle Ordovician series and stages // Geol. Mag. 2023. V. 160. № 3. P. 511–534.

*Bobrov A., Mazei Y.* Morphological variability of Testate Amoebae (Rhizopoda: Testacealobosea: Testaceafilosea) in natural populations // Acta Protozool. 2004. V. 43. P. 133–146.

*Calloway C.B.* Morphology of the introvert and associated structures of the priapulid *Tubiluchus corallicola* from Bermuda // Mar. Biol. 1975. V. 31. P. 161–174.

*Cardini A., Elton S.* Sample size and sampling error in geometric morphometric studies of size and shape // Zoomorphology. 2007. V. 126. P. 121–134.

*Chen J.-Y.* Aspects of Cambrian–Ordovician boundary in Dayangcha, China. Beijing, 1986. 391 p.

*Cheng T.C.* Acanthocephala: The spiny-headed worms // General Parasitology. Orlando: Acad. Press, 1986. P. 445–464.

*Conway Morris S.* The Runes of Evolution: How the Universe Became Self-Aware. Templeton Press, 2015. 488 p.

*Couette S., Escarguel G., Montuire S.* Constructing, bootstrapping, and comparing morphometric and phylogenetic trees: A case study of New World monkeys (Platyrrhini, Primates) // J. Mammalogy. 2005. V. 86. № 4. P. 773–781.

*Dean W.T., Martin F.* The sequence of trilobite faunas and acritarch microfloras at the Cambrian–Ordovician boundary, Wilcox Pass, Alberta, Canada // The Cambrian–Ordovician Boundary: Sections, Fossil Distributions, and Correlations. Oxford: National Museum Wales, 1982. P. 131–140.

*Dentzien-Dias P.C., Poinar Jr. G., De Figueiredo A.E.Q. et al.* Tapeworm eggs in a 270 million-year-old shark coprolite // PLoS ONE. 2013. V. 8. № 1. P. e55007.

*Dimitrova Z.M., Georgiev B.B.* *Ardeirhynchus* n. g. (Palaeacanthocephala: Polymorphida: Polymorphidae), with a redescription of *A. spiralis* (Rudolphi, 1809) n. comb. // Syst. Parasitol. 1994. V. 29. P. 149–158.

*Downie C., Evitt W.R., Sarjeant W.A.S.* Dinoflagellates, hystrichospheres, and the classification of the acritarchs // Stanford Univ. Publ. in Geol. Sci. 1963. V. 7. P. 1–16.

*Evitt W.R.* A discussion and proposals concerning fossil Dinoflagellates, Hystrichospheres, and Acritarchs // Proc. Nat. Acad. Sci. 1963. V. 49. № 3. P. 298–302.

*Ferreira Cardia D.F., Bertini R.J., Camossi L.G., Letizio L.A.* First record of Acanthocephala parasites eggs in coprolites preliminary assigned to *Crocodyliformes*

- from the Adamantina Formation (Bauru group, Upper Cretaceous), São Paulo, Brazil // *Anais Acad. Brasil. Ciênc.* 2019. V. 91. P. e20170848.
- García-Prieto L., García-Varea M., Mendoza-Garfias B.* Biodiversity of Acanthocephala in Mexico // *Rev. Mexicana de Biodivers.* 2014. V. 85. P. 177–182.
- Ghavidel-Syooki M., Piri-Kangarshahi M.H.* Biostratigraphy of acritarchs, chitinozoans, and miospores from Upper Ordovician sequences in Kuh-e Boghou, southwest of Kashmar, eastern central Iran: Stratigraphic and paleogeographic implications // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2021. V. 284. P. 104337.
- Gomes A.P.N., Cesárioc C.S., Olifiersd N. et al.* New morphological and genetic data of *Gigantorhynchus echinodiscus* (Diesing, 1851) (Acanthocephala: Archiacanthocephala) in the Giant Anteater *Myrmecophaga tridactyla* Linnaeus, 1758 (Pilosa: Myrmecophagidae) // *IJP: Parasites and Wildlife.* 2019. V. 10. P. 281–288.
- Gravestock D.I., Alexander E.M., Demidenko Y.E. et al.* The Cambrian Biostratigraphy of the Stansbury Basin, South Australia. Moscow: IAPC Nauka/Interperiodica, 2001. 346 p.
- Grazhdankin D., Marusin V.V., Izokh O.P. et al.* Quo vadis, Tommotian? // *Geol. Mag.* 2020. V. 157. № 1. P. 22–34.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontol. Electron.* 2001. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Hernandez-Orts J.S., Lisitsyna O.I., Kuzmina T.A.* First morphological and molecular characterization of *Cstacanthus* of *Corynosoma* eae *Zdzitowiecki*, 1984 (Acanthocephala: Olymorphidae) from Antarctic teleost fishes // *Parasitol. Intern.* 2022. V. 91. P. 102616.
- Hernández-Orts J.S., Smales L.R., Pinacho-Pinacho C.D. et al.* Novel morphological and molecular data for *Corynosoma hanna*e *Zdzitowiecki*, 1984 (Acanthocephala: Polymorphidae) from teleosts, fish-eating birds and pinnipeds from New Zealand // *Parasitol. Intern.* 2017. V. 66. P. 905–916.
- Jones A.* Biology of the Acanthocephala // *Parasitology today.* 1986. V. 2. № 9. P. 259.
- Kaimotoa T., Hirazawaa T., Masubuchia T. et al.* Host characteristics and infection level of an intestinal parasite *Corynosoma strumosum* (Acanthocephala) in the Kuril harbor seal of Erimo Cape, Hokkaido, Japan // *Parasitol. Intern.* 2018. V. 76. № 2. P. 237–244.
- Kaufman A.J., Peek S., Martin A.J. et al.* A shorter fuse for the Cambrian Explosion? // *GSA Annual Meeting in Charlotte.* 2012. V. 44. № 7. P. 326.
- Klingenberg C.P.* Morphoj: An integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecol. Resources.* 2011. V. 11. P. 353–357.
- Li L., Chen H.-X., Amin O.M., Yang Y.* Morphological variability and molecular characterization of *Pomphorhynchus zhoushanensis* sp. nov. (Acanthocephala: Pomphorhynchidae), with comments on the systematic status of *Pomphorhynchus Monticelli*, 1905 // *Parasitol. Intern.* 2017. V. 66. № 5. P. 693–698.
- Li Y., Chen X., Yao H. et al.* Chitinozoan biostratigraphy across the Aeronian–Telychian boundary (Silurian, Llandovery) in the middle Yangtze region of China // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2021. V. 290. P. 104424.
- Liang Y., Tang P., Wang G.-X. et al.* Middle–Late Ordovician chitinozoans from Songliang of Qiaojia, western south China, and their biostratigraphic implications // *Palaeoworld.* 2023. V. 32. № 2. P. 287–302.
- Loy A.* Morphometrics and theriology homage to Marco Corti // *Hystrix, Ital. J. Mammalogy.* 2008. V. 18. № 2. P. 115–136.
- Martin F.* Uppermost Cambrian and Lower Ordovician Acritarchs and Lower Ordovician Chitinozoans from Wilcox Pass, Alberta // *Bull. Geol. Surv. Canada.* 1992. V. 420. 57 p.
- Nagovitsin K.E., Rogov V.I., Marusin V.V. et al.* Revised Neoproterozoic and Terreneuvian stratigraphy of the Lena–Anabar Basin and north-western slope of the Olenek Uplift, Siberian Platform // *Precamb. Res.* 2015. V. 270. P. 226–245.
- Nicholas W.L.* The biology of the Acanthocephala // *Advances in Parasitology.* 1967. V. 5. P. 205–246.
- Nicholas W.L.* The biology of the Acanthocephala // *Advances in Parasitology.* 1973. P. 671–706.
- Rohlf F.J.* The tps series of software // *Hystrix, Ital. J. Mammalogy.* 2015. V. 26. № 1. P. 9–12.
- Ru S.-S., Rehman A.U., Chen H.-X. et al.* Morphology and molecular characterization of *Acanthogyrus* (*Acanthosentis*) *bilaspurensis* Chowhan, Gupta & Khera, 1987 (Acanthocephala: Gyraacanthocephala: Quadrigyridae) from the common carp *Cyprinus carpio* Linnaeus (Cypriniformes: Cyprinidae) in Pakistan // *Parasitol. Intern.* 2022a. V. 90. P. 102608.
- Ru S.-S., Yang R.-J., Chen H.-X. et al.* Morphology, molecular characterization and phylogeny of *Bolbosoma nipponicum* Yamaguti, 1939 (Acanthocephala: Polymorphidae), a potential zoonotic parasite of human acanthocephaliosis // *Intern. J. Parasitol.: Parasites and Wildlife.* 2022b. V. 18. P. 212–220.
- Slater B.J., Bohlin M.S.* Animal origins: The record from organic microfossils // *Earth-Sci. Rev.* 2022. V. 232. P. 104107.
- Slater B.J., Harvey T.H.P., Butterfield N.J.* Small carbonaceous fossils (SCFs) from the Terreneuvian (Lower Cambrian) of Baltica // *Palaeontology.* 2018. V. 61. Pt. 3. P. 417–439.
- Smith S.M., Wilson G.P.* Species discrimination of co-occurring small fossil mammals: A case study of the Cretaceous–Paleogene multituberculate genus *Mesodma* // *J. Mammal Evol.* 2017. V. 24. P. 147–157.
- Sørensen M.V., Rho H.S., Min W.-G., Kim D.* A new recording of the rare Priapulid *Meiopriapulid fijiensis*, with comparative notes on juvenile and adult morphology // *Zool. Anzeiger.* 2012. V. 251. № 4. P. 364–371.
- Taraschewski H.* Host-parasite interactions in Acanthocephala: A morphological approach // *Advances in Parasitol.* 2000. V. 41. P. 1–179.

- Van Cleave H.J.* Some host-parasite relationships of the Acanthocephala, with special reference to the organs of attachment // *Experimental Parasitol.* 1952. V. 1. № 3. P. 305–330.
- Violle C., Navas M.-L., Vile D. et al.* Let the concept of trait be functional! // *Oikos.* 2007. V. 116. P. 882–892.
- Wang X.-F., Stouge S., Maletz J. et al.* Correlating the global Cambrian–Ordovician boundary: Precise comparison of the Xiaoyangqiao section, Dayangcha, north China with the Green Point GSSP section, Newfoundland, Canada // *Palaeoworld.* 2019. V. 28. № 3. P. 243–275.
- Weber G.W., Bookstein F.* Virtual Anthropology. A Guide to a New Interdisciplinary Field. Springer Vienna, 2011. 423 с.
- Wennberg S.A., Janssen R., Budd G.E.* Hatching and earliest larval stages of the Priapulid worm *Priapulid caudatus* // *Invertebr. Biol.* 2009. V. 128. № 2. P. 157–171.
- Wernström J.V., Slater B.J., Sørensen M.V. et al.* Geometric morphometrics of macro- and meiofaunal priapulid pharyngeal teeth provides a proxy for studying Cambrian “tooth taxa” // *Zoomorphology.* 2023. V. 142. P. 411–421.
- Yin L.-M.* Comparison and stratigraphic significance of the palynoflora // *Aspects of Cambrian-Ordovician boundary in Dayangcha China* / Ed. Chen J.-Y. Beijing, 1986. P. 101–112.
- Zang W.-L., Moczyłowska M., Jago J.B.* Early Cambrian acritarch assemblage zones in South Australia and global correlation // *Mem. Assoc. Australas. Palaeontol.* 2007. V. 33. P. 141–177.
- Zhao Q., Muhammad N., Chen H.-X. et al.* Morphological and genetic characterisation of *Centrorhynchus clitorideus* (Meyer, 1931) (Acanthocephala: Centrorhynchidae) from the Little Owl *Athene noctua* (Scopoli) (Strigiformes: Strigidae) in Pakistan // *Syst. Parasitol.* 2020. T. 97. P. 517–528.

### Объяснение к таблице II

Фиг. 1–15. Микрофоссилии рода *Spicaticampaniformis* gen. nov. из нижнего кембрия Сибирской платформы: 1–13 – *S. opimolumus* (Zhang in Gravestock et al., 2001), экз. ЦКП “Геохрон”, №№ 2124/1–13; 14, 15 – *Spicaticampaniformis* cf. *aliquolumus* (Zhang in Gravestock et al., 2001), экз. ЦКП “Геохрон”, №№ 2124/14, 15.

### Объяснение к таблице III

Расположение групп организмов на графике по принципиальным компонентам и на графике канонического-вариативного анализа: фиг. 1 – график по принципиальным компонентам, цветом выделены группы организмов; фиг. 2 – контур объекта (*Corollasphaeridium wilcoxianum*) и расположение полуметок на равном расстоянии друг от друга с 1 по 150; фиг. 3 – пример кривой, описывающей форму организма (*Spicaticampaniformis opimolumus*), отмечены первая и последняя полуметки; фиг. 4 – график по каноническому анализу; черным цветом рядом с каждым полем показана общая форма для каждой выборки, красным цветом обозначена группа скребней (Acanthocephala), желтым – хитинозои (Chitinozoa), зеленым – группа микрофоссилий *Corollasphaeridium wilcoxianum*, голубым – личинки припулид (*Priapulida*), синим – группа микрофоссилий *Spicaticampaniformis aliquolumus*, фиолетовым – группа микрофоссилий *S. opimolumus*.

## Cambrian Microfossils of the Genus *Corollasphaeridium*: New Interpretation and Revision of Systematics

O. V. Dantes<sup>1,2</sup>, K. E. Nagovitsin<sup>1</sup>, E. G. Raevskaya<sup>3</sup>

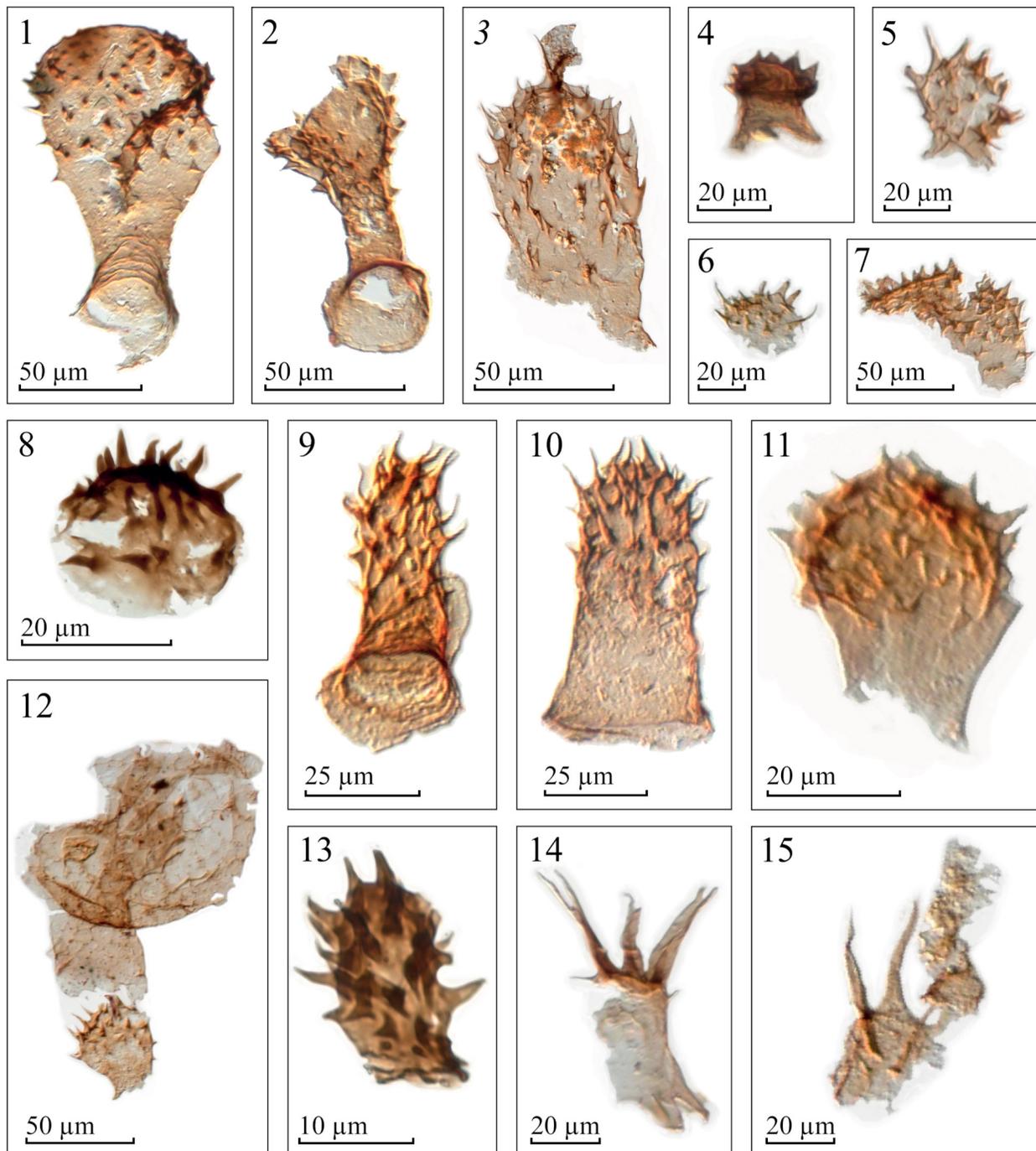
<sup>1</sup>*Institute of Petroleum Geology and Geophysics IPGG SB RAS, Novosibirsk, 630090 Russia*

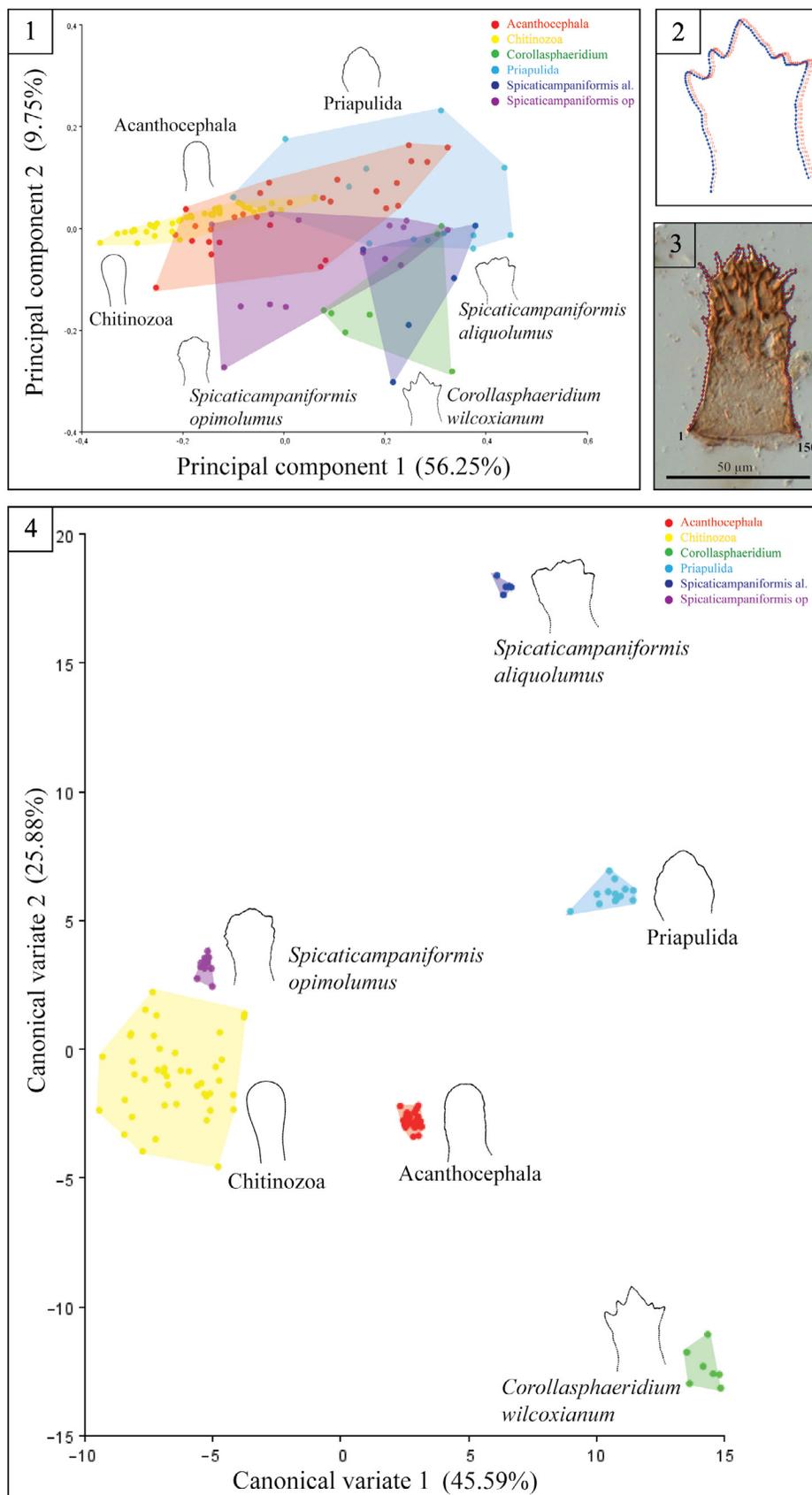
<sup>2</sup>*Borisyak Institute of Paleontology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

<sup>3</sup>*All-Russian Scientific Research Geological Institute named after A.P. Karpinsky, St. Petersburg, 199106 Russia*

Bell-shaped microfossils found in Lower Cambrian Tommotian of the Siberian Platform were compared with morphologically similar forms of the Lower Cambrian of Australia, assigned to the acritarch genus *Corollasphaeridium* (Martin in Dean et Martin, 1982) Martin, 1992 (Gravestock et al., 2001). Revision of the genus using geometric-morphometric method allowed us to justify the separation of Siberian and Australian forms into a separate genus *Spicaticampaniformis* gen. nov. with two species in its composition. A description of the new genus is given and supplemented descriptions of species of *S. aliquolumus* and *S. opimolumus*. According to the revealed characteristics of their structure, excluding the form of a whole closed body, inherent to acritarchs, and also taking into account the variability of features comparable with model organisms (priapulids, acanthocephalans, chitinozoa), the assignment of the genera *Corollasphaeridium* and *Spicaticampaniformis* to the Metazoa group is proposed. General regularities in the variation of species of *Spicaticampaniformis opimolumus* and Acanthocephala, which may indicate similar ecomorphotypes, as well as *Corollasphaeridium wilcoxianum* and Priapulida, which may also be ecomorphotypes, are described.

*Keywords:* organic microfossils, Cambrian, *Corollasphaeridium*, Siberian Platform, geometric-morphometrics





УДК 563.143:551.763.333(564.3)

## НОВЫЕ ВИДЫ РАДИОЛЯРИЙ РОДА FOREMANINA EMPSON-MORIN ИЗ МААСТРИХТА ФОРМАЦИИ ЛЕФКАРА (КИПР)

© 2024 г. Л. Г. Брагина\*

Геологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

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

Поступила в редакцию 15.02.2024 г.

После доработки 13.03.2024 г.

Принята к публикации 13.03.2024 г.

Многочисленные представители рода *Foremanina* Empson-Morin, 1981 были изучены из верхнемеловых (маастрихтских) отложений формации Лефкара (Кипр). Проведена ревизия и уточнен диагноз рода *Foremanina* Empson-Morin, 1981, *revisio et emend. nov.* Описано три новых вида: *F. macropora* sp. nov., *F. coronata* sp. nov. и *F. ornata* sp. nov. Впервые в кампане Сахалина зафиксировано присутствие вида *F. macropora* sp. nov. Таким образом, расширено палеогеографическое распространение рода *Foremanina*, охватывающее океан Тетис, а в Тихом океане не только Срединно-Тихоокеанские горы, но и Хоккайдо-Сахалинский палеобассейн. Впервые самые поздние представители рода *Foremanina* зафиксированы в пределах верхнего маастрихта Кипра. Таким образом, расширено стратиграфическое распространение рода *Foremanina*.

*Ключевые слова:* Radiolaria, Xitidae, новые виды, верхний мел, маастрихт, Кипр

DOI: 10.31857/S0031031X24040031, EDN: SEFJEA

### ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия активно изучаются радиолярии сеномана–кампана Кипра (Брагина, Брагин, 1995, 1996; Брагина, Вишневская, 2007; Брагина, 2008, 2010, 2013, 2014, 2023, 2024; Bragina, Bragin, 2016, 2018). Однако более молодые комплексы радиолярий (маастрихт) до сих пор оставались практически неизученными.

Детальное исследование верхнемеловой части формации Лефкара в разрезе Пано Панайя (Кипр) позволило выявить два разновозрастных комплекса радиолярий хорошей сохранности (Bragina et al., 2024: рис. 4, табл. 1):

– *Crucella espartoensis*–*Rhopalosyringium* sp. (верхняя часть нижнего маастрихта –предположительно нижняя часть верхнего маастрихта). Этот комплекс прослеживается в пределе образцов 19-13-1–19-14-5 (рис. 1);

– *Patulibracchium marshensis*–*Patellula* sp. aff. *P. euessceei* (нижняя часть верхнего маастрихта). Комплекс прослеживается в пределе образцов 19-14-13–19-14-18 (рис. 1).

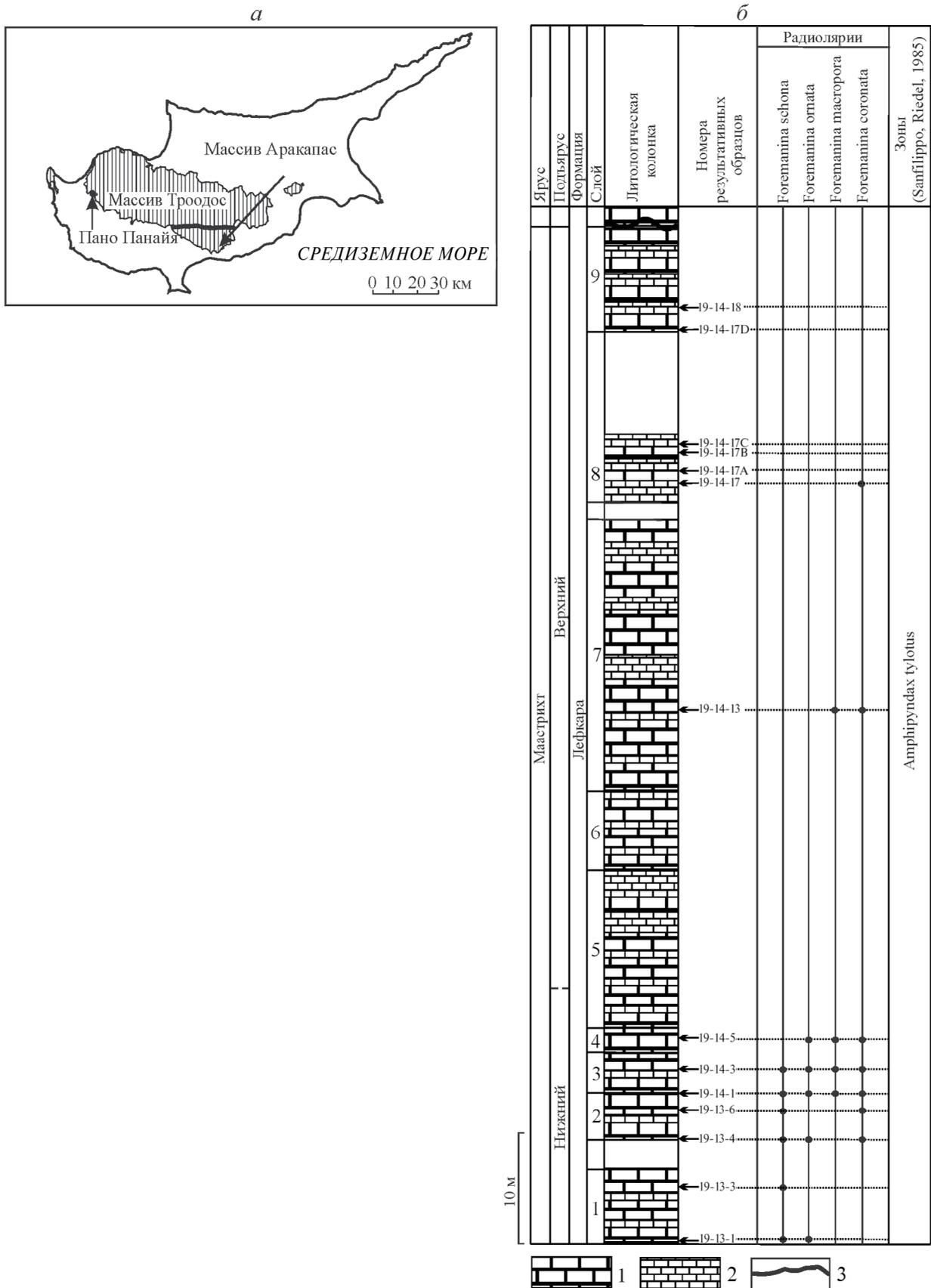
В обоих этих комплексах встречены представители рода *Foremanina* Empson-Morin,

1981. До недавнего времени этот род был известен только в кампане (Empson-Morin, 1981; O’Dogherty et al., 2009a; Proshina et al., 2023). Однако присутствие *F. schona* Empson-Morin, 1981 было отмечено среди членов комплекса *Crucella espartoensis*–*Rhopalosyringium* sp., что позволило расширить стратиграфические границы как вида *F. schona*, так и рода *Foremanina*, вплоть до середины маастрихта (Bragina et al., 2024).

Детальное изучение радиолярий из разреза Пано Панайя выявило в вышеупомянутых комплексах три новых вида, не известных по литературным данным и относящихся к роду *Foremanina*: *F. macropora* sp. nov., *F. coronata* sp. nov. и *F. ornata* sp. nov. В настоящей работе приведено описание новых видов и сделан анализ распространения всех представителей рода *Foremanina* в разрезе Пано Панайя (рис. 1).

Новые данные позволили расширить стратиграфические рамки рода *Foremanina* вплоть до верхнего маастрихта.

До недавнего времени единственный вид рода *Foremanina* (*F. schona* Empson-Morin, 1981) был известен в пределах Срединно-Тихоокеанских



**Рис. 1.** Местонахождение изученных радиолярий на Кипре: *а* – схема расположения разреза; *б* – литологическая колонка разреза Пано Панайя (формация Лефкара, маастрихт). Обозначения: 1 – известняки; 2 – мергели; 3 – разлом Аракапас.

гор (Empson-Morin, 1981). Однако в более поздней публикации (Брагина, 1999), посвященной изучению кампанских радиолярий Сахалина, был изображен таксон (Брагина, 1999, табл. 3, фиг. 8), который в настоящее время можно идентифицировать как *F. macrogora* sp. nov.

Таким образом, в результате проведенных исследований палеогеографическое распространение рода *Foremanina* расширено и охватывает не только Тихий океан (Срединно-Тихоокеанские горы и Хоккайдо-Сахалинский палеобассейн), но и океан Тетис.

В настоящее время вид *F. schona* Empson-Morin найден в нерасчлененных отложениях турона–коньяка Северного Омана (Hara, Kurihara, 2017). В вышеупомянутой публикации обращает на себя внимание то, что в одном образце с *F. schona* встречены *Pseudodictyomitra pseudomacrocephala* (Squinabol) [по мнению А. Санфилиппо и В. Риделя (Sanfilippo, Riedel, 1985), этот вид заканчивает существование в верхнем туроне; по мнению автора (Брагина, 2016) – в самых верхах турона] и *Pseudotheosampe urna* (Foreman) [по мнению Санфилиппо и Риделя (Sanfilippo, Riedel, 1985), этот вид начинает существование с верхнего коньяка; по мнению автора (Брагина, 2016) – с сантона]. На основании изложенного, интерпретация возраста комплекса с *F. schona* будет со временем уточнена. Тем не менее, можно с уверенностью говорить, что этот вид распространен и на юге океана Тетис.

Проведенные автором (Bragina et al., 2022, 2024; Proshina et al., 2023) исследования продемонстрировали, что распространение рода *Foremanina* на Кипре находится в пределах двух радиоляриевых зон схемы Санфилиппо и Риделя (Sanfilippo, Riedel, 1985):

(1) зона *Amphipyndax pseudoconulus* [охватывает нижний и средний (возможно, без верхов) кампан],

(2) зона *Amphipyndax tylotus* (ограничена пределами верхнего кампана (возможно(?), верхов среднего кампана) – верхнего маастрихта).

Следует отметить, что радиолярии маастрихта слабо изучены, и поэтому в пределах зоны *A. tylotus* не выделены подзоны. Известно, что темпы видообразования радиолярий позднего мела весьма высокие; последнее позволяет надеяться на более детальное расчленение маастрихта. Необходимо подчеркнуть, что разрез Пано Панайя хорошо охарактеризован радиоляриями, среди которых обнаружено много таксонов, не известных по литературным данным. В то же время, стратиграфический объем маастрихтской

части разреза Пано Панайя подтвержден данными по планктонным фораминиферам и по геохимии (Bragina et al., 2024). В связи с вышесказанным, новые виды (*F. macrogora*, *F. coronata* и *F. ornata*), описанные из маастрихтской части разреза Пано Панайя, могут иметь важное стратиграфическое значение.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Новое исследование радиолярий включало в себя изучение 53 экз. представителей рода *Foremanina* из разреза Пано Панайя, Кипр, маастрихт.

Фотографирование радиолярий проводилось в растровом электронном микроскопе TESCAN 2300 на базе Геологического ин-та РАН (ГИН РАН).

Палеонтологическое описание проводилось с использованием общепринятых терминов. В работе использована классификация Л. О’Догерти с соавт. (O’Doghererty et al., 2009b). В работе применяется композитная зональная схема, предложенная для донных осадков океанов (Sanfilippo, Riedel, 1985).

Коллекция меловых радиолярий Кипра № 4878 хранится в ГИН РАН.

## ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ

### ТИП SARCODINA

### КЛАСС RADIOLARIA

### ОТРЯД NASSELLARIA

### СЕМЕЙСТВО XITIDAE PESSAGNO, 1977

#### Род *Foremanina* Empson-Morin, 1981, revisio et emend. Bragina, nov.

Типовой вид – *Foremanina schona* Empson-Morin, 1981; Срединно-Тихоокеанские горы, Deep Sea Drilling Project 32/313/41/4/84-86, верхний кампан.

Диагноз (по Empson-Morin, 1981, с дополнениями и изменениями). Коническая многокамерная раковина. Цефалис имеет маленький размер, субсферическую форму и обычно неперфорированный. Апикальный рог не развит. Торакс небольшого размера имеет форму субтрапеции, неперфорированный или слабо перфорированный. Цефалоторакс имеет форму от пирамидальной до конической. Постабдоминальные камеры имеют форму от субтрапеции до прямоугольника с двумя–пятью поперечными рядами регулярно расположенных пор, без гребней или утолщений на поровых рамах между

камерами. Гребнистые узелки могут быть развиты на межкамерных соединениях постабдоминальных камер.

**Видовой состав.** Четыре вида: типовой вид из кампана гор Средней Пацифики и верхнего кампана—верхней части нижнего маастрихта Кипра; *F. matoroga* sp. nov. из верхней части нижнего маастрихта—предположительно нижней части верхнего маастрихта Кипра, *F. coronata* sp. nov. из верхней части нижнего маастрихта—предположительно нижней части верхнего маастрихта Кипра, *F. ornata* sp. nov. из верхней части нижнего маастрихта Кипра.

**Сравнение.** *Foremanina* Empson-Morin, 1981 отличается от *Amphipyndax* Foreman, 1966 отсутствием утолщенных диагональных гребней на камерах, наличием у отдельных видов маленьких, более многочисленных узелков на межкамерных соединениях, а также наличием у отдельных видов вздутой в виде луковицы или наконечника стрелы проксимальной части раковины.

**Замечания.** В диагноз рода *Foremanina* Empson-Morin, 1981 внесены следующие изменения:

(1) уточнена форма раковины; в результате фраза “Коническая многокамерная раковина с гребнистыми узелками на межкамерных соединениях постабдоминальных камер” изменена на “Коническая многокамерная раковина”;

(2) выявлены особенности межкамерных соединений и добавлена фраза “Гребнистые узелки могут быть развиты на межкамерных соединениях постабдоминальных камер”.

В первоописании рода *Foremanina* одной из характеристик было наличие гребнистых узелков на соединении постабдоминальных камер. Однако на межкамерных соединениях у новых видов отмечены следующие особенности:

– *F. ornata* sp. nov. – узелки редуцированы на последних приустьевых камерах;

– *F. coronata* sp. nov. – слабо развитые узелки присутствуют лишь на одной или двух камерах;

– *F. matoroga* sp. nov. – наблюдается полная редукция узелков на всех межкамерных соединениях.

Таким образом, в дополненном диагнозе рода *Foremanina* подчеркивается, что гребнистые узелки могут быть развиты на межкамерных соединениях постабдоминальных камер не у всех видов рода.

*Foremanina schona* Empson-Morin, 1981, emend. Bragina, nov.

Табл. IV, фиг. 14

*Foremanina schona*: Empson-Morin, 1981, с. 272, табл. 13, фиг. 2–4; Hara, Kurihara, 2017, табл. 2, фиг. 9, 10; Proshina et al., 2023, табл. 5, фиг. 8; Bragina et al., 2024, фиг. 9H.

Non *Foremanina schona*: Ohmert, 2011, табл. 9, фиг. 5, 6.

**Описание** (по Empson-Morin, 1981, с изменениями). Коническая многокамерная раковина. Цефалис округлый, маленький, обычно неперфорированный. Торакс имеет форму субтрапеции, маленький, неперфорированный или слабо перфорированный, с мелкими узелками. Абдомен и постабдоминальные камеры имеют форму субтрапеции. Постабдоминальные камеры постепенно увеличиваются в ширину и обычно одинаковы в высоту. Постабдоминальные камеры с тремя-четырьмя поперечными рядами округлых пор. Поры, расположенные непосредственно на камерах, ориентированы в шахматном порядке. Поры, расположенные на межкамерных соединениях, ориентированы в вертикальные ряды. Один или два ряда пор, занимающих на камерах центральное положение, обычно состоят из более мелких пор, чем поры рядов на межкамерных соединениях. Поровые рамы в виде усеченных пирамид или округло-многоугольной формы. Поровые рамы на межкамерных соединениях всех постабдоминальных камер утолщены, формируя серию узелков (обычно 20–26); мелкие узелки, возможно, представляющие основания игл, обычно расположены в намечающихся углах поровых рам.

**Размеры в мкм:**

Экземпляр №	Hc	Wc	Ht	Wt	Ha	Wa	W	d
4878/303	18	26	25	42	26	62	164	3–14

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

**З а м е ч а н и я.** Изменение и расширение описания вида *Foremanina schona* Empson-Morin, 1981 были сделаны в связи с новыми данными:

(1) экземпляры *F. schona* из нижнего маастрихта разреза Пано Паная имеют не только четыре, но и три поперечных ряда пор (табл. IV, фиг. 14);

(2) анализ взаимоположения пор в соседних рядах на межкамерных соединениях демонстрирует, что поры, расположенные на межкамерных соединениях, ориентированы в вертикальные ряды (Empson-Morin, 1981, табл. 13, фиг.

2–4; Proshina et al., 2023, табл. 5, фиг. 8; Bragina et al., 2024, фиг. 9H).

В результате исследований в описание вида внесены следующие изменения: “Постабдоминальные камеры с тремя-четырьмя поперечными рядами округлых пор. Поры, расположенные непосредственно на камерах, ориентированы в шахматном порядке. Поры, расположенные на межкамерных соединениях, ориентированы в вертикальные ряды. Один или два ряда пор, занимающих на камерах центральное положение, обычно состоят из более мелких пор, чем поры рядов на межкамерных соединениях.”

*Foremanina* sp. В (табл. IV, фиг. 13) отличается от типичных представителей вида *F. schona* слегка вздутой проксимальной частью раковины.

Распространение. Кампан Срединно-Тихоокеанских гор, кампан—предположительно нижняя часть верхнего маастрихта Кипра.

Материал. 14 экз. из разреза Пано Паная, Кипр.

***Foremanina ornata* Bragina, sp. nov.**

Табл. IV, фиг. 10–12

Название вида от *ornatus* *лат.* — украшенный.

Голотип — ГИН РАН, № 4878/299; Кипр, разрез Пано Паная; верхняя часть нижнего маастрихта, формация Лэфкара, обр. 19-14-1; верхняя часть зоны *Amphipyndax tylotus*.

Описание. Раковина субконической формы. Цефалис маленький, округло-конический, неперфорированный, сглаженный. Торакс имеет форму субтрапеции, маленький, неперфорированный или слабо перфорированный с мелкими узелками. Абдомен значительно шире торакса, перфорированный (обычно три поперечных ряда пор). Абдомен и первая постабдоминальная камера имеют форму в виде вздутого бочонка. На вздутой части раковины могут быть развиты гребнистые узелки. Вторая постабдоминальная камера обычно несколько уже, чем первая. Вторая постабдоминальная камера и все последующие имеют субцилиндрическую форму, увеличиваются в ширину незначительно, а в высоту постепенно. Постабдоминальные камеры имеют три поперечных ряда округлых пор, ориентированных в шахматном порядке. Поры, расположенные на межкамерных соединениях, ориентированы в вертикальные ряды. Размер пор увеличивается от одной камеры к другой в направлении устья. Поровые рамы обычно имеют округло-шестиугольные (иногда округло-пятиугольные) очертания,

с мелкими узелками, ориентированными в вершины шестиугольников (или пятиугольников). Поровые рамы на межкамерных соединениях постабдоминальных камер (за исключением ближайших к устью раковины) утолщены, формируя отчетливые вертикальные гребни или узелки (обычно 15–20).

Размеры в мкм:

Экз. №	Hc	Wc	Ht	Wt	Ha	Wa	W	d
4878/299 (голотип)	12	23	18	40	14	78	142	3–19
4878/300 (паратип)	13	22	17	42	14	82	153	3–20

Сравнение. Новый вид отличается от *F. schona* Empson-Morin, 1981: (1) наличием вздутой проксимальной части раковины, обычно охватывающей абдомен и первую постабдоминальную камеру; (2) наличием только трех, а не четырех рядов пор на камере; (3) редукцией вертикальных гребней или узелков на межкамерных соединениях в приустьевой части раковины.

Замечания. Экземпляр *F. ornata* sp. nov., изображенный на табл. IV, фиг. 12, имеет корродированную поверхность цефалоторакса, абдомена и первой постабдоминальной камеры.

Материал. 10 экз. из типового местонахождения (верхи нижнего маастрихта—предположительно нижняя часть верхнего маастрихта).

***Foremanina coronata* Bragina, sp. nov.**

Табл. IV, фиг. 5–9

Название вида от *coronatus* *лат.* — увенчанный короной, коронованный.

Голотип — ГИН РАН, № 4878/297; Кипр, разрез Пано Паная; верхняя часть нижнего—нижняя часть верхнего маастрихта, формация Лэфкара, обр. 19-14-3; верхняя часть зоны *Amphipyndax tylotus*.

Описание. Раковина субконической формы. Цефалис маленький, округло-конический, неперфорированный, часто с мелкими узелками. Торакс имеет форму субтрапеции, неперфорированный или слабо перфорированный с мелкими шиповатыми узелками. Цефалис и торакс образуют высокий конус. Абдомен значительно шире торакса, перфорированный и имеет два-четыре поперечных ряда пор. Абдомен и первая постабдоминальная камера имеют форму вздутого бочонка. На вздутой части раковины могут быть развиты отчетливые узелки в виде ребер (иногда округлой формы). Вторая постабдоминальная камера несколько уже, чем первая. Вторая постабдоминальная камера и все последующие имеют субцилиндрическую

форму, увеличиваются в ширину и высоту постепенно. Постабдоминальные камеры обычно имеют три поперечных ряда округлых пор, ориентированных в шахматном порядке; поры, расположенные на межкамерных соединениях, ориентированы в вертикальные ряды. Размер пор значительно увеличивается от одной камеры к другой в направлении устья. Поровые рамы обычно имеют округло-шестиугольные (иногда округло-пятиугольные) очертания, с небольшими узелками, ориентированными в вершины пяти- или шестиугольников. Поровые рамы на межкамерном соединении абдоминальной и первой постабдоминальной камеры могут быть незначительно утолщены, формируя слабо выраженные узелки (обычно 12–18).

**Размеры в мкм:**

Экз. №	Hc	Wc	Ht	Wt	Ha	Wa	W	d
4878/297 (голотип)	20	24	25	46	12	78	145	3–22
4878/296 (паратип)	17	22	30	40	12	70	147	3–26
4878/295	18	24	20	41	20	75	141	3–25
4878/298 (паратип)	19	24	19	40	12	79	148	3–25

**Сравнение.** Новый вид отличается от *F. ognata* sp. nov. отсутствием утолщений в виде вертикальных гребней или узелков на межкамерных соединениях постабдоминальных камер.

**Замечания.** Экз. *F. coronata* sp. nov., изображенный на табл. IV, фиг. 5, характеризуется деформированной раковиной, а также корродированной поверхностью первой и второй постабдоминальных камер. Экземпляры *Foremanina* sp. A (табл. IV, фиг. 3, 4) характеризуются деформированностью раковин, отличаются от типичных *F. coronata* sp. nov. слегка вздутой формой проксимальной части раковины.

**Материал.** 19 экз. из типового местонахождения.

***Foremanina macropora* Bragina, sp. nov.**

Табл. IV, фиг. 1, 2

*Cornutella?* sp.: Брагина, 1999, табл. 3, фиг. 8.

**Название вида от *μακρο* греч.** — первая часть сложных слов, означающая долгий, длинный, большой, и *πόρος* греч. — пора.

**Голотип** — ГИН РАН, № 4878/290; Кипр, разрез Пано Панайя; верхняя часть нижнего маастрихта, формация Лэфкара, обр. 19-14-3; верхняя часть зоны *Amphipyndax tylotus*.

**Описание.** Раковина конической формы. Цефалис маленький, округло-конический, неперфорированный. Торакс имеет форму субтрапедии, неперфорированный или слабо перфорированный. Абдомен и последующие

постабдоминальные камеры имеют субцилиндрическую форму, увеличиваются в ширину и высоту постепенно. Абдомен и постабдоминальные камеры имеют три поперечных ряда округлых пор, ориентированных в шахматном порядке. Поры, расположенные непосредственно на постабдоминальных камерах, ориентированы в шахматном порядке. Поры, расположенные на межкамерных соединениях, ориентированы в вертикальные ряды. Поры на постабдоминальных камерах увеличиваются в размере по направлению к устью в четыре раза. Поровые рамы обычно имеют округло-шестиугольные (часто округло-пятиугольные на межкамерных соединениях) очертания, с небольшими узелками, ориентированными в вершины шестиугольников.

**Размеры в мкм:**

Экз. №	Hc	Wc	Ht	Wt	Ha	Wa	W	d
4878/290 (голотип)	17	24	19	30	24	58	141	3–19
4878/291 (паратип)	16	25	20	38	25	63	146	3–27

**Сравнение.** Новый вид отличается от *F. schona* Empson-Morin, 1981: (1) развитием только трех рядов пор на каждой постабдоминальной камере; (2) значительно более крупными порами. Новый вид отличается от *F. schona* Empson-Morin, 1981 и *F. ognata* sp. nov. отсутствием гребнистых узелков на межкамерных соединениях.

**Замечание.** Новый вид распространен на Сахалине в красноярковской свите (Брагина, 1999), кампанский возраст которой подтвержден *Schmidticeramus schmidti* (Mich.) и *Inoceramus orientalis* Sok. Таким образом, у рода *Foremanina* редукция узелков на межкамерных соединениях может наблюдаться уже в кампане.

**Распространение.** Кампан Сахалина; верхняя часть нижнего маастрихта—предположительно нижняя часть верхнего маастрихта Кипра.

**Материал.** 7 экз. из разреза Пано Панайя.

\*\*\*

Автор выражает благодарность Э.О. Амо-ну и М.С. Афанасьевой, Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), за критические замечания и советы; Н.В. Горьковой (ГИН РАН) за помощь в электронно-микроскопических работах.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств Российского фонда фундаментальных исследований (грант 19-55-25001-Cyprus\_a) и бюджета Геологического института Российской академии наук в рамках государственного задания FMMG-2021-0003.

Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у нее нет конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брагина Л.Г.* Новое местонахождение кампанских радиолярий на Юго-Западном Сахалине // Стратигр. Геол. корреляция. 1999. Т. 7. № 4. С. 54–61.
- Брагина Л.Г.* Радиолярии семейства Neosciadiocapsidae турона–сантона формации Перापеди (Южный Кипр) // Палеонтол. журн. 2008. № 2. С. 27–37.
- Брагина Л.Г.* Новые виды меловых радиолярий рода Afens Riedel et Sanfilippo // Палеонтол. журн. 2010. № 1. С. 13–16.
- Брагина Л.Г.* Новые радиолярии семейства Pseudodictyomitridae из коньяка–сантона формации Перापеди (Южный Кипр) // Палеонтол. журн. 2013. № 5. С. 3–6.
- Брагина Л.Г.* Новые виды радиолярий отряда Nassella из коньяка–сантона формации Перापеди (Южный Кипр) // Палеонтол. журн. 2014. № 2. С. 3–10.
- Брагина Л.Г.* Зональная схема меловых (альб–сантонских) отложений тетических районов Евразии по радиоляриям // Стратигр. Геол. корреляция. 2016. Т. 24. № 2. С. 41–66.
- Брагина Л.Г.* Новые виды радиолярий рода Patellula Kozlova из отложений турона–маастрихта Кипра и Крыма // Палеонтол. журн. 2023. № 4. С. 14–20.
- Брагина Л.Г.* Новый вид радиолярий Pseudodictyomitra venusta sp. nov. из среднего маастрихта формации Лefкара (Кипр) // Палеонтол. журн. 2024. № 1.
- Брагина Л.Г., Брагин Н.Ю.* Радиолярии и стратиграфия кампан–маастрихтских отложений Юго-Западного Кипра // Стратигр. Геол. корреляция. 1995. Т. 3. № 2. С. 53–61.
- Брагина Л.Г., Вишневецкая В.С.* Стратиграфия и радиолярии стратотипического разреза формации Перапеди верхнего мела Кипра // Стратигр. Геол. корреляция. 1996. Т. 4. № 3. С. 38–45.
- Брагина Л.Г., Вишневецкая В.С.* Новые виды меловых радиолярий рода Multastrum Vishnevskaya и их палеобиогеографическое распространение // Палеонтол. журн. 2007. № 6. С. 3–8.
- Bragina L., Bragin N.* Cretaceous (Albian to Turonian) radiolarians from chert blocks of the Moni Mélange (Southern Cyprus) // Rev. Micropaléontol. 2016. V. 59. № 4. P. 311–338.
- Bragina L., Bragin N.* Family Pseudoaulophacidae (Radiolaria) from the Upper Cretaceous (Coniacian–Maastrichtian) of Cyprus // Rev. Micropaléontol. 2018. V. 61. P. 55–79.
- Bragina L., Bragin N., Proshina P. et al.* Microfauna and stratigraphy of Pano Panagia Section, Lefkara Formation (Upper Cretaceous, Maastrichtian, Cyprus) // Palaeoworld. 2024. V. 33. P. 1336–1358.  
<https://doi.org/10.1016/j.palwor.2022.01.007>
- Bragina L., Proshina P., Bragin N. et al.* Radiolaria and planktonic foraminifera from Sarama composite section of the Kannaviou Formation (Campanian, Upper Cretaceous, Cyprus) // Palaeoworld. 2022. V. 31. P. 704–722.
- Empson-Morin K.M.* Campanian Radiolaria from DSDP Site 313, Mid-Pacific Mountains // Micropaleontol. 1981. V. 27. № 3. P. 249–292.
- Foreman H.P.* Two Cretaceous radiolarian genera // Micropaleontol. 1966. V. 12. № 3. P. 355–359.
- Hara K., Kurihara T.* Radiolarian age and lithostratigraphy of late Cretaceous pelagic sediments overlying basaltic extrusive rocks, northern Oman Mountains // Ofioliti. 2017. V. 42. № 1. P. 21–38.
- O'Dogherty L., Carter E., Dumitrica P. et al.* Catalogue of Mesozoic radiolarian genera. Pt. 2: Jurassic–Cretaceous range chart // Geodiversitas. 2009a. V. 31. P. 493–504.
- O'Dogherty L., Carter E.S., Dumitrica P. et al.* Catalogue of Mesozoic radiolarian genera. Pt. 2. Jurassic–Cretaceous // Geodiversitas. 2009b. V. 31. P. 271–356.
- Ohmert W.* Radiolarien-Faunen und Stratigraphie der Pattenau-Formation (Campanium bis Maastrichtium) im Helvetikum von Bad Tölz (Oberbayern) // Zitteliana. 2011. № 51. P. 37–98.
- Pessagno Jr., E.A.* Upper Jurassic radiolaria and radiolarian biostratigraphy of the California Coast Ranges // Micropaleontol. 1977. V. 23. № 1. P. 56–113.
- Proshina P., Bragina L., Bragin N. et al.* Campanian planktonic Foraminifera and Radiolaria from the Kannaviou Formation, Southwest Cyprus // Stratigr. Geol. Correl. 2023. V. 31. № 5. P. 481–501.
- Sanfilippo A., Riedel W.R.* Cretaceous Radiolaria // Plankton Stratigraphy / Eds. Bolli H.M., Saunders J.B., Perch Nielsen K. Cambridge: Cambridge University Press, 1985. P. 573–630.

## Объяснение к таблице IV

Фиг. 1, 2. *Foremanina macropora* sp. nov.: 1 – голотип ГИН, № 4878/290; 2 – паратип ГИН, № 4878/291.  
Фиг. 3, 4. *Foremanina* sp. A: 3 – экз. ГИН, № 4878/292; 4 – экз. ГИН, № 4878/293.  
Фиг. 5–9. *Foremanina coronata* sp. nov.: 5 – экз. ГИН, № 4878/294; 6 – экз. ГИН, № 4878/295; 7 – паратип ГИН, № 4878/296 (из: Bragina et al., 2024, рис. 9J); 8 – голотип ГИН, № 4878/297; 9 – паратип ГИН, № 4878/298 (из: Bragina et al., 2024, рис. 9I).  
Фиг. 10–12. *Foremanina ornata* sp. nov.: 10 – голотип ГИН, № 4878/299; 11 – паратип ГИН, № 4878/300; 12 – экз. ГИН, № 4878/301.  
Фиг. 13. *Foremanina* sp. B, экз. ГИН, № 4878/302.  
Фиг. 14. *Foremanina schona* Empson-Morin, 1981, экз. ГИН, № 4878/303 (из: Bragina et al., 2024, рис. 9H).  
Кипр, формация Лefкара, разрез Пано Панайя, верхняя часть зоны *Amphirundax tylotus*, верхняя часть нижнего маастрихта: обр. 19-13-1 (фиг. 12), 19-13-4 (фиг. 5), обр. 19-14-1 (фиг. 2, 6, 10), обр. 19-14-3 (фиг. 1, 3, 4, 8, 9, 11, 14), обр. 19-14-5 (фиг. 7); верхняя часть зоны *Amphirundax tylotus*, предположительно нижняя часть верхнего маастрихта: обр. 19-14-13 (фиг. 13). Длина масштабной линейки 100 мкм.

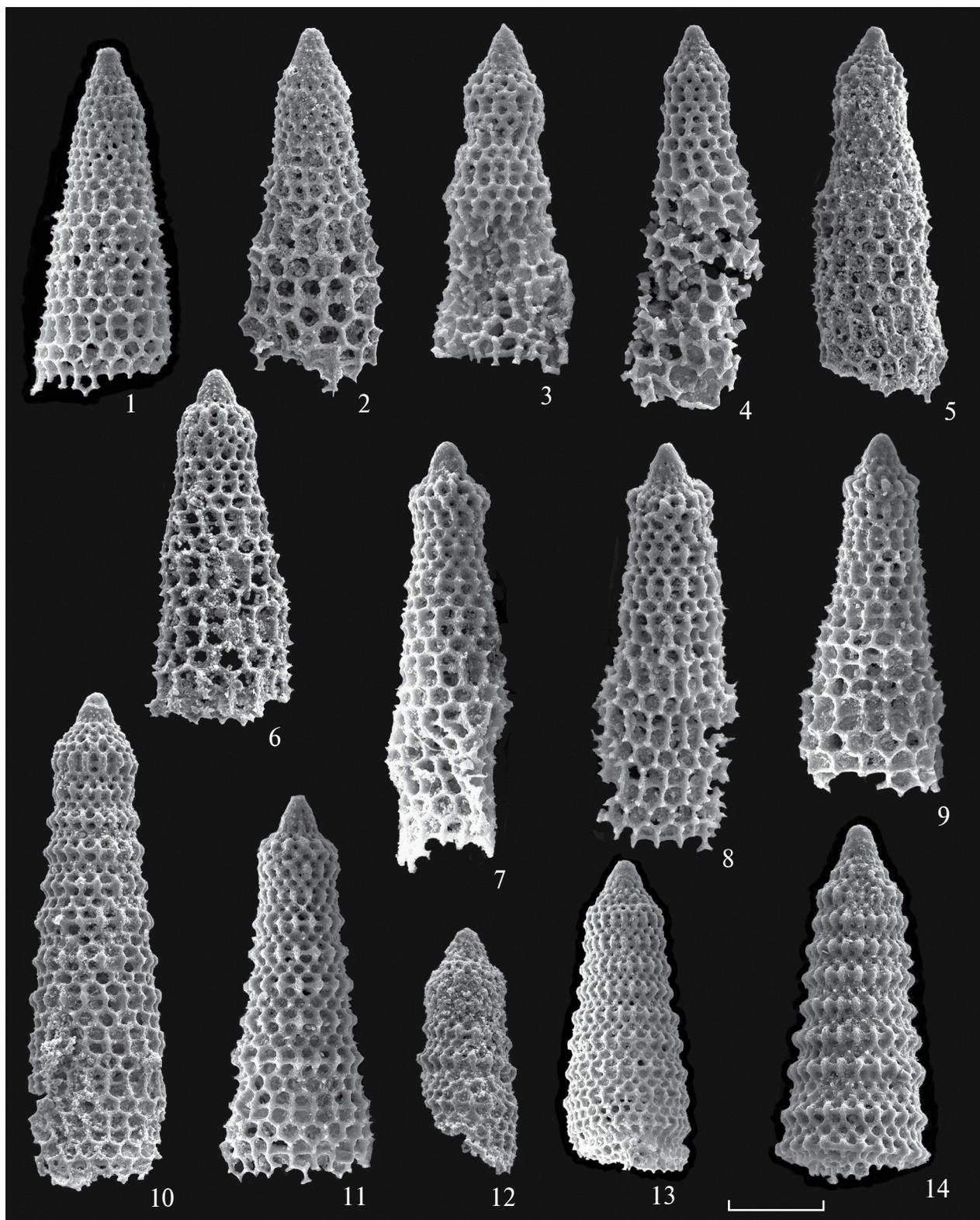
## New Radiolarian Species of the Genus *Foremanina* Empson-Morin from the Maastrichtian Deposits of Lefkara Formation, Cyprus

L. G. Bragina

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

Numerous representatives of the genus *Foremanina* Empson-Morin, 1981, emend. nov. were studied from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) deposits of the Lefkara Formation (Cyprus). Diagnosis of the genus *Foremanina* is emended. New species *F. macropora* sp. nov., *F. coronata* sp. nov. и *F. ornata* sp. nov. are described. Species *F. macropora* sp. nov. is for the first time recorded in the Campanian of Sakhalin. Thus, the paleogeographic occurrence of genus *Foremanina* is expanded and covers Tehyan Realm and Hokkaido-Sakhalin paleobasin. The latest representatives of *Foremanina* were for the first time found in the upper Maastrichtian of Cyprus. The stratigraphic ranges of genus *Foremanina* are expanded.

*Keywords:* Radiolaria, Xitidae, new species, Upper Cretaceous, Maastrichtian, Cyprus



УДК 564(551.83)

## НОВЫЙ ВИД РОДА OCHMAZOCHITON (MOLLUSCA, POLYPLACOPHORA) ИЗ НИЖНЕПЕРМСКИХ РИФОГЕННЫХ ИЗВЕСТНЯКОВ ШАХТАУ (ЮЖНОЕ ПРЕДУРАЛЬЕ)

© 2024 г. А. В. Мазаев\*

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

\*e-mail: mazaev.av@mail.ru

Поступила в редакцию 01.11.2023 г.

После доработки 11.12.2023 г.

Принята к публикации 11.12.2023 г.

Одиннадцать щитков хитонов из сакмарского яруса раннепермского рифогенного массива Шахтау (Башкирское Предуралье) отнесены к новому виду – *Ochmazochiton uralensis* sp. nov. Ранее род *Ochmazochiton* был известен только по типовому виду, описанному из нижней и средней перми Техаса. Благодаря уникальной сохранности изученного материала, впервые показано строение пор эстетов, а также уточняется строение инсерционных пластин – важных морфологических признаков рода *Ochmazochiton*, древнейшего представителя отряда *Chitonida*.

*Ключевые слова:* Polyplacophora, Chitonida, род *Ochmazochiton*, нижняя пермь, Южное Предуралье

DOI: 10.31857/S0031031X24040042, EDN: SEELTA

До настоящего времени род *Ochmazochiton* Hoare et Smith, 1984 включал в себя только типовой вид – *Ochmazochiton comtus* Hoare et Smith, 1984. Этот вид был описан в результате изучения 14-ти отдельных щитков из ранней и средней перми Техаса [12 щитков – Bone Spring Formation (Кунгур), два щитка – Road Canyon Formation (Роад)]. Все они представлены биоморфозой кремнезема по тегментуму и артикуламентуму. Как видно из изображений оригиналов, сохранность щитков имеет избирательный характер: на одних сохранилась скульптура тегментума и частично апофизы (Hoare, Smith, 1984, рис. 3, А–Е), а на других – целиком апофизы и инсерционные пластины, но без скульптуры тегментума (Hoare, Smith, 1984, рис. 3, F–J). Авторы в диагнозе рода указывают: “Head, intermediate and tail valves with short insertion plates bearing grooves and rough slits” (Hoare, Smith, 1984, с. 87). Подобная характеристика инсерционных пластин головного и хвостового щитка приводится и в описании вида. Однако на изображениях головного щитка инсерционная пластина плохо различима (Hoare, Smith, 1984, рис. 3, L), а на изображении хвостового щитка инсерционные пластины не наблюдаются вовсе, поскольку

как апофизы, так и периферия пластины с вентральной стороны не сохранились (Hoare, Smith, 1984, рис. 3, O–R). Тем не менее, в повторном описании хвостового щитка этого вида указано: “...a short insertion plate is present marked by numerous grooves and/or slits” (Smith, Hoare, 1987, с. 20). Возможно, за канавки были приняты выступающие по резербированным краям элементы скульптуры тегментума. В целом для уточнения строения инсерционных пластин головного и хвостового щитков типового вида необходимы дополнительные исследования.

До настоящего времени *Ochmazochiton comtus* считался самым древним видом палеозойских хитонов, обладающих инсерционными пластинами с прорезями. Авторы рода *Ochmazochiton* отметили: “The development of insertion plates cut into teeth is a feature of some significance in polyplacophoran evolution” (Hoare, Smith, 1984, с. 86). Они установили новое семейство *Ochmazochitonidae* Hoare et Smith, 1984 в составе отряда *Lepidopleurina* Tiele, 1910 (подкласс *Loricata* Shumacher, 1817) и включили в его состав три рода: *Ochmazochiton*, *Allochiton* Fucini, 1912 и ?*Lobarochiton* Hoare, 1976. Позднее

семейство Ochmazochitonidae было указано в качестве младшего синонима Heterochitonidae Van Belle, 1978 (Smith, Hoare, 1987, с. 20). Lobarochiton, так же как и Ochmazochiton, но с оговоркой “предварительно” был включен в состав Heterochitonidae (Smith, Hoare, 1987, с. 12). В одной из последующих работ Р. Хор и Р. Мэйпес (Hoare, Mapes, 1995) указали род Lobarochiton младшим синонимом рода Strobilepis Clarke in Hall et Clarke, 1888 (Strobilepidae, Multiplacophora). В настоящей работе положение рода Ochmazochiton принято в соответствии с системой, предложенной Б.И. Сиренко (Sirenko, 2006).

Новый вид Ochmazochiton uralensis sp. nov. имеет множество признаков, сближающих его с *O. comtus*. Благодаря специфичной сохранности нового вида, впервые показано детальное строение инсерционных пластинок головного, хвостового и промежуточных щитков этого рода. В частности, впервые показано, что головной щиток хитонов этого рода обладал примитивными инсерционными пластинами. Кроме того, на скульптурных элементах отпечатка тегментума, а также на вентральной стороне нескольких изученных здесь экземпляров различимы поры эстетов. Таким образом, развитие органов чувств тегментума (эстетов) начинается уже в ранней перми, а не в конце юры, как считалось ранее. Значение и особенности появления инсерционных пластин в эволюционном развитии полиплакофор подробно обсуждаются в работах Сиренко (Sirenko, 1997, 2006).

В данной работе используется терминология, принятая Э. Швабе (Schwabe, 2010). Материал хранится в отделе научной организации фондов (ОНОФ) Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), колл. № 5538.

## МАТЕРИАЛ

Одиннадцать экз. описанного здесь вида было собрано автором в 2021–2023 гг. в Башкирском Предуралье, в сакмарском ярусе рифогенного массива Шахтау (примерно в 13 км восточнее г. Стерлитамак), в местонахождении № 5538/10 (детальное описание см.: Mazaev, 2023). Все экземпляры представлены отпечатками в известняке и изучены по изготовленным латексовым слепкам. Методика обработки описана ранее (Мазаев, 2024). Несколько отпечатков в микритизированных известняках имеют очень хорошую сохранность. В отличие от основной массы пустот от биокластов, они не покрыты корками кристаллов кальцита и передают тончайшие детали строения. Изображения

экземпляров были сделаны автором с помощью фотоаппарата Nikon Z6, объектив Nikon 60mm f/2.8G ED AF-S Micro-Nikkor, и программного обеспечения Helicon Ltd©, также на электронном микроскопе VEGA3 TESCAN.

## КЛАСС POLYPLACOPHORA

### ПОДКЛАСС LORICATA

### ОТРЯД CHITONIDA

### ПОДОТРЯД CHITONINA

### НАДСЕМЕЙСТВО CHITONOIDEA

### RAFINESQUE, 1815

### СЕМЕЙСТВО OCHMAZOCHITONIDAE HOARE ET SMITH, 1984

### Род Ochmazochiton Hoare et Smith, 1984

#### Ochmazochiton uralensis Mazaev, sp. nov.

Название вида – от Урала.

Голотип – ПИН, № 5538/10-1533, отпечаток дорсальной и латеральной поверхности хвостового щитка; Башкортостан, Шахтау, местонахождение № 5538/10; сакмарский ярус.

Описание (рис. 1–5). Головной щиток полукруглый, его ширина вдвое больше длины, высота примерно равна длине. Передний и боковые склоны прямые. Задний край V-образный, с мелким и широким полукруглым вырезом посередине. Орнаментирован узловатыми гребнями, разделенными глубокими неровными U-образными канавками (примерно 20 рядов с каждой стороны крупного экземпляра). Гребни в плане образуют слабоизогнутые продольные дуги, которые пересекаются с касательной к переднему краю примерно под 45° и почти под прямым углом с задним краем. На мелком экземпляре гребни развиты слабо, скульптура состоит из бугорков, аранжированных в дуги. На каждом из бугорков имеются по одной поре эстета. Массивная и узкая (около 0.2 мм) примитивная инсерционная пластина расположена на периферии переднего края, отделена от тегментума узким и тонким фланцем.

Промежуточные щитки широкие и короткие, умеренной высоты; в задней части немного килеватые. Передний край тегментума на разных щитках от почти прямого до вогнутого. Югальная область широкая, отделена от плевральной области пологим изгибом; латеральная область немного меньше плевральной, слабо приподнята и наклонена с формированием выраженного диагонального валика. Латеральный край щитка короткий. Задний край слегка завернут, V-образный, с макушкой

посередине. Центральная часть югальной области орнаментирована ромбовидными бугорками, аранжированными в ряды, пересекающиеся под острым углом. Ближе к плевральной области бугорки собираются в узловатые, извилистые гребни. Гребни почти продольные, их передняя часть немного сдвинута к центральной части переднего края. На латеральной области гребни рассыпаются на отдельные бугорки, часть которых расположена беспорядочно. Апофизы тонкие крыловидные, очень широкие, выдаются далеко вперед; разделены глубоким и относительно узким, почти прямым промежутком в центральной части югальной области. Длина апофизов чуть меньше длины югальной области. Инсерционные пластины в виде незначительного расширения апофизов около краев плевральной области разделены канавками на зубцы различных размеров, число которых достигает девяти.

Хвостовой щиток почти полукруглый. Отношение ширины тегмента к его длине более 1.6, передний край в плане умеренно выпуклый. Мукро антемедиальное. Антемукрональный склон слабовыпуклый, заднемукрональный склон почти прямой, но вогнутый под мукро, боковые склоны прямые. Тегментум орнаментирован такими же узловатыми и извилистыми гребнями, как и на остальных щитках. Гребни расположены в виде широких концентрических дуг, пересекающихся на заднемукрональном склоне. Ближе к периферии гребни местами распадаются на отдельные бугорки. Апофизы тонкие, очень широкие. Инсерционная пластина короткая, относительно массивная; поперечные (субвертикальные) канавки рассекают ее не менее чем на четыре зубца. Инсерционные пластины занимают крайнее латеральное положение, с дорсальной и вентральной стороны равномерно переходят в апофиз. Задний край артикуламентума в сечении округлый и массивный; в плане равномерно изогнут, плавно переходит в очень короткие латеральные края, отделенные от инсерционных пластинок резким ступенчатым изгибом.

Размеры в мм (Замеры сделаны по тегментуму. Замеры, сделанные по фрагментарным частям, помечены звездочкой):

№	Номер щитка	Длина	Ширина	Высота
5538/10-1533 голотип	VIII	4.9	7.9	2.9
5538/10-1534 паратип	I	3.2*	6.7	2.5

5538/10-1542 паратип	I	5.0*	9.5	4.3
5538/10-507 паратип	промежуточный	7.1*	16.0*	5.4
5538/10-1549 паратип	промежуточный	5.1*	11.6*	5.2
5538/10-1580	промежуточный	5.0	13.8*	—

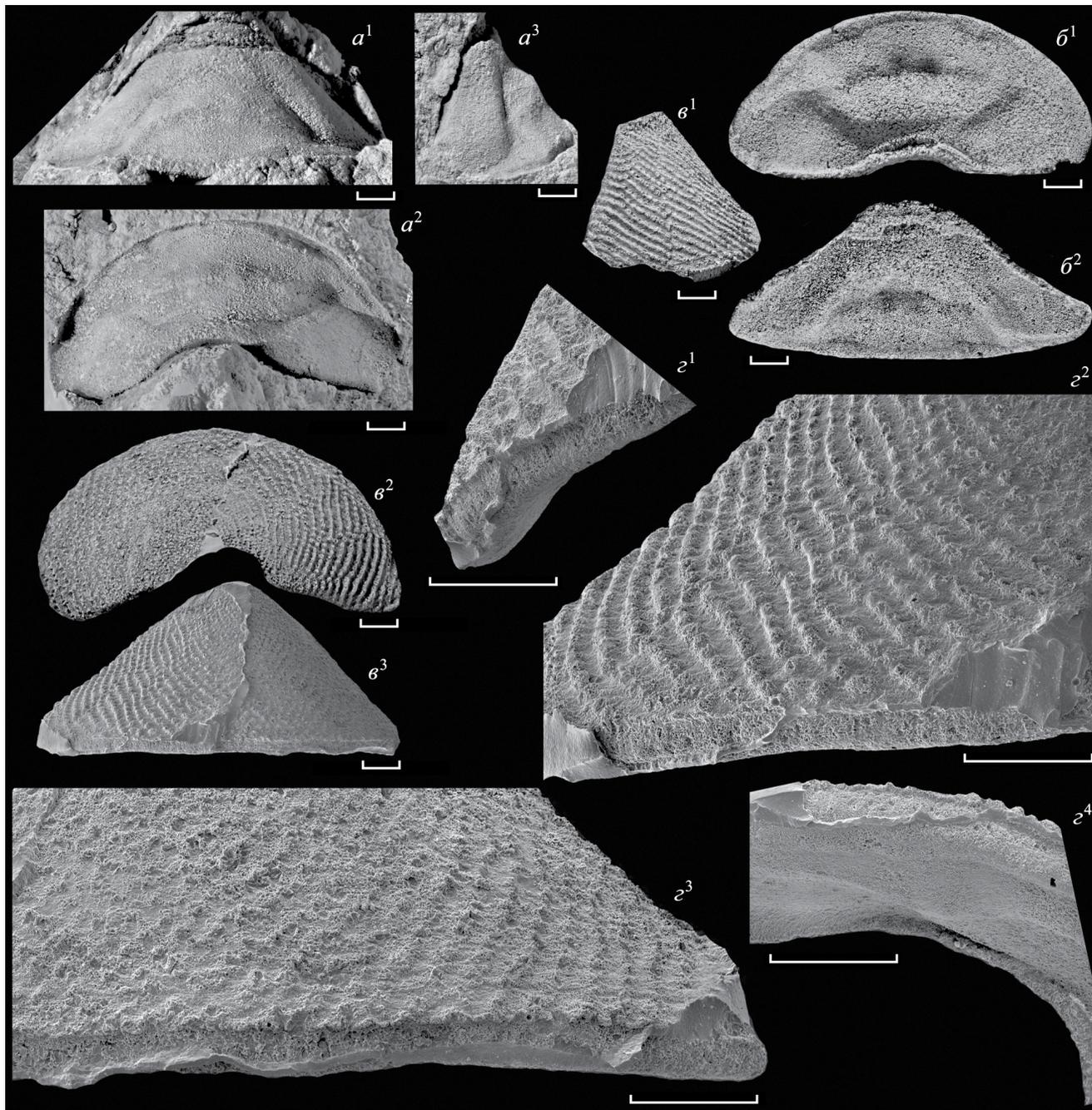
Сравнение. *O. uralensis* sp. nov. отличается от *O. somtus* аранжировкой бугорков на головном и хвостовом щитках в виде слабоизогнутых неровных гребней.

Замечания. Примитивная инсерционная пластина головного щитка массивная, округлая в сечении, гладкая и не имеет каких-либо поперечных насечек (рис. 1,  $\zeta$ ). Она протягивается вдоль всего переднего края щитка (рис. 1,  $\delta^1$ ,  $\delta^3$ ; 2,  $a^1$ — $a^3$ ). Инсерционные пластины промежуточных щитков и хвостового щитка, наоборот, рассечены канавками, которые формируют острые зубцы. На промежуточных щитках инсерционные пластины относительно массивные, несут до девяти зубчиков, которые постепенно увеличиваются в размере в латеральном направлении (рис. 3,  $a^1$ ,  $a^2$ ; 4,  $a^1$ ,  $a^2$ ,  $a^5$ ,  $\delta$ ,  $\delta^2$ ). На хвостовом щитке инсерционные пластины узкие и относительно массивные, несут как минимум четыре острых зубчика одинакового размера (рис. 5,  $\delta$ ,  $\zeta$ ).

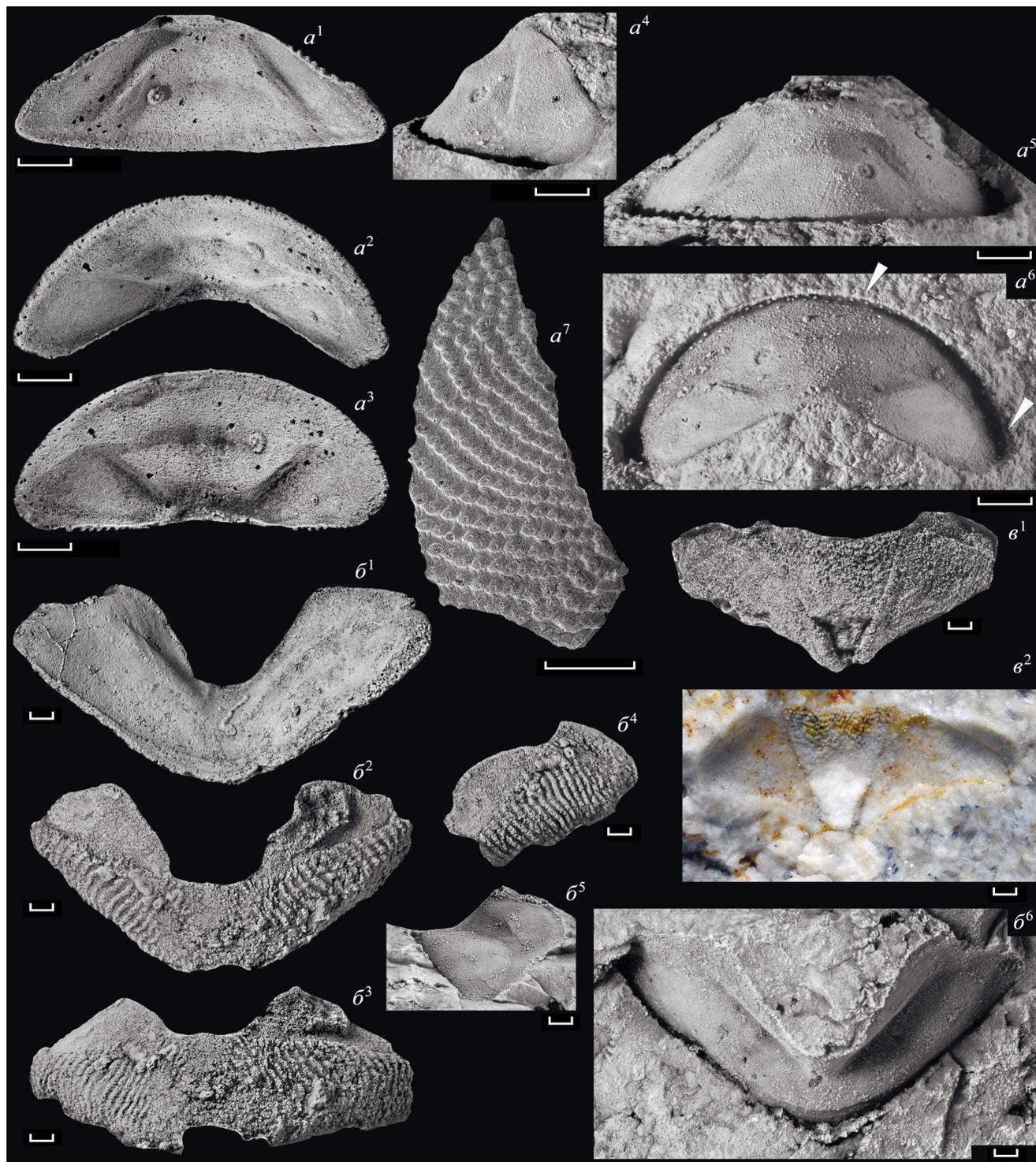
Узловатые гребни, орнаментирующие тегментум, сформированы из соединенных между собой гранул. Гранулы, соединенные лишь частично, наблюдаются на самом мелком головном щитке. Наблюдаемая разница в строении скульптуры, очевидно, связана с возрастной изменчивостью. Сохранившийся фрагмент тегмента самого маленького головного щитка отвечает левому краю, а также частично переднему краю (рис. 2,  $a^7$ ). Кроме того, отдельные гранулы наблюдаются как на латеральных областях промежуточных щитков (рис. 4,  $\delta^1$ ), так и на латеральных частях хвостового щитка (рис. 5,  $\delta^3$ ).

Часть гранул несет по одной поре эстета, а именно: гранулы головного щитка (рис. 1,  $\delta^1$ ,  $\delta^2$ ,  $\delta^3$ ; 2,  $a^7$ ), гранулы на плевральных и латеральных областях, а также на переднем крае югальной области промежуточных щитков (рис. 4,  $a^1$ ,  $a^2$ ,  $\delta^1$ ,  $\delta^2$ ). Детали строения гранул на хвостовом щитке (из-за корки очень мелких кристаллов кальцита) плохо различимы, однако их форма и характер соединения в гребни такие же, как на участках головного и промежуточных щитков. Возможно, гранулы хвостового щитка также несут по одной крупной поре эстета.

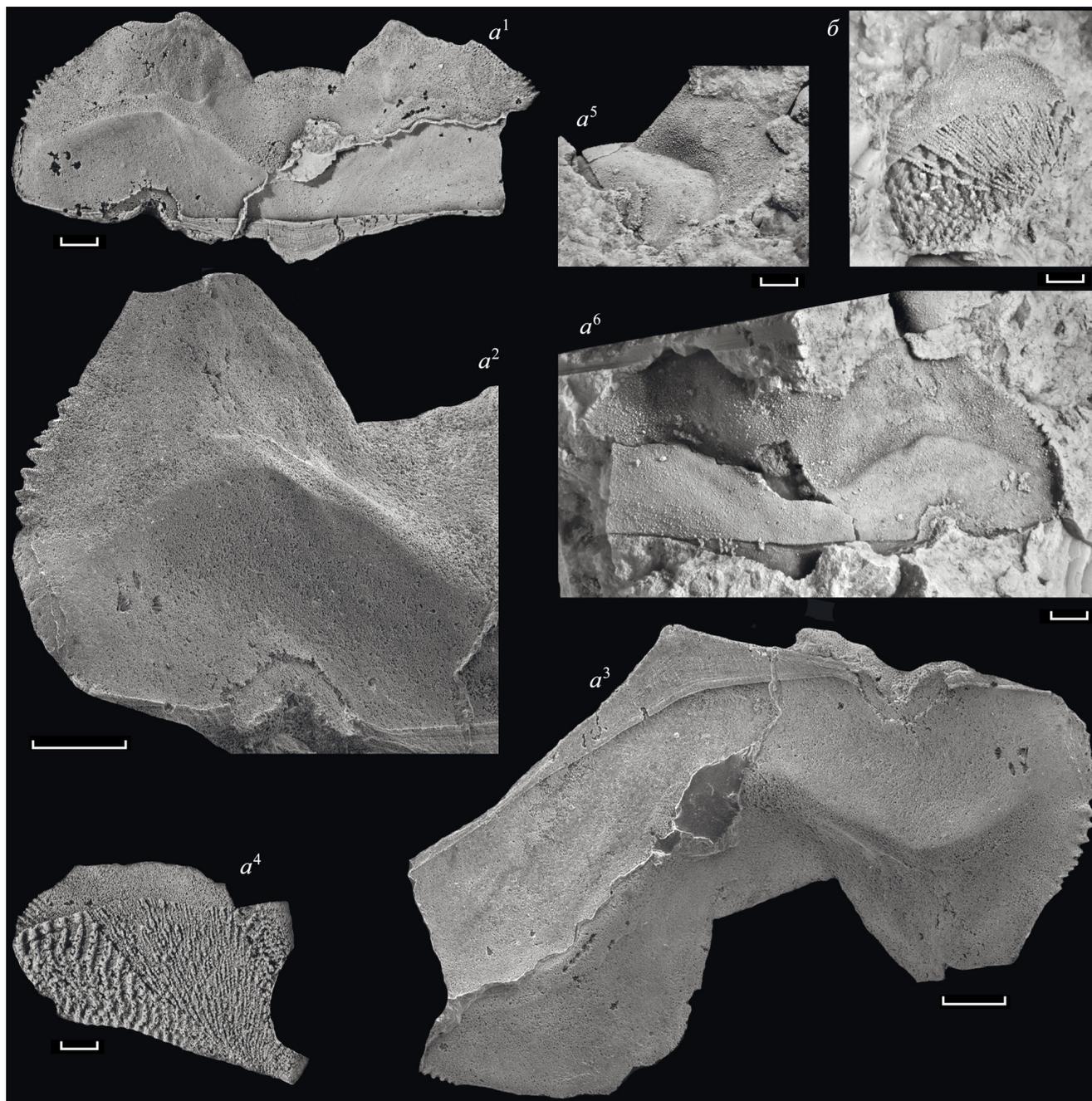
Задний край артикуламентума хвостового щитка покрыт относительно крупными углублениями



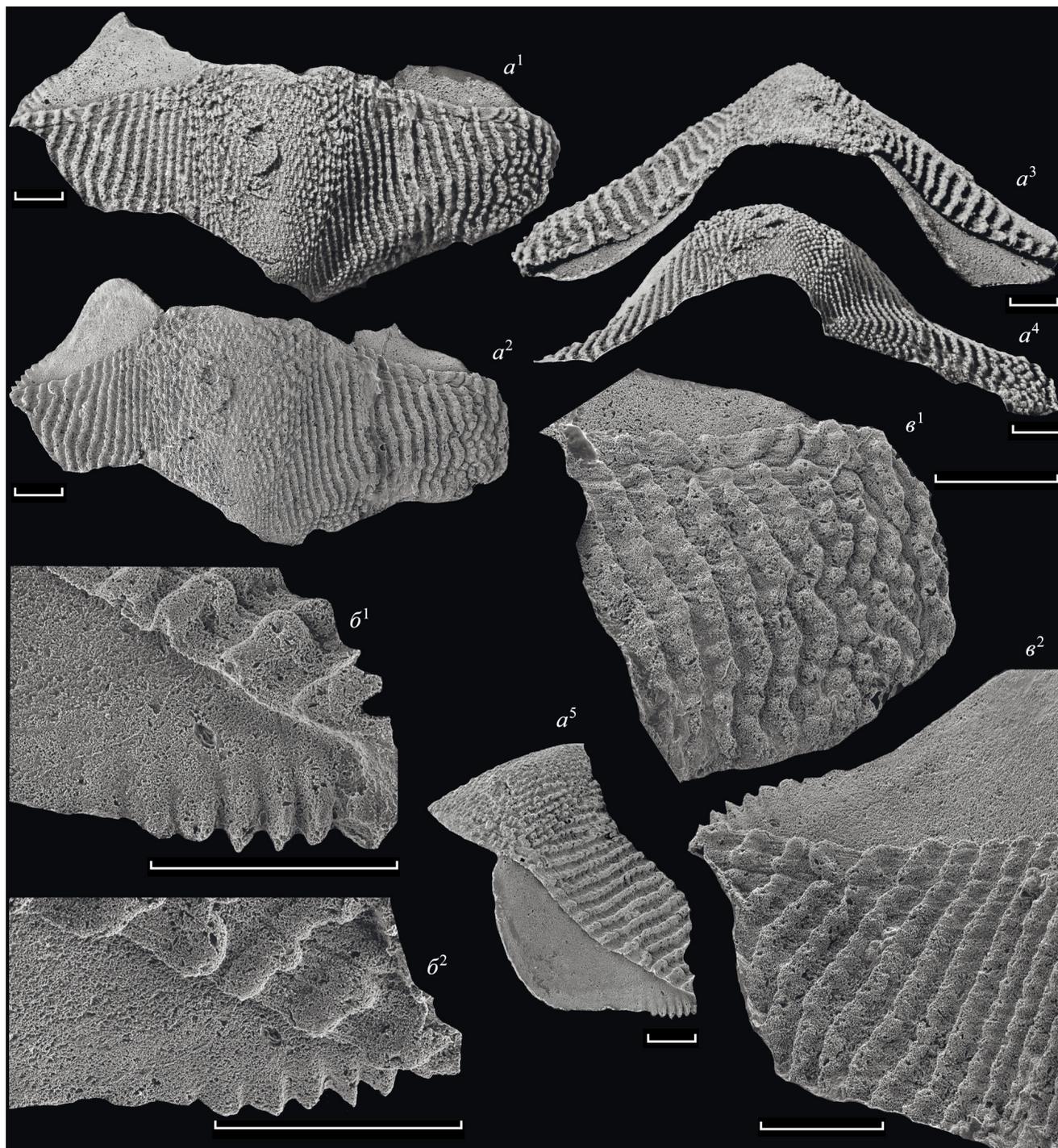
**Рис. 1.** *Ochmazochiton uralensis* sp. nov., головной щиток, паратип ПИН, № 5538/10-1542: *a* – отпечаток вентральной поверхности,  $\times 6$ : *a*<sup>1</sup> – вид спереди, *a*<sup>2</sup> – вид сверху, *a*<sup>3</sup> – вид справа; *б*<sup>1</sup>, *б*<sup>2</sup> – латексный слепок вентральной поверхности,  $\times 6$ : вид снизу и сзади; *в* – латексный слепок тегментума,  $\times 6$ : *в*<sup>1</sup> – вид справа, *в*<sup>2</sup> – вид сверху, *в*<sup>3</sup> – вид спереди; *г* – латексный слепок инсерционной пластины,  $\times 20$ : *г*<sup>1</sup> – правый латеральный край, *г*<sup>2</sup> – передний край, правая часть, *г*<sup>3</sup> – передний край, левая часть, *г*<sup>4</sup> – передний край, правая часть, вид снизу; Башкортостан, карьер Шахтау, местонахождение № 5538/10; сакмарский ярус. Шкала – 1 мм.



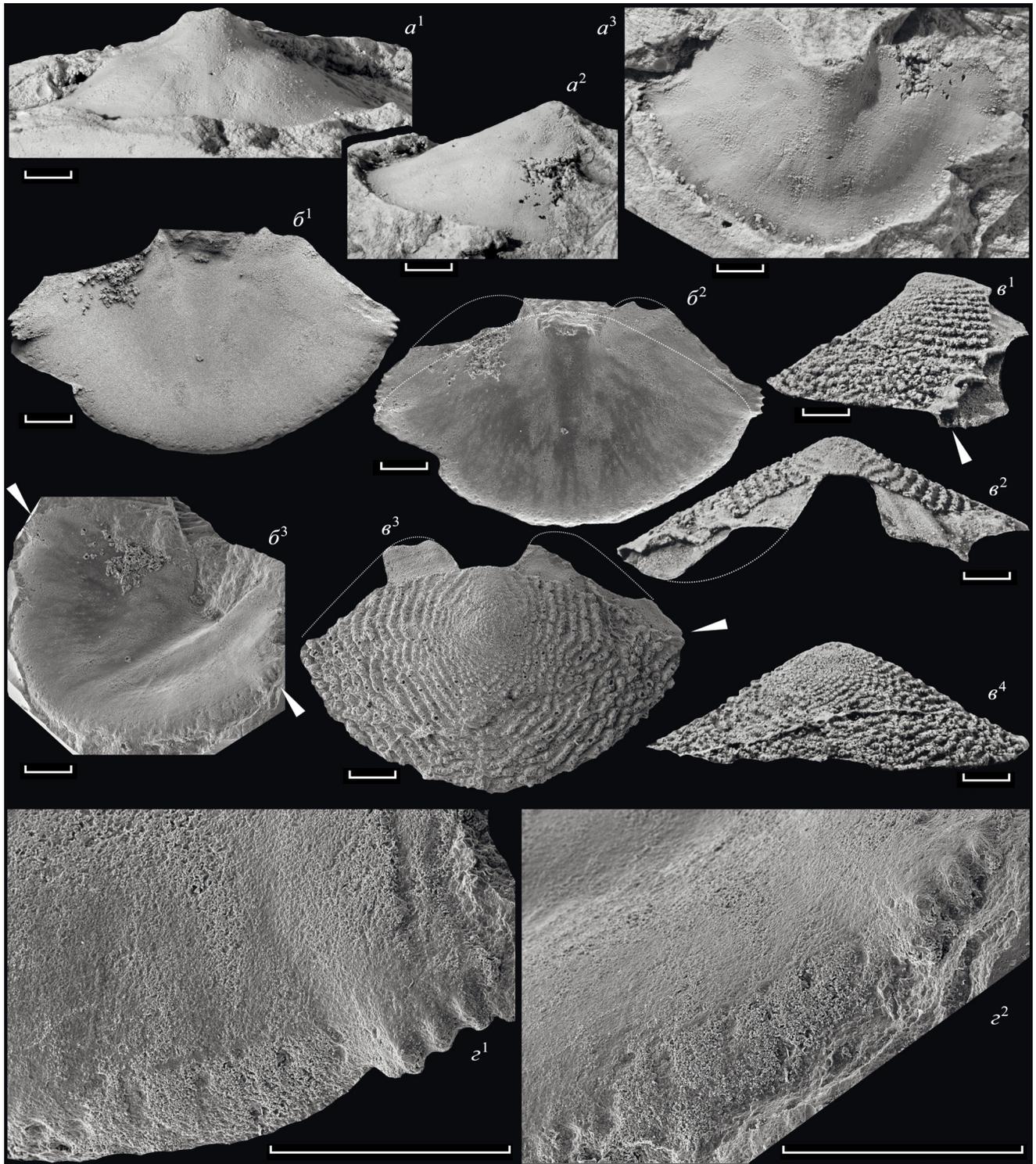
**Рис. 2.** *Ochmazochiton uralensis* sp. nov.: *a* – головной щиток, паратип ПИН, № 5538/10-1534,  $\times 9$  (кроме фиг. *a*<sup>7</sup>): *a*<sup>1</sup>–*a*<sup>3</sup> – латексный слепок вентральной поверхности: *a*<sup>1</sup> – вид сзади, *a*<sup>2</sup> – вид снизу, *a*<sup>3</sup> – наклонный вид; *a*<sup>4</sup>–*a*<sup>6</sup> – отпечаток вентральной поверхности: *a*<sup>4</sup> – вид слева, *a*<sup>5</sup> – вид спереди, *a*<sup>6</sup> – вид сверху; *a*<sup>7</sup> – латексный слепок фрагмента тегмента, хорошо различимы крупные поры на гранулах [передний и левый край (вверх изображения), положение фрагмента на отпечатке показано стрелками на фиг. *a*<sup>6</sup>],  $\times 15$ ; *b* – паратип ПИН, № 5538/10-507, промежуточный щиток,  $\times 4$ : *b*<sup>1</sup> – латексный слепок вентральной поверхности, вид снизу; *b*<sup>2</sup>–*b*<sup>3</sup> – латексный слепок дорсальной поверхности: *b*<sup>2</sup> – вид сверху, *b*<sup>3</sup> – вид сзади, *b*<sup>4</sup> – вид слева; *b*<sup>5</sup>, *b*<sup>6</sup> – отпечаток вентральной поверхности: вид слева, вид сверху; *b*<sup>7</sup> – паратип ПИН, № 5538/10-508, промежуточный щиток,  $\times 4$ : *b*<sup>1</sup> – латексный слепок продольного скола биоморфозы кальцита по тегменту, наблюдаются также отпечатки оснований апофизов; *b*<sup>2</sup> – продольный скол биоморфозы кальцита по тегменту в югальной и плевро-латеральных областях, а также отпечатки оснований апофизов; Башкортостан, карьер Шахтау, местонахождение № 5538/10; сакмарский ярус. Шкала – 1 мм.



**Рис. 3.** *Oshmazochiton uralensis* sp. nov., промежуточные щитки одного животного: *a* – паратип ПИН, № 5538/10-1581: *a*<sup>1</sup>–*a*<sup>4</sup> – латексный слепок: *a*<sup>1</sup> – вентральная поверхность, ×6; *a*<sup>2</sup> – правая часть вентральной поверхности, в том числе инсерционная пластина, ×15; *a*<sup>3</sup> – вентральная поверхность, наклонный вид сзади, в правой части заднего края прижизненное повреждение, ×10; *a*<sup>4</sup> – дорсальная поверхность: инсерционная пластина и фрагмент апофиза, латеральная область с тонкими элементами скульптуры, плевро-латеральная область – отпечаток биоморфозы кальцита по тегментуму, ×6; *a*<sup>5</sup>, *a*<sup>6</sup> – отпечаток вентральной поверхности: вид справа и сверху, ×6; *b* – паратип ПИН, № 5538/10-1580, отпечаток дорсальной поверхности: инсерционная пластина и апофиз, отпечаток латеральной области, в плевральной области биоморфоза кальцита по тегментуму (избирательное замещение), ×6; Башкортостан, карьер Шахтау, местонахождение № 5538/10; сакмарский ярус. Шкала – 1 мм.



**Рис. 4.** *Ochmazochiton uralensis* sp. nov., паратип ПИН, № 5538/10-1549, латексные слепки отпечатка дорсальной поверхности промежуточного щитка:  $a^1, a^2$  – вид сверху, фотографии под разными углами на световом и электронном микроскопе,  $\times 8$ ;  $a^3$ – $a^5$  – вид спереди и сзади,  $\times 8$ ;  $b^1, b^2$  – левая инсерционная пластина: наклонный вид сбоку и вид сверху,  $\times 40$ ;  $e^1, e^2$  – скульптурные элементы тегмента с порами эстетов, а также фрагменты артикуламентума,  $\times 40$ :  $e^1$  – правая часть щитка, латеральная область и фрагмент плевральной области;  $e^2$  – левая часть щитка: плевральная область и фрагмент латеральной области, а также апофиз и инсерционная пластина; Башкортостан, карьер Шахтау, местонахождение № 5538/10; сакмарский ярус. Шкала – 1 мм.



**Рис. 5.** *Ochmazochiton uralensis* sp. nov., голотип ПИН, № 5538/10-1533, хвостовой щиток:  $a^1$ – $a^3$  – отпечаток вентральной поверхности,  $\times 8$ :  $a^1$  – вид сзади,  $a^2$  – вид справа,  $a^3$  – вид сверху;  $b^1$ – $b^3$  – латексный слепок вентральной поверхности,  $\times 8$ :  $b^1$ ,  $b^2$  – вид снизу (детектор вторичных электронов, детектор обратно-рассеянных электронов), пунктирной линией показаны реконструкции передних краев тегмента и апофизов,  $b^3$  – наклонный вид, стрелками показаны инсерционные пластины;  $b^1$ – $b^4$  – латексный слепок дорсальной поверхности,  $\times 8$ :  $b^1$  – вид справа, стрелкой показана инсерционная пластина;  $b^2$  – вид спереди, пунктирной линией показана реконструкция края апофиза,  $b^3$  – вид сверху, стрелкой показана инсерционная пластина, пунктирной линией показана реконструкция краев апофизов, черные точки на гранулах – микроскопические пузырьки воздуха в латексе;  $b^4$  – вид сзади;  $z^1$ ,  $z^2$  – латексный слепок, фрагмент вентральной поверхности,  $\times 40$ :  $z^1$  – вид снизу,  $z^2$  – наклонный вид сбоку; Башкортостан, карьер Шахтау, местонахождение № 5538/10; сакмарский ярус. Шкала – 1 мм.

\*\*\*

(рис. 5,  $b^1$ ,  $b^2$ ,  $c$ ). Подобные углубления наблюдаются на краевой части инсерционной пластины головного щитка (рис. 2,  $a^2$ ,  $a^3$ ), а также в латеральных частях промежуточных щитков (рис. 3,  $a^2$ ,  $a^3$ ). Возможно, эти углубления, наблюдаемые на латексных слепках, являются “следами” пор эстетов. На отпечатках этим следам отвечают одиночные кристаллы кальцита (рис. 2,  $a^6$ ; 5,  $a^3$ ). Рост кристаллов на поверхности отпечатка имеет дискретный характер. Они отсутствуют вдоль заднего края, а также в области апофиза и инсерционных пластин (рис. 3,  $a^6$ ). Логично предположить, что поры эстетов являлись фактором, способствующим появлению точки роста кристалла.

Экземпляры промежуточных щитков отличаются формой переднего края, формой апофизов, а также отношением ширины щитка к длине югальной области. На основании сходства скульптурных элементов и/или наличия инсерционных пластин, они отнесены к одному виду, а их вариабельность, очевидно, объясняется различным положением щитков (различным порядковым номером).

Несколько экземпляров демонстрируют частично сохранившийся тегментум в виде биоморфоза кальцита, формирующего продольно-столбчатую структуру в плевральной области (рис. 3,  $a^4$ ,  $b$ ). Такая “избирательность” может быть связана только с особенностями первичного строения тегментума. На других экземплярах наблюдается более сильная минерализация тегментума, однако не одинаковая в разных областях щитка: более плотная компоновка и субвертикальное положение столбиков кальцита в югальной области и менее плотная компоновка и субпродольное положение столбиков кальцита в плевральной и латеральной областях (рис. 2,  $b^1$ ,  $b^2$ ). Скульптура тегментума при таком типе сохранности неразличима, атикуламентум полностью выщелочен. На дорсальной поверхности тегментума такой четкой границы югальной области, как на продольных сколах биоморфозов кальцита, не наблюдается.

Материал. Два головных, один задний и восемь промежуточных щитков, из которых два принадлежат одному животному; все из типового местонахождения. Паратипы: ПИН, №№ 5538/10-1534, 5538/10-1542 – отпечатки дорсальных и латеральных поверхностей головных щитков; ПИН, №№ 5538/10-507, 5538/10-508, 5538/10-1549, 5538/10-1580, 5538/10-1581 – отпечатки дорсальных и латеральных поверхностей промежуточных щитков.

Автор благодарит Т.Б. Леонову (ПИН РАН) и Б.И. Сиренко (Зоологический ин-т РАН, С.-Петербург) за прочтение работы и полученные ценные замечания, а также Р.А. Ракитова (ПИН РАН) за помощь в работе на электронном микроскопе VEGA3 TESCAN. Автор выражает признательность руководству ОАО “Сырьевая компания” в лице ген. директора А.В. Шкурко за содействие и техническую поддержку экспедиционных работ на карьере Шахтау.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, грант № 22-24-00099 “Эволюция моллюсковых сообществ раннепермского рифа Шахтау”.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Мазаев А.В.* Новый вид рода *Lekiskochiton* (Mollusca, Polyplacophora) из нижнепермских рифогенных известняков Шахтау (Южное Приуралье) // Палеонтол. журн. 2024. № 3.
- Hoare R.D., Mapes R.H.* Relationships of the Devonian *Strobilepis* and related Pennsylvanian problematica // Acta Palaeontol. Pol. 1995. V. 40. № 2. P. 111–128.
- Hoare R.D., Smith A.G.* Permian Polyplacophora (Mollusca) from West Texas // J. Paleontol. 1984. V. 58. № 1. P. 82–103.
- Maзаев А.В.* The rostroconch family Bransoniidae from the Early Permian Shakhtau Reef massif (Mollusca, Southern Cis-Urals) // Paleontol. J. 2023. V. 57. № 13.
- Schwabe E.* Illustrated summary of chiton terminology (Mollusca, Polyplacophora) // Spixiana. 2010. V. 33. № 2. P. 171–194.
- Sirenko B.I.* The importance of the development of articulation for taxonomy of chitons (Mollusca, Polyplacophora) // Ruthenica. 1997. V. 7. № 1. P. 1–24.
- Sirenko B.I.* New Outlook on the System of Chitons (Mollusca: Polyplacophora) // Venus. 2006. V. 65. № 1-2. P. 27–49.
- Smith A.G., Hoare R.D.* Paleozoic Polyplacophora: a checklist and bibliography // Occas. Pap. Calif. Acad. Sci. 1987. № 146. 71 p.

**New species of the Genus *Ochmazochiton* (Mollusca, Polyplacophora)  
from the Lower Permian Reef Limestones of Shakhtau (Southern Cisuralia)**

**A. V. Mazaev**

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

Eleven imprints of chiton valves from the Sakmara stage of the Shakhtau reef massif (Bashkir Cis-Urals) are assigned to a new species – *Ochmazochiton uralensis* sp. nov. Previously, the genus *Ochmazochiton* was known only from the type species described from the Lower and Middle Permian of Texas. Due to the unique preservation of the studied material, the structure of the pores of aesthetes is shown for the first time, and the structure of the insertion plates, the important morphological characters of the genus *Ochmazochiton*, the oldest representative of the order Chitonida, is clarified.

*Keywords:* Polyplacophora, Chitonida, genus *Ochmazochiton*, Lower Permian, Southern Cis-Urals

УДК 564.533:551.736

## РАННИЙ ФИЛОГЕНЕЗ ПЕРМСКОГО НАДСЕМЕЙСТВА PORANOCERATOIDEA HYATT (AMMONOIDEA)

© 2024 г. Т. Б. Леонова\*

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

\*e-mail: tleon@paleo.ru

Поступила в редакцию 05.03.2024 г.

После доработки 11.03.2024 г.

Принята к публикации 11.03.2024 г.

Обсуждаются вопросы происхождения надсемейства *Poranoceratoidea* Hyatt, обосновывается гипотеза о происхождении подотряда *Cyclolobina* (отряд *Goniatitida*) от семейства *Glaphyritidae* Ruzhencev et Bogoslovskaya. Род *Tabantalites* Ruzhencev предлагается рассматривать в качестве промежуточной формы между семействами *Vidrioceratidae* Plummer et Scott и *Poranoceratidae* Hyatt. Подробно рассмотрен ранний филогенез попаноцератид в ассельско – кунгурский интервал ранней перми (*Protoranoceras* → *Roranoceras* → *Poranoceras*, *Pamiroranoceras*). Приведены сведения о биогеографии *Poranoceratoidea*.

*Ключевые слова:* аммоноидеи, *Cyclolobina*, *Poranoceratidae*, *Glaphyritidae*, происхождение, эволюция, биогеография, пермский период

DOI: 10.31857/S0031031X24040053, EDN: SEEGZC

### ВВЕДЕНИЕ

Ранее мы с коллегами (Леонова и др., 2005) опубликовали свои представления о позднем филогенезе надсемейства *Poranoceratoidea* Hyatt, 1900: кунгурско – роудско – кэпитенскую историю двух семейств, *Poranoceratidae* Hyatt, 1900 и *Mongoloceratidae* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1978. Это исследование было инициировано находками в казанских отложениях Волго-Уральского района новых роудских попаноцератоидей, нужно было установить их место в системе и родственные связи. Сейчас, при изучении раннепермских аммоноидных комплексов Стерлитамакских шиханов, появились вопросы, которые потребовали современного исследования самых ранних представителей семейства. Проведенная работа привела к переосмыслению взглядов на происхождение всех попаноцератоидей и позволила сформировать новые гипотезы о предковых формах и раннем филогенезе семейства *Poranoceratidae* (рис. 1).

### ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОПАНОЦЕРАТОИДЕЙ

По представлениям автора, а также других исследователей (Leonova, 2002; Шевырев, 2006),

надсемейство *Poranoceratoidea* входит в состав подотряда *Cyclolobina* (отряд *Goniatitida*). Кроме попаноцератоидей, в составе этого подотряда мы рассматриваем еще три надсемейства: *Marathonitoidea* Ruzhencev, 1938, *Shumarditoidea* Plummer et Scott, 1937 и *Cycloloboidea* Zittel, 1895. Как отмечалось ранее, все эти группы имеют ряд специфических черт, совокупность которых присуща только им (Leonova, 2002; Леонова, 2010).

В.Е. Руженцев (Руженцев, Богословская, 1978) рассматривал в качестве предков этих надсемейств две разные группы. Предками *Shumarditoidea* и *Marathonitoidea* он считал сем. *Glaphyritidae* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (род *Glaphyrites* Ruzhencev, 1936 или род *Syn-gastrioceras* Librovich, 1938). Для двух других надсемейств, *Cycloloboidea* и *Poranoceratoidea*, в качестве предка он предполагал позднекаменноугольного представителя сем. *Neiococeratidae* Hyatt, 1900 – род *Eoasianites* Ruzhencev, 1933. Еще в своей докторской диссертации Руженцев уделил большое внимание вопросу разграничения семейств *Marathonitidae* Ruzhencev, 1938 и *Vidrioceratidae* Plummer et Scott, 1937, представители которых многими исследователями объединялись в одну группу (Руженцев, 1940). По

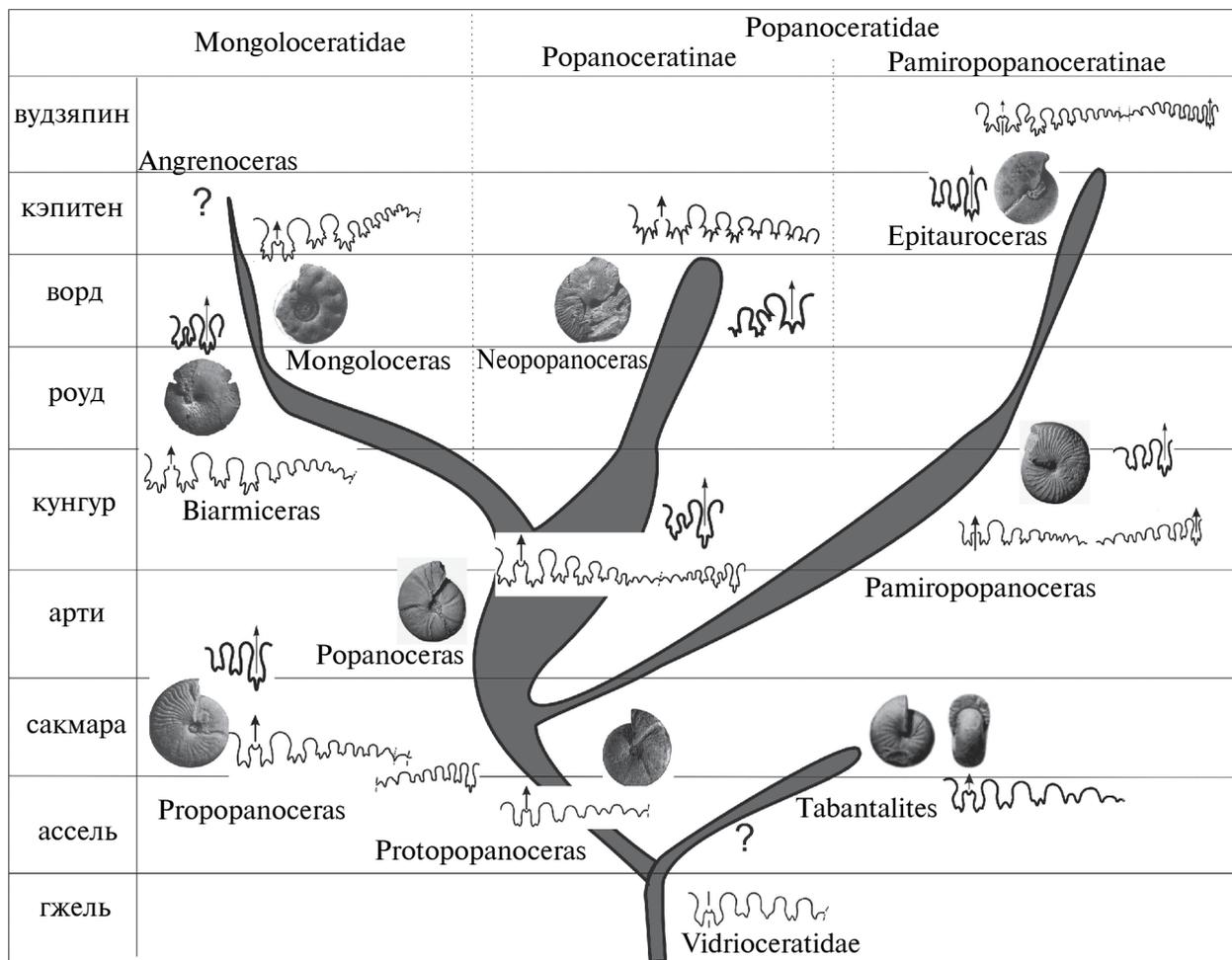


Рис. 1. Филогенетическая схема надсемейства Popanoceratoidea (по: Леонова и др., 2005, с изменениями).

нашим представлениям, эти семейства входят в состав разных надсемейств (Marathonitoidea и Cycloloboidea), но их нужно рассматривать в рамках одного подотряда и предка искать в одном таксоне надвидового ранга.

Мы производим все четыре надсемейства, входящие в состав Cyclolobina, от семейства Glaphyritidae. Это мнение высказывалось нами и ранее в более общем виде (Leonova, 2002; Леонова, 2010). В настоящее время в пользу такого решения собраны следующие аргументы.

Подотряд Cyclolobina объединяет группу позднепалеозойских (поздний карбон – пермь) гониатитид со сложной лопастной линией с более или менее многочисленными зубчатыми или многолепестными лопастями. Представители этого подотряда гониатитид характеризуются следующим набором специфических признаков, показанных на табл. 1.

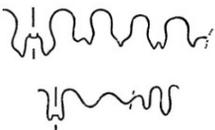
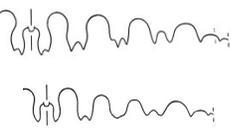
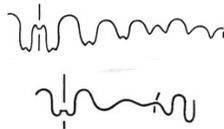
В качестве предка циклолобин мы принимаем представителя семейства Glaphyritidae (роды Glaphyrites или Syngastrioceras). Такой вывод подтверждается следующими фактами.

1. Как и у всех циклолобин, у глафиритид первые обороты эволюционные; в дальнейшем раковина становится умеренно инволютной или инволютной.

2. У всех представителей циклолобин преобладает поперечная скульптура.

3. Почти у всех циклолобин край устья образует вентральный синус, более или менее выраженный. На юных оборотах глафиритид наблюдается вентральный выступ, который сменяется вентральным синусом на более поздних стадиях одной раковины или же у более поздних форм. Такая же смена очертания края устья отмечается и у Vidrioceratidae. У некоторых циклолобид (Mexioceras Ruzhencev, 1955 – по ряду признаков, aberrantная форма) выступ сохранился до

**Таблица 1.** Специфические признаки Glaphyritidae и Cyclolobina

Особые признаки	Glaphyritidae	Vidrioceratidae		Popanoceratidae
Эволютны только первые 3–4 оборота	 Glaphyrites rhymnus	 Vidrioceras uddeni	 Tabantalites bifurcatus	 Protopopanoceras sublahuseni
Всегда поперечная скульптура, различной интенсивности	 Glaphyrites striatus	 Vidrioceras uddeni	 Tabantalites bifurcatus	 Propopanoceras incallidum
Выступ-синус на вентральной стороне	Иногда на ранних оборотах выступ, на поздних – синус	На ранних оборотах выступ, на поздних – синус	Неглубокий синус	Всегда синус, у ранних неглубокий, у молодых – глубокий
Часто утолщение раковинного слоя в зоне умбилика	 Fayettevillea planorbis	Нет примеров	 Tabantalites bifurcatus	 Popanoceras annae
Близкий онтогенез лопастной линии	 Glaphyrites submodes-tus	 Vidrioceras borissiaki	 Tabantalites bifurcatus	 Popanoceras annae
Особый признак — пережимы-ямочки	 Glaphyrites multicavus	Нет примеров	 Tabantalites bifurcatus	 Propopanoceras simense

конца их развития – так же, как у некоторых Glaphyrites.

4. Утолщение раковинного слоя вблизи умбиликального края присутствует почти во всех надсемействах циклолобин, хотя у разных представителей оно выражено с разной степенью интенсивности. Оно очень четко проявляется у всех Marathonitoidea, у некоторых Cycloloboidea и Popanoceratoidea (особенно ярко у Mongoloceratidae). В предковом семействе Glaphyritidae оно отмечается у следующих форм: род Fayettevillea Gordon, 1960 (серпуховский ярус) (Furnish et al., 2009, рис. 46, 1h); род Paracravenoceras Gordon, 1960 [согласно представлениям Ю. Кульманна (Furnish et al., 2009) – переходный

к Syngastrioceras] (серпуховский ярус) (Ibid., рис. 48, 1d, e); в родственном семействе Stenoglyphyritinae Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 – Clistoceras Nassichuk, 1967 (московский ярус) (Ibid., рис. 50, 4d); Stenoglyphyrites Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (серпуховский–башкирский ярус) (Ibid., рис. 50, 5e).

5. Еще один аргумент в пользу глафиритид – в этой группе начали усложняться боковые лопасти; сначала появились вздутия на боковых стенках вентральной и латеральной лопастей, в процессе эволюции они превратились в зубцы и, далее, в дополнительные лопасти [Paracravenoceras, Syngastrioceras (Furnish et al., 2009, рис. 48, 1c; 49, 3d)]. У Eoasianites выпуклости на

стенках этих лопастей выражены слабее, они не получили дальнейшего развития и не образовали самостоятельных структур за все время развития надсемейства *Neoicosceratoidea*.

Кроме признаков, отмеченных в таблице, следует упомянуть следующие особенности циклолобин.

В филогенезе всех циклолобин наблюдается однотипное развитие дорсальной лопасти. У ранних представителей каждого надсемейства она очень широкая трехраздельная, у более поздних, главным образом, пермских, она становится узкой трехзубчатой или даже копьевидной (рис. 2). В надсемействе *Marathonitoidea* эта закономерность прослеживается у каменноугольного *Subkargalites Ruzhencev*, 1950 и пермского *Kargalites Ruzhencev*, 1938, каменноугольного *Marathonites Böse*, 1917 и пермского *Almites Toumanskaya*, 1941, в надсемействе *Cycloloboidea* у каменноугольного *Vidrioceras Böse*, 1917 и пермского *Stacheoceras Gemmellaro*, 1887, в надсемействе *Shumarditoidea* у всех каменноугольных шумардитид дорсальная лопасть очень широкая, такая же и у самых первых перринитид *Properrinites Elias*, 1938; у более молодых представителей этого семейства *Perrinites Böse*, 1917 она гораздо уже. К сожалению, пока не удалось получить данных о строении внутренней части лопастной линии у самых первых *Ropanoceratidae*. Это связано с крайне редкими находками позднеассельских и раннесакмарских представителей этого семейства. Массовый материал, пригодный для онтогенетического изучения, происходит лишь из верхней части сакмарского яруса.

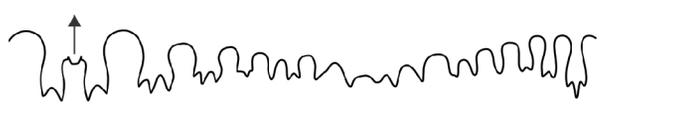
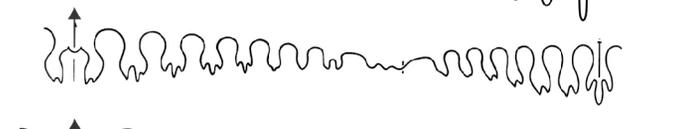
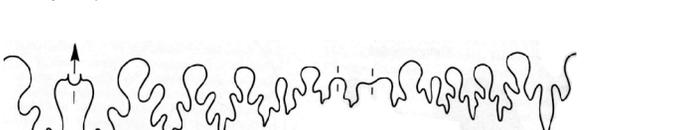
У некоторых родов в разных надсемействах отмечается искажение последнего оборота раковины (надсемейство *Marathonitoidea* – род *Cardiella Pavlov*, 1967; надсемейство *Cycloloboidea* – род *Hyattoceras Gemmellaro*, 1887).

Достоверно известно, что у *Ropanoceratidae* и *Perrinitidae* Miller et Furnish, 1940 имеется очень специфический признак в развитии внутренних боковых лопастей. Нужно заметить, что внутренний отрезок лопастной линии является наиболее консервативной ее частью; изменения в его строении происходят очень медленно. Если принять концепцию Руженцева о том, что предки *Shumarditoidea* происходят из *Glaphyritidae* (надсемейство *Somoholitoidea* по: Руженцев, Богословская, 1978 или *Gastrioceratoidea* по: Furnish et al., 2009), а *Ropanoceratoidea* – из *Neoicosceratoidea* (по: Руженцев, Богословская, 1978), то трудно объяснить, как такие редкие

специфические изменения внутренней части лопастной линии могли происходить сходным образом в неродственных группах. У части *Ropanoceratidae*, выделяемых в отдельное подсемейство *Ropanoceratinae Hyatt*, 1900, наблюдается объединение внутренних боковых лопастей, сопровождаемое усложнением наружного участка лопастной линии. Эту особенность отмечал и Руженцев (1956, с. 219). Во втором подсемействе, *Pamiroropanoceratinae Leonova*, 1989, эти внутренние лопасти сохраняют самостоятельность на протяжении всего развития группы; при этом замедляется развитие наружного участка лопастной линии, число лопастей постепенно увеличивается, но сами они остаются не сильно расчлененными. Похожая картина наблюдается и у *Perrinitidae*; в одной ветви – *Perrinitinae Miller et Furnish*, 1940 – третья внутренняя боковая лопасть остается единой, а наружная часть прогрессивно усложняется, в другой – *Paraperrinitinae Tharalson*, 1984, наоборот, при разделении внутренних лопастей на две самостоятельных наружная часть остается более примитивной (Tharalson, 1984). Ни в одном из других таксонов палеозойских аммоноидей такие изменения не наблюдались.

Комбинация всех перечисленных признаков или большей их части наблюдается только у циклолобин.

Самый общий признак всех циклолобин – однотипное деление наружной и внутренней боковых лопастей на три части. Оно появилось, скорее всего, параллельно при переходе от *Glaphyrites* (или *Syngastrioceras*) к *Aktubites Ruzhencev*, 1955, *Vidrioceras* (возможно, через *Eovidrioceras Boardman, Work et Mapes*, 1994) и *Subkargalites* в конце среднего – начале позднего карбона. Вслед за Руженцевым, мы принимаем род *Aktubites* в качестве родоначальника семейства *Shumarditidae*. В дальнейшем развитие в этой группе шло по схеме *Aktubites* → *Shumardites Smith*, 1903 (Руженцев, 1955, 1960; Руженцев, Богословская, 1978), и затем, уже в перми, появилось семейство *Perrinitidae*. Американские авторы (Boardman et al., 1994) связывают происхождение видриоцератид с шумардитидами через род *Eovidrioceras*. Это предположение представляется вполне вероятным. Первый представитель *Cycloloboidea* – род *Vidrioceras* (семейство *Vidrioceratidae*) – также распространен в позднем карбоне; в начале перми от него произошли *Neostacheoceratidae* Toumanskaya, 1939, а затем семейства *Hyattoceratidae* Miller et Furnish, 1957, *Kufengoceratidae* Zhao, 1980 и *Cyclolobidae* Zittel, 1895, которые успешно существовали в течение всей перми

Popanoceratidae	Popanoceras		
	Pamiropopanoceras		
	Propopanoceras		
Vidrioceratidae	Tabantalites bifurcatus Ruzh.		
	Stacheoceras		
	Vidrioceras		
Perrinitidae	Perrinites		
	Properrinites		
Marathonitidae	Marathonitinae	Almites invariabilis	
		Marathonites jpsmithi	
	Kargalitinae	Kargalites typicus	
		Subkargalites	

**Рис. 2.** Строение внутренних частей лопастных линий (изменение ширины дорсальной лопасти и слияние внутренних боковых) в филогенезе: Marathonitidae (по: Miller, Furnish, 1940; Руженцев, 1956), Perrinitidae (по: Miller, Furnish, 1940), Vidrioceratidae (по: Руженцев, 1950, 1952; Miller, Furnish, 1940) и Popanoceratidae (по: Руженцев, 1951, 1956; Леонова, Дмитриев, 1989).

(Леонова, 2010). С начала позднего карбона известны и маратонитиды; в качестве их предполагаемых предков назывались представители глафиритид, роды *Glaphyrites* или *Syngastrioceras*, но подчеркивалось, что более точных сведений нет (Руженцев, Богословская, 1978). В самом начале развития *Marathonitidae* возникли две линии – два подсемейства, *Kargalitinae* Ruzhencev, 1938 и второе, более разветвленное, *Marathonitinae* Ruzhencev, 1938. Подсемейство *Kargalitinae* принимается в составе двух родов: *Subkargalites* → *Kargalites*, существовавших в позднем карбоне и ранней перми. Второе подсемейство – *Marathonitinae* (*Marathonites* → *Almites*, *Cardiella*); *Almites*, в свою очередь, послужил предком таксонов, развивавшихся в разных направлениях, как в прогрессивном (*Almites* → *Suakites* Leonova), так и в регрессивном (*Almites* → *Pseudovidrioceras* Ruzhencev) (Leonova, 2002, 2016). *Popanoceratoidea* появились только в перми, во второй половине ассельского века. Представляется наиболее вероятным, что их происхождение связано с ранними *Cycloloboidea* (сем. *Vidrioceratidae*).

Мы не можем принять гипотезу Руженцева, считавшего предковой формой попаноцератоидей и циклолобоидей позднекаменноугольный род *Eoasianites* из семейства *Neoicoceratidae*, по следующим причинам.

1. У *Eoasianites* имеется хорошо выраженная продольная скульптура, а у представителей *Popanoceratoidea* (как и у всех *Cyclolobina*) хорошо развита только поперечная скульптура, а продольная практически не наблюдается.

2. У *Eoasianites* и всех родственных родов в скульптуре всегда присутствует вентральный выступ, синуса не отмечается.

3. Ни у *Eoasianites*, ни у каких-либо связанных с ним групп нет утолщения раковинного слоя в зоне умбилика.

4. Все попаноцератиды, как и ранние циклолобины, имеют инволютные или умеренно инволютные взрослые раковины, а у бесспорных потомков *Eoasianites* (*Svetlanoceras* Ruzhencev, 1936, *Paragastrioceras* Tchernow, 1907, *Uraloceras* Ruzhencev, 1936) раковины эволютные или умеренно эволютные.

5. Ни в семействе *Neoicoceratidae*, ни у его наиболее успешных потомков (пермских *Paragastrioceratidae*) не происходило деление боковой лопасти; она всегда оставалась единой, а вся лопастная линия восьмиллопастной. Точно так же дорсальная лопасть всегда оставалась простой, а не подразделялась на три части. Кроме этого,

никогда не наблюдалось усложнения ни одной из лопастей путем приобретения зубчатости.

Таким образом, все перечисленные признаки противоречат выводу о происхождении попаноцератоидей от неоикоцератид (*Eoasianites*), а скорее свидетельствуют о сходстве наследованных черт с семейством *Vidrioceratidae*, а через него – с глафиритидами.

Наибольшую морфологическую близость с *Popanoceratidae* демонстрирует один из раннепермских циклолобин, в настоящее время относимый к *Vidrioceratidae*. К такому выводу позволяют прийти результаты детального изучения весьма специфического рода *Tabantalites* Ruzhencev, 1952. Этот род был установлен Руженцевым (1952) из нижнепермских отложений Южного Урала и помещен им в семейство *Marathonitidae*. Такое размещение само по себе противоречило концепции самого Руженцева о том, что видриоцератиды отличаются от маратонитид характером развития боковой лопасти после ее первичного трехчленного деления: у первых последняя из боковых лопастей последовательно делится на две, а у вторых деление заканчивается на первой стадии. В настоящее время *Tabantalites* рассматривается как некая итерация от *Vidrioceras* (рис. 1), в которой скомбинированы признаки разных групп циклолобин (Богословская, 1990; Leonova, 2002; Леонова, 2018). Уровень развития лопастной линии представителей *Tabantalites* немного ниже, чем у *Vidrioceras*: третья боковая лопасть глубоко двураздельная, но две составляющих ее лопасти еще не полностью обособились. У взрослого *Vidrioceras* (более древнего) формула лопастной линии такая же, но сами лопасти глубже и более четко оформлены (табл. 1; рис. 2). На взрослых оборотах *Tabantalites* лопастная линия выглядит довольно примитивной, точно такой же, как у *Protoporanoceras* (табл. 1). Дорсальная лопасть очень широкая трехраздельная, такая же, как у каменноугольных *Vidrioceras* (*Vidrioceratidae*), *Marathonites*, *Subkargalites* (*Marathonitidae*) и раннепермского *Properrinites* (*Perrinitidae*) (рис. 2).

Форма раковины *Tabantalites* пахиконовая; она значительно уже, чем у видриоцератид, но шире, чем у попаноцератид. Скульптура в виде пучков поперечных изогнутых ребрышек, образующих слабый синус на вентральной стороне, очень напоминает скульптуру попаноцератид. Кроме этого, на боковых сторонах молодых оборотов имеются глубокие продолговатые пережмы-ямки, не продолжающиеся ни на умбиликальный, ни на вентролатеральный края, очень

похожие на образования, характерные для попаноцератид. В то же время, у *Tabantalites* имеется резкое утолщение раковины вокруг умбилика, такое же, как у маратонитид (табл. 1). Отметим, что у некоторых попаноцератид можно наблюдать небольшое утолщение раковинного слоя в указанной области (табл. 1), а у их непосредственных потомков из семейства *Mongoloceratidae* оно выражено очень ярко, так же, как и у маратонитид. Этот факт указывает на сохранение этого признака в латентном состоянии в течение длительного периода.

В целом *Tabantalites* представляет собой форму с мозаичным развитием, в котором признаки внешней морфологии (форма раковины, скульптура) более усложнены, т.е., более прогрессивны по сравнению с предковым родом, но что касается внутренних структур — они немного примитивнее (лопастная линия).

Представители этого рода немногочисленны, описано всего три вида, но они известны из нескольких регионов. Типовой вид *T. bifurcatus* Ruzhencev, 1952 — из верхней части ассельского и нижней части сакмарского яруса Южного Урала, этот же вид описал В. Нассичук из сакмарского (? верхней части ассельского) яруса Арктической Канады (Nassichuk, 1971). Второй вид известен из Тетической области: *T. pamiricus* Bogoslovskaya, 1978 из ташказыкской свиты Юго-Восточного Памира (Богословская, 1978), возраст тот же. Третий вид, *T. echiensis* Andrianov, 1985, известен из Арктической области из сакмарского яруса Верхоянья (Андрианов, 1985) и Новосибирских о-вов (Константинов, 2001).

Препятствием к тому, чтобы считать *Tabantalites* прямым предком *Ropanoceratidae*, является время его появления в геологической летописи — вторая половина ассельского века, т.е. одновременно с *Protoporanoceras* — первым несомненным представителем попаноцератидей. Вместе с этим, *Tabantalites* демонстрирует целый ряд признаков, явно сходных с этим семейством, и может принадлежать к группе форм, являющихся переходными между *Vidrioceratidae* и *Ropanoceratidae*, с которым он имеет не меньше общих признаков, чем с видриоцератидами. По-видимому, в конце гжельского века или самом начале ассельского от видриоцератид должна была отделиться какая-то форма, ставшая предковой для попаноцератид и одновременно для *Tabantalites*. Этот гипотетический предок должен был приобрести уплощенную, но не сильно сдавленную форму, обладать примитивной лопастной линией и своеобразной

скульптурой с зачатками “пучков” ребрышек. От него произошла таксономически разнообразная ветвь *Ropanoceratoidea* (два семейства, *Ropanoceratidae* и *Mongoloceratidae*), существовавшая в течение почти всей перми (рис. 1).

#### ФИЛОГЕНЕЗ *ROPANOCERATIDAE*

Родоначальником семейства *Ropanoceratidae* и всего надсемейства *Ropanoceratoidea* традиционно считается *Protoporanoceras* Ruzhencev, 1938, самый древний его представитель, ультраэндемик из верхней части ассельского яруса шиханов Тратау и Шахтау (Герасимов, 1937; Руженцев, 1938, 1951). Обнаружил его Н.П. Герасимов, который при первоописании вида под родовым названием *Ropanoceras sublahuseni* Gerassimov упомянул всего пять экземпляров [четыре с шихана Тратау и один с Шахтау (Герасимов, 1937, с. 15)], и больше никому и никогда не удалось повторить эти находки. Герасимов передал свою коллекцию аммоноидей с шиханов Руженцеву для более детального изучения. Руженцев (1938) установил для *Ropanoceras sublahuseni* новое родовое название *Protoporanoceras*, и в качестве материала указал всего один экземпляр из Тратау, тот, который был изображен Герасимовым (1937, табл. II, фиг. 2а), а в монографии (Руженцев, 1951) в графе “Материал” указал уже два экз. из того же местонахождения Тратау. В колл. ОНОФ ПИН РАН (колл. ПИН, № 472) хранятся всего два экз. этого вида из колл. Герасимова. Один из них — голотип ПИН, № 472/151, изображенный в работе 1938 г., а второй — ПИН, №472/152, мелкий, пришлифованный, его поперечное сечение показано Руженцевым (1951) на рис. 55. О месте нахождения остальных экземпляров *P. sublahuseni* никаких сведений получить не удалось.

Следующим членом филогенетического ряда является род *Protoporanoceras* Ruzhencev, 1938. Первые его представители известны из тастубского горизонта сакмарского яруса. Это *P. simense* Ruzhencev, 1951 и, возможно, *P. sterlitamakense* (Gerassimov, 1937). Находки их крайне редки и не отличаются хорошей сохранностью, что затрудняет изучение внутренних структур. В наших коллекциях из Шахтау из пограничных ассельско — сакмарских отложений имеются всего два экз. *Protoporanoceras*. К сожалению, сохранность их такова, что невозможно изучить лопастную линию и детали строения раковины (Leonova, 2020). Для изучения ранних онтогенетических стадий лопастной линии

мы использовали материалы по *P. simense* Ruzhencev из коллекций Руженцева (рис. 3).

Семейство *Popanoceratidae* принимается в составе двух подсемейств: основная ветвь *Popanoceratinae* Hyatt, 1900 (*Protopopanoceras* → *Proropanoceras* → *Popanoceras* Hyatt, 1884 → *Neoropanoceras* Schindewolf, 1939), и тетичская – *Pamiroropanoceratinae* Leonova, 1989 (*Protopopanoceras* → *Pamiroropanoceras* Leonova, 1989 → *Epitauroceras* Glenister et Furnish 1988) (рис. 1). Представители обоих подсемейств очень похожи формой раковины и скульптурой. Различия наблюдаются в строении лопастной линии: в первом подсемействе развитие ее наружной части происходило путем увеличения числа лопастей и усложнения всех ее элементов путем расширения и более глубокого их рассечения. В развитии внутренней части лопастной линии наблюдается процесс слияния первой и второй внутренних боковых лопастей (совершенно самостоятельных у предкового *Proropanoceras*) в одну сложную (роды *Popanoceras*, *Neoropanoceras*); этот признак наследуется и в семействе *Mongoloceratidae*, происхождение которого мы связываем с уральскими *Popanoceras*. В подсемействе *Pamiroropanoceratinae* наружная часть лопастной линии характеризуется меньшей шириной ветвей ventральной и боковых лопастей, также последовательным увеличением числа всех элементов, но при этом меньшей сложностью их рассечения (рис. 3, 4). Из всех материалов, имеющих на сегодняшний день, можно видеть, что внутренний участок лопастной линии *Proropanoceras* состоял из глубокой трехраздельной дорсальной лопасти и четырех независимых внутренних боковых, ближайшая к умбиликальному краю была широкой и глубоко двураздельной. А в

умбиликальной области находилось несколько небольших простых лопастей конической формы. Таким образом, внутренний участок был отражением наружного. Лопастная линия *Pamiroropanoceras* развивалась точно таким же путем, только двураздельными были пятые боковые лопасти, наружная и внутренняя (рис. 4). В этой ветви не происходило слияния первой и второй внутренних боковых лопастей в одну; они продолжали развиваться независимо в течение пяти веков, с конца сакмарского по конец кэпитенского. Перечисленные признаки четко видны и у самого молодого из известных на сегодня попаноцератид – амарассийского *Epitauroceras* (Glenister, Furnish, 1988). С этой схемой развития попаноцератид был согласен и В. Ферниш (устн. сообщ., 2000 г.). К сожалению, его мнение не было учтено при публикации ревидованного издания “*Treatise ...*” (Furnish et al., 2009).

#### БИОГЕОГРАФИЯ POPANOCERATIDAE

Представители номинативного подсемейства известны практически со всех континентов, а памиропопаноцератиды – только из области Палеотетис (современные Тимор, Памир, Китай). Расхождение между этими ветвями началось в сакмарском веке. По-видимому, у части представителей *Proropanoceras* возникла способность к слиянию двух первых внутренних боковых лопастей, которая потом продолжилась в отдельной филогенетической

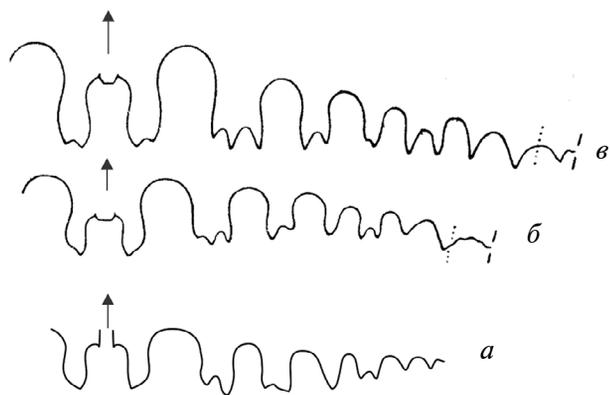


Рис. 3. Некоторые стадии онтогенеза лопастной линии *Proropanoceras simense* Ruzhencev: а – экз. ПИН, № 472/167 при  $V = 3.7$  мм ( $\times 10$ ), б – экз. ПИН, № 472/159 при  $V = 5.0$  мм ( $\times 10$ ), в – экз. ПИН, № 472/163 при  $V = 11.2$  мм ( $\times 5$ ) (б и в – по: Руженцев, 1951).

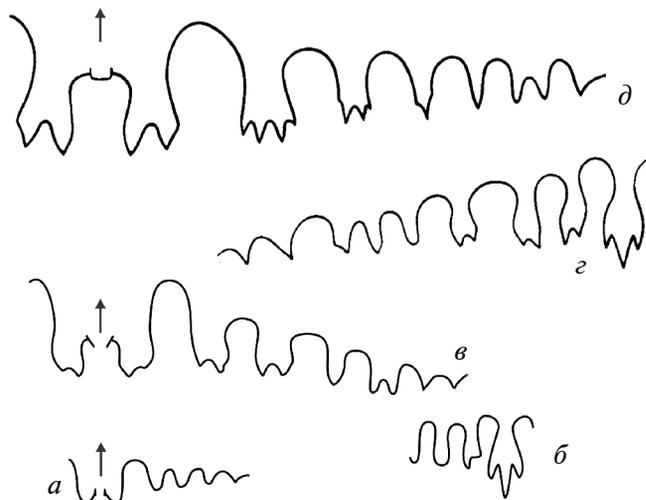


Рис. 4. Некоторые стадии онтогенеза лопастной линии *Pamiroropanoceras meridionalis* Leonova: а–в – экз. ПИН, № 3591/504: а – при  $V = 2.7$  мм ( $\times 10$ ), б – внутренняя часть при  $V = 4.0$  мм ( $\times 10$ ), в – при  $V = 4.4$  мм ( $\times 5$ ); з – экз. ПИН, № 3591/337, внутренняя часть при  $V = 16.5$  мм ( $\times 5$ ); д – экз. ПИН, № 3591/325 при  $V = 14.1$  мм ( $\times 5$ ) (з и д – по: Леонова, Дмитриев, 1989).

ветви *Roranoceratinae*. Вероятно, предковой формой этого подсемейства стал уральский *P. incallidum* Ruzhencev, обладающий значительной внутривидовой изменчивостью. Это единственный вид *Proropanoceras*, у которого двураздельной может быть и четвертая, и пятая лопасть (у *Roranoceras* пятая боковая лопасть двураздельная).

Возможный родоначальник подсемейства *Pamiroropanoceratinae* – *Proropanoceras boesei* (Haniel, 1915) описан из слоев Сомоголе о-ва Тимор (Smith, 1927). Дж. Смит указывает, что был найден всего один крупный экземпляр, весь последний оборот которого представлен жилой камерой, поэтому особенности лопастной линии неизвестны (Smith, 1927, с. 52). В слоях Битауни встречены представители двух параллельно существовавших родов: *Roranoceras hanieli* Smith, 1927 и *Pamiroropanoceras indoaustralicum* (Haniel, 1915). В вышележащих отложениях (слои Тае-Вей и Баслео) пока попаноцератид не найдено, и только в слоях Амарасси (граница кэпитена и вудзяпиня) обнаружен *Epitauceras soewarnoi* Glenister et Furnish, 1988, терминальный член этого подсемейства. Нужно отметить, что на Памире и Дарвазе не было обнаружено ни одного экземпляра *Proropanoceras*. Этот факт может указывать на миграцию уже сформировавшихся памиропопаноцератин из Тиморского бассейна в позднеартинское время, но не исключена вероятность того, что он просто не был найден. Коллекции из сакмарских отложений гораздо беднее артинских и кунгурских. В кочусуйской и челапчинской свитах (возрастных аналогах слоев Битауни Тимора) параллельно присутствуют представители обоих родов: *Roranoceras toumanskayae* Leonova и *Pamiroropanoceras meridionale* Leonova, причем в количественном отношении представители *Pamiroropanoceras* на порядок превышают *Roranoceras* (Леонова, Дмитриев, 1989; Левен и др., 1992).

Находки попаноцератид известны из пермских отложений всех континентов, кроме Южной Америки (рис. 5). Вместе с тем, местонахождения их довольно редки и обычно не отличаются массовостью находок. Исключением является Южный Урал, где в сакмарских и артинских отложениях были произведены наиболее богатые сборы (более 150 экз. *Proropanoceras* и около 2500 экз. *Roranoceras*). Вторым по числу найденных попаноцератид можно назвать Памир, особенно его юго-восточную часть. Здесь в верхнеартинско – кунгурских отложениях собрано немногим более сотни попаноцератид (восемь

экз. *Roranoceras* и 110 экз. *Pamiroropanoceras*). В остальных местонахождениях их находки единичны: на о-ве Тимор описаны один экз. *Proropanoceras*, несколько экз. *Roranoceras* и 60–65 экз. *Pamiroropanoceras*; кроме этого, в амарассии (граница кэпитена и вудзяпиня) найден *Epitauceras* [в описании указано три экз. из колл. Ун-та Айовы, плюс несколько экз. в Музее естественной истории в Лондоне (Glenister, Furnish, 1988)]. К сожалению, богатые коллекции аммоноидей, собранные на Тиморе большой группой исследователей (Charlton et al., 2002), монографически не изучены; до сих пор не опубликованы ни их описания, ни изображения, а определения сделаны на уровне начала прошлого века.

В Западной Австралии найдено всего два экз. *Proropanoceras ruzhencevi* Glenister et Furnish из формации Нура-Нура (*Nura-Nura*) (сакмара) и один экз. “*Roranoceras* sp.” в формации Кулкилия (роуд) (Glenister, Furnish, 1961). На территории США (Техас) известна одна сомнительная находка *Proropanoceras walcotti* (White) из формации Клайд (*Clyde Fm*) позднесакмарского возраста (Miller, Furnish, 1940). Родовая принадлежность этого образца не очень понятна, так как изображенная лопастная линия (Plummer, Scott, 1937, по White, 1889) отличается от характерной для этого рода. Возможно, лопастная линия изображена не вполне корректно. Кроме этого, в неопубликованной диссертации Р. Мойля (Moyle, 1963) имеется указание на находку *Proropanoceras postsimense* Ruzhencev в формации Ленокс Хиллс (*Lenox Hills Fm*) Техаса. Никаких современных данных по этому поводу не опубликовано. Попаноцератиды, описанные как *Roranoceras bowmani* (Böse) из формации Ворд (*Word*) Техаса (Miller, Furnish, 1940), в настоящее время рассматриваются в составе рода *Neoropanoceras*.

Кроме перечисленных, единичные находки представителей *Roranoceras* и *Pamiroropanoceras* плохой сохранности известны из верхов нижней перми Китая (Zhou, 2017), Японии (Ehiro, 2008) и Таиланда (Zhou, Liengjarern, 2004).

Имеющиеся данные позволяют предположить, что центр зарождения и дальнейшей диверсификации попаноцератид находился в Южноуральском бассейне. В сакмарском веке при наличии свободных морских связей с тетическими бассейнами некоторые представители *Proropanoceras* проникли туда и расселились в Тиморском и Западно-Австралийском бассейнах. Дальнейшая эволюция привела к возникновению двух ветвей

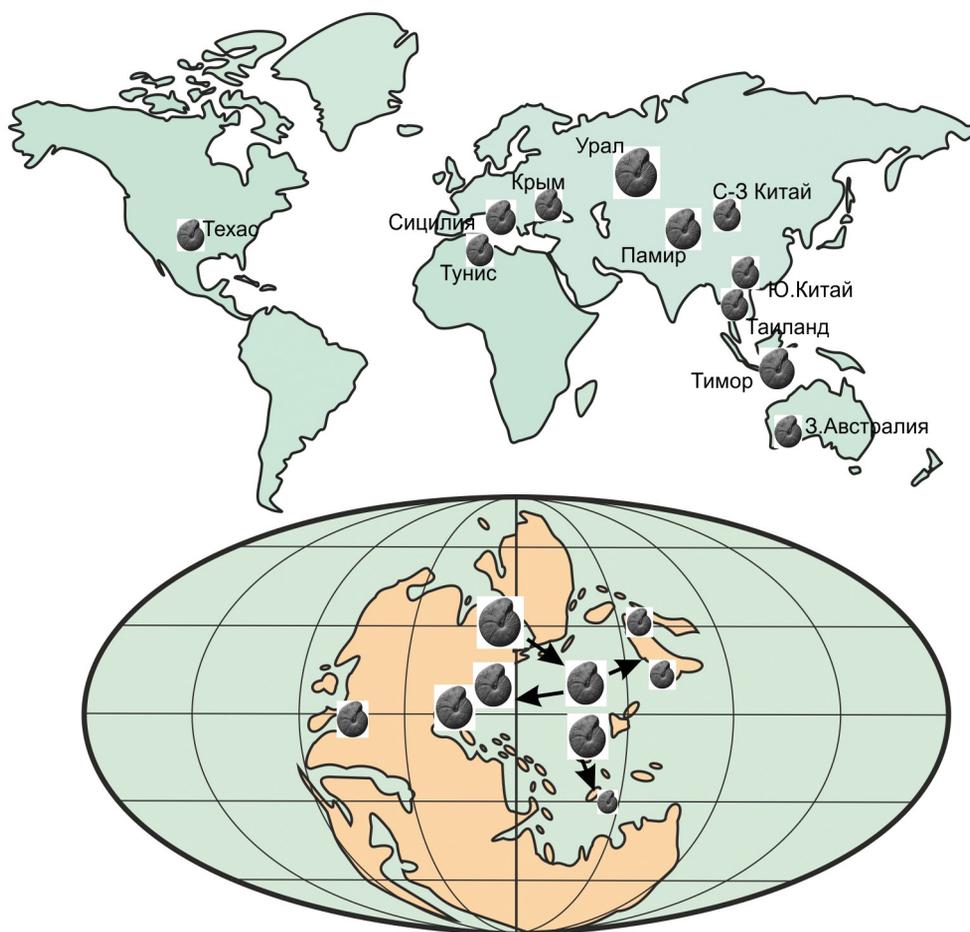


Рис. 5. Распространение попаноцератид в пермских бассейнах.

попаноцератин и памиропопаноцератин. Попаноцератины широко распространились по всему земному шару (современные Сицилия, Крым, Тунис, Ирак, Оман, Техас, Китай, Австралия?) и просуществовали до конца вурда (род *Неорораносерас*), а в кунгуре дали начало семейству *Mongoloceratidae* – первые представители этого семейства *Biaticeras Leonova, Kutugin et Shilovsky, 2005* известны из Верхоянского бассейна и Арктической Канады. Более поздние виды этого рода – из Волго-Уральского региона и Канады, их потомок *Mongoloceras Ruzhencev, 1960* – из Монголии и Омана (Леонова и др., 2005). Плохо изученный род *Angrenoceras Sheng, 1988* описан из кэпитенского яруса Тибета (Sheng, 1988). *Pamirororanceratinae* ограничены в своем распространении исключительно Тетической областью (Тимор, Памир, Китай), при этом время их существования продолжалось до начала поздней перми.

Таким образом, показано, что *Rorancera-toidea Nyatt*, как и все остальные надсемейства подотряда *Cyclolobina*, в своем происхождении

связано с семейством *Glaphyritidae* подотряда *Goniatitina*. Род *Tabantalites* совмещает признаки как семейства *Vidrioceratidae*, так и семейства *Roranceratidae*. В начале перми в сакмарском веке от разных видов рода *Roranceras* произошли две ветви: подсемейства *Roranceratinae* и *Pamirororanceratinae*. Первое из них широко распространилось по бассейнам всего мира и дало начало новому семейству *Mongoloceratidae*, а второе было ограничено Тетической областью, в которой просуществовало очень долго – с начала артинского по начало вудзьяпинского века, более 25 млн лет.

\*\*\*

Приношу искреннюю благодарность всем коллегам, способствовавшим подготовке этой работы: М.С. Бойко за помощь в поисках материалов из старых коллекций, а также рецензентам, замечания которых позволили улучшить содержание и оформление статьи.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка Российской академии наук.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы подтверждает отсутствие конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрианов В.Н.* Пермские и некоторые каменноугольные аммоноидеи Северо-Востока Азии. Новосибирск: Наука, 1985. 180 с.
- Богословская М.Ф.* Систематика и филогения семейств Marathonitidae и Vidrioceratidae (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 1978. № 1. С. 53–68.
- Герасимов Н.П.* Уральский отдел пермской системы // Уч. зап. Казан. гос. ун-та. 1937. Т. 97. Кн. 3–4. Геол. Вып. 8-9. С. 3–68.
- Константинов А.Г.* Первые находки пермских аммоноидей на острове Котельный // Стратигр. Геол. корреляция. 2001. Т. 9. № 1. С. 22–27.
- Левен Э.Я., Леонова Т.Б., Дмитриев В.Ю.* Пермь Дарваз-Заалайской зоны Памира: фузулиниды, аммоноидеи, стратиграфия // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 1992. Т. 253. 203 с.
- Леонова Т.Б.* Ревизия пермского семейства аммоноидей Cyclolobidae // Палеонтол. журн. 2010. № 3. С. 23–30.
- Леонова Т.Б.* Ревизия позднепалеозойского семейства Vidrioceratidae Plummer et Scott (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2018. № 3. С. 13–24.
- Леонова Т.Б., Дмитриев В.Ю.* Раннепермские аммоноидеи Юго-Восточного Памира // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 235. 198 с.
- Леонова Т.Б., Кутыгин Р.В., Шиловский О.П.* Новые данные о составе и развитии пермского надсемейства Popanocerataceae (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2005. № 5. С. 20–29.
- Руженцев В.Е.* Аммоидеи сакмарского яруса и их стратиграфическое значение // Пробл. палеонтол. 1938. Т. 4. С. 187–285.
- Руженцев В.Е.* Опыт естественной систематики некоторых верхнепалеозойских аммонитов // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1940. Т. 11. Вып. 3. 134 с.
- Руженцев В.Е.* Верхнекаменноугольные аммониты Урала // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1950. Т. 29. 220 с.
- Руженцев В.Е.* Нижнепермские аммониты Южного Урала. 1. Аммониты сакмарского яруса // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1951. Т. 33. 188 с.
- Руженцев В.Е.* Биостратиграфия сакмарского яруса в Актюбинской области Казахской ССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1952. Т. 42. 85 с.
- Руженцев В.Е.* К вопросу о происхождении семейства Shumarditidae // Докл. АН СССР. 1955. Т. 103. № 6. С. 1107–1110.
- Руженцев В.Е.* Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1960. Т. 83. 331 с.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф.* Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Поздненамюрские аммоноидеи // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1978. Т. 167. 336 с.
- Шевырев А.А.* Макросистема цефалопод: исторический обзор, современное состояние и основные проблемы. 3. Классификация бактритоидей и аммоноидей // Палеонтол. журн. 2006. № 2. С. 34–46.
- Boardman D.R., Work D.M., Mapes R.H.* Revision of the family Shumarditidae Plummer et Scott, 1937 // Biostratigraphy of Middle and Late Pennsylvanian (Desmoinesian-Virgilian) Ammonoids / Eds. Boardman D.R. et al. Lawrence, 1994. P. 48–56 (Bull. Kansas Geol. Surv. V. 232).
- Carlton T.R., Barber A.J., Harris R.A. et al.* The Permian of Timor: stratigraphy, paleontology and palaeogeography // J. Asian Earth Sci. 2002. V. 20. P. 719–774.
- Ehiro M.* Two genera of Popanoceratidae (Permian Ammonoidea) from the South Kitakami Belt, Northeast Japan, with a note on the age of the Takakurayama Formation in the Abukuma Massif // Bull. Tohoku Univ. Museum. 2008. V. 8. P. 1–8.
- Furnish W.M., Glenister B.F., Kullmann J., Zhou Z.* Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt L. Mollusca 4. Revised, Vol. 2: Carboniferous and Permian Ammonoidea (Goniatitida and Prolecanitida) / Ed. Seldon P.A. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 2009. 258 p.
- Glenister B.F., Furnish W.M.* Patterns in stratigraphic distribution of Popanocerataceae, Permian ammonoids // Senckenb. Lethaea. 1988. Bd 69. № 1–2. P. 43–71.
- Haniel C.A.* Die Cephalopoden der Dyas von Timor // Paläontol. von Timor. 1915. Lfg. 3. Abh. 6. 153 s.
- Leonova T.B.* Permian Ammonoids: Classification and Phylogeny // Paleontol. J. 2002. V. 36. Suppl. 1. P. S1–S114.
- Leonova T.B.* Normal range and variation in the ontogeny of the Late Paleozoic ammonoid family Marathonitidae // Paleontol. J. 2016. V. 50. № 14. P. 1579–1586.
- Leonova T.B.* Asselian-Sakmarian ammonoids of the Early Permian Reef Shakh-Tau (Bashkortostan) // Paleontol. J. 2020. V. 54. № 10. P. 1095–1112.
- Miller A.K., Furnish W.M.* Permian ammonoids of the Guadalupe Mountain region and adjacent areas // Spec. Pap. Geol. Soc. Amer. 1940. № 26. 242 p.

- Moyle R.W.* Ammonoids of Wolfcampian age from the Glass Mts. and contiguous area in West Texas. Ph.D. Thesis. Univ. of Iowa, 1963. 318 p.
- Nassichuk W.W.* Permian ammonoids and nautiloids, south-eastern Eagle Plaine, Yukon Territory // *J. Paleontol.* 1971. V. 45. № 4–6. P. 1001–1021.
- Plummer F.B., Scott G.* Upper Paleozoic ammonites in Texas // *The Geology of Texas*. Vol. 3. Austin, 1937. P. 1–516 (Bull. Texas Univ. № 2701).
- Sheng H.* Late Lower Permian ammonoids of Langcuo Formation from Angren district, South Xizang (Tibet) // *Prof. Pap. Xizang (Tibet) Palaeontol.* Beijing: Geol. Publ. House, 1988. P. 149–180.
- Smith J.P.* Permian ammonoids of Timor // *Jaarb. Mijnw. Nederl. Indie. Verh.* 1927. Bd 1. 58 p.
- Tharalson D.B.* Revision of the Early Permian ammonoid family Perrinitidae // *J. Paleontol.* 1984. V. 58. № 3. P. 804–833.
- White C.A.* On the Permian formation of Texas // *Amer. Natur.* 1889. V. 23. P. 109–128.
- Zhou Z.* Permian basinal ammonoid sequence in Nanpanjiang area of South China—possible overlap between basinal Guadalupian and platform-based Lopingian // *J. Paleontol.* 2017. V. 91. S74. 95 p.
- Zhou Z., Liengjarern M.* Lower Permian perrinitid ammonoids faunas from Thailand // *J. Paleontol.* 2004. V. 78. № 2. P. 317–339.

## Early Phylogeny of the Permian superfamily Popanoceratoidea Hyatt (Ammonoidea)

T. B. Leonova

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

This paper discusses the origin of the superfamily Popanoceratoidea Hyatt, and substantiates the hypothesis that the suborder Cyclolobina (order Goniatitida) evolved from the family Glaphyritidae Ruzhencev et Bogoslovskaya. The genus *Tabantalites* Ruzhencev is proposed as an intermediate form between Vidrioceratidae Plummer et Scott and Popanoceratidae Hyatt. The early phylogeny of popanoceratids in the Early Permian is considered in detail (Protopopanoceras → Propopanoceras → Popanoceras, Pamiropopanoceras). Information on the biogeography of Popanoceratoidea is provided.

**Keywords:** Ammonoidea, Cyclolobina, Popanoceratidae, Glaphyritidae, origin, evolution, biogeography, Permian

УДК 564.53:551.762.22(470.631)

## НЕОБЫЧАЙНО КРУПНАЯ ВЕРХНЯЯ ЧЕЛЮСТЬ LYTOSERATOIDEA ИЗ ВЕРХНЕГО БАЙОСА (СРЕДНЯЯ ЮРА) СЕВЕРНОГО КAVKAZA

© 2024 г. В. В. Митта<sup>a, c, \*</sup>, А. А. Мироненко<sup>b, \*\*</sup>

<sup>a</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, 117647 Россия

<sup>b</sup>Геологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

<sup>c</sup>Череповецкий государственный университет, Череповец, 162602 Россия

\*e-mail: mitta@paleo.ru

\*\*e-mail: paleometro@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.02.2024 г.

После доработки 20.02.2024 г.

Принята к публикации 21.02.2024 г.

Описывается крупноразмерная верхняя челюсть аммонита из зоны Niortense верхнего байоса бассейна Кубани (Карачаево-Черкесия). В ее передней части располагается заостренная обызвестленная структура (ринхолит). Судя по форме и размерам, челюсть принадлежала виду рода *Lytoceras* (сем. *Lytoceratidae*), чья нижняя челюсть была уже описана из этой местности непосредственно ниже по разрезу. Наличие ринхолита позволяет отнести новую находку к ринхаптиховому типу челюстного аппарата аммоноидей. Это самая древняя находка целой челюсти такого типа и к настоящему времени единственная известная верхняя челюсть, вполне определенно принадлежавшая представителю литоцератин. Вероятно, обызвествление передней части челюстного аппарата аммоноидей подотрядов *Lytoceratina* и *Phylloceratina* являлось нормальным процессом, происходившим по мере взросления моллюска.

**Ключевые слова:** аммониты, *Lytoceras*, челюсти, анаптихи, ринхаптихи, средняя юра, верхний байос, бассейн Кубани

DOI: 10.31857/S0031031X24040066, EDN: SDZDZT

### ВВЕДЕНИЕ

Начало изучения челюстей юрских аммоноидей восходит к середине XIX в. (Quenstedt, 1849; и др.). На протяжении последующих полутора столетий челюстной материал по юрским цефалоподам накапливался очень постепенно, хотя, например, Ф. Траутом был опубликован целый цикл работ, посвященных аптихам (трактуемым ныне как нижние челюсти) из юры Германии (Trauth, 1927; и др.).

В первой половине XIX в. в юрских и меловых отложениях Европы также были обнаружены изолированные кальцитовые элементы, получившие название ринхолитов и конхоринхов (de Blainville, 1827; Owen, 1832). Особую роль в их изучении сыграл А. Тилль, опубликовавший серию работ (Till, 1906, 1907, 1911 и др.), в которых были изображены не только изолированные находки, но и ринхолиты и конхоринхи

*in situ* в передней части ископаемых челюстей, в основном состоявших из органического вещества (Till, 1906, табл. IV, фиг. 20–23). Было установлено, что ринхолиты располагались на кончиках верхней челюсти, а конхоринхи — на кончиках нижней челюсти. На протяжении долгого времени ринхолиты и конхоринхи считались принадлежавшими исключительно наутилидам или каким-то неизвестным колеоидеям; возможность их наличия у аммоноидей обсуждалась, но не встречала поддержки исследователей (Шиманский, 1949).

Однако в 80-х гг. XX в. хорошо сохранившиеся челюсти с ринхолитами и конхоринхами были обнаружены в раковинах *Lytoceratina* и *Phylloceratina* из верхнего мела о-вов Сахалин и Хоккайдо (Lehmann et al., 1980; Tanabe et al., 1980; Kanie, 1982). Такой тип челюстного аппарата аммоноидей было предложено назвать ринхаптиховым (Tanabe et al., 1980). Несколько

лет назад ринхаптихи, также принадлежавшие филлоцератам и, возможно, литоцератам, были обнаружены в средней юре Дагестана (Mironenko, Gulyaev, 2018) и в нижнем мелу Крыма (Mironenko, Rogov, 2018), что позволило расширить географическое и стратиграфическое распространение этого типа аммоидных челюстей.

В последние годы челюсти цефалопод стали впервые известны из средней юры Северного Кавказа. Многочисленные находки нижних челюстей аммоидей опубликованы из аалена Карачаево-Черкесии (Mitta et al., 2018; Митта, Шерстюков, 2018) и из пограничных отложений байоса и бата Дагестана (Mironenko, Gulyaev, 2018). Однако наиболее многочисленный и разнообразный челюстной материал, представленный в т.ч. челюстями колеоидей, происходит из зоны *Strenoceras niortense* верхнего байоса Карачаево-Черкесии (Mitta, Schweigert, 2016; Митта, 2017б, 2021; Мироненко, Митта, 2020). Изучение среднеюрского этапа развития аммоидных челюстей особенно важно, потому что на первую половину этого временного интервала приходится появление нескольких новых типов ринхолитов, ассоциирующихся с аммоидеями (Riegraf, Moosleitner, 2010). При этом точная таксономическая принадлежность обладателей этих ринхолитов остается пока неясной.

В настоящей статье приводится описание найденной в верхах зоны *Niortense* изолированно от раковины уникально крупной верхней челюсти аммонита.

#### МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ И МАТЕРИАЛ

Описываемая челюсть была найдена в ходе полевых работ, предпринятых Юрским отрядом Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН (рук. В.В. Митта) в Карачаево-Черкесии в 2023 г. Челюсть происходит из местонахождения 17 на правом берегу р. Кяфар (левый приток р. Большой Зеленчук) ниже станицы Сторожевая, в 2 км ниже устья р. Бижгон (рис. 1).

Под четверичными галечниками здесь вскрывается нижняя часть верхней подсвиты джангурской свиты, представленная толщей глини темно-серых алевро-песчанистых, с конкрециями и линзами алевролита светло- и желтовато-серого, иногда образующими прослойки (рис. 2). Этот интервал относится к подзоне *Vaculatoceras baculatum* зоны *Niortense* верхнего байоса (Mitta, 2021).

Это обнажение уже не раз фигурировало в публикациях последних лет. Из низов разреза (фаунистического горизонта *bispinatum*, рис. 3) были описаны многочисленные раковины гетероморфных аммонитов рода *Spiroceras*, в т.ч. впервые — микроконхов с сохранившимся устьем с ушками (Митта, 2017а); с этого же уровня опубликованы важные сведения о находках челюстей цефалопод (Mitta, Schweigert, 2016; Мироненко, Митта, 2020) и папоротниковидных *Sagenopteris* (Naugolnykh, Mitta, 2024).

В верхней части обнажения (нижней по реке, с учетом падения слоев), относящейся к фаунистическому горизонту *baculatum*, найден хорошо сохранившийся стробил беннеттита (Naugolnykh, Mitta, 2023). С этого же уровня (рис. 3), но немного выше по реке, происходит находка, описываемая в статье.

Оригинал к статье хранится в ПИН РАН, колл. № 5546.

#### ОПИСАНИЕ И ОБСУЖДЕНИЕ

Хорошо сохранившаяся верхняя челюсть аммоидеи была извлечена из крупной (~30×45 см) конкреции алевролита серого, найденной *in situ* (рис. 2). По общей форме, при взгляде сверху, челюсть вписывается в округло-субквадратный абрис (рис. 4). Приподнятая центральная часть челюсти имеет форму равнобедренного треугольника, с выпуклым основанием и слегка вогнутыми боковыми сторонами, отделенными от “крыльев” двумя глубокими бороздами.

Центральная часть челюсти вогнута в середине; по медиане, проведенной к основанию “треугольника”, проходит канавка (медианная, или симфизная борозда), ведущая к его вершине. Основная часть челюсти изначально состояла из органического вещества, фосфатизированного, углефицированного и частично пиритизированного в ходе диагенеза. Однако медианная борозда на переднем конце челюсти заканчивается заостренным обызвествленным образованием — ринхолитом (Tanabe et al., 1980; Tanabe, Shigeta, 2019; и др.). Видно, что эта кальцифицированная часть состоит из короткой “рукоятки”, встроенной в осевую часть челюсти, и широкого заостренного “капюшона”, имеющего V-образную форму, который покрывает передний конец челюсти и несколько выдается вперед.

Для установления химического состава челюсти и ее элементов был проведен EDX анализ на СЭМ Tescan Vega II. Был подтвержден

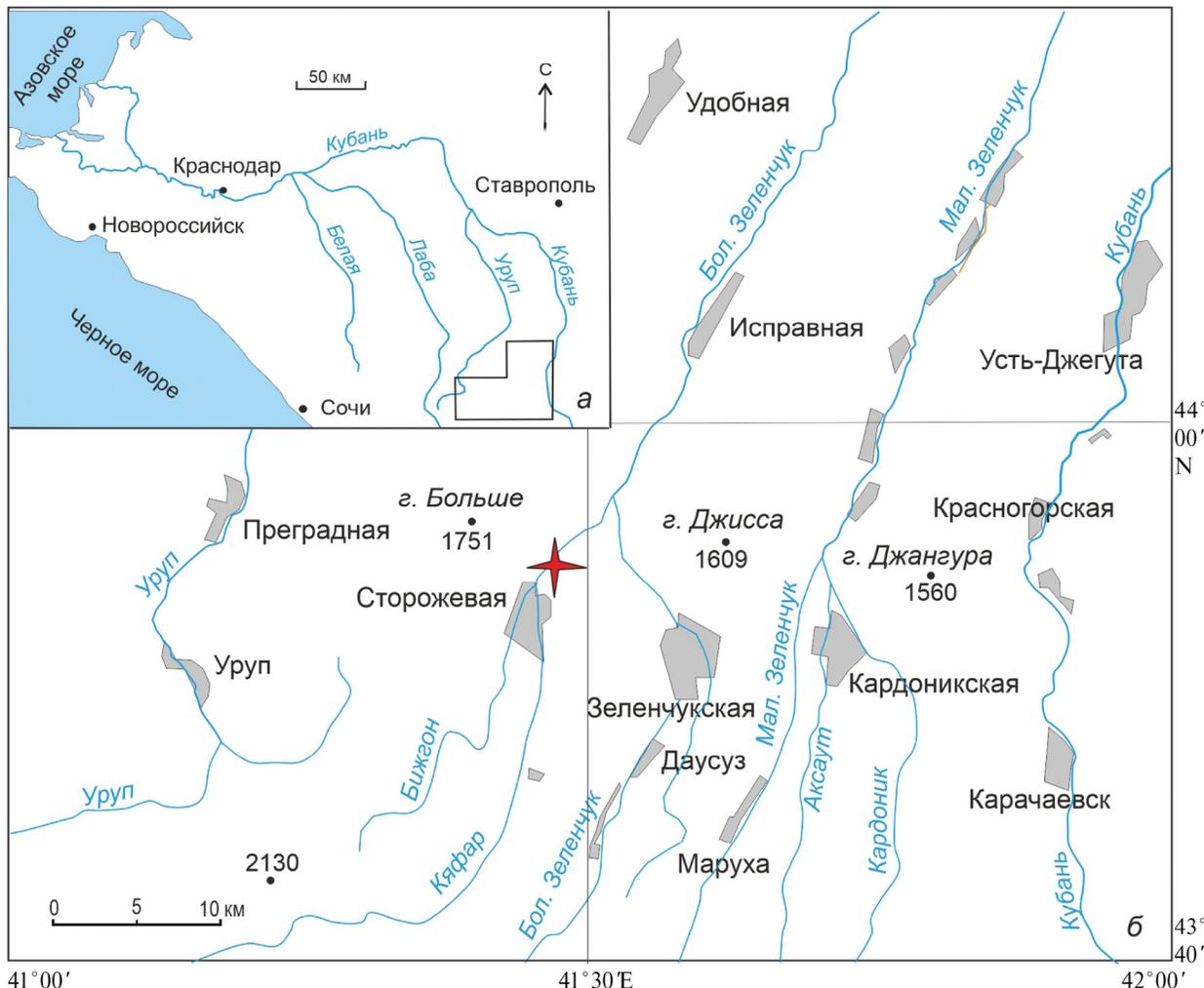


Рис. 1. Расположение местонахождения: а – общая схема, рамкой показан контур детальной карты; б – детальная карта, с указанием местонахождения 17.

кальцитовый состав конхоринха, основная часть челюсти оказалась замещена фосфатом кальция с пиритовыми и углефицированными участками (рис. 5).

Периферические части “крыльев” слегка растрескались в процессе седиментации, что довольно обычно для периферических частей уже опубликованных из средней юры нижних челюстей, более известных как анаптихи. Однако описываемая челюсть вполне сохранила свой объем, что для аммоидных челюстей в отложениях средней юры является большой редкостью.

Описываемая челюсть, несомненно, является верхней челюстью аммоидеи. Для нижних челюстей наутилид, так же как и для нижних челюстей аммоидей, относящихся к анаптиховому и ринхаптиховому типам, характерна полукруглая форма без продольных борозд,

а для аммоидных челюстей аптихового типа характерна одна, но очень глубокая центральная (симфизная) борозда, фактически разделяющая челюсть на две створки (см. обзор Tanabe et al., 2015). Верхние челюсти наутилид также не имеют борозд (Saunders et al., 1978; Tanabe et al., 2015, рис. 10.3а), наблюдающихся на нашем образце.

Субтреугольная форма челюсти, разделенной двумя бороздами на вогнутую центральную часть и боковые крылья, однозначно свидетельствует о том, что это верхняя челюсть аммоидеи; подобная форма характерна только для верхних челюстей (Meek, Hayden, 1864, рис. 3, 4; Landman et al., 2013, рис. 13b; Tanabe et al., 2015, рис. 10.4b; Mironenko, Mitta, 2023, рис. 5).

Наличие обызвествленного кончика явно свидетельствует о принадлежности данной находки к челюстному аппарату так называемого



**Рис. 2.** Правый берег р. Кяфар ниже ст. Сторожевая, часть местонахождения 17; стрелкой показана выемка от извлеченной конкреции алевролита с описываемой в работе находкой.

ринхаптихового типа (Tanabe et al., 1980, 2015). Для этого типа аммоноидных челюстей, как уже указывалось выше, характерны заостренные обызвествленные элементы, называемые в верхней челюсти ринхолитами, а в нижней челюсти – конхоринхами. И те, и другие состояли из более или менее крупной рукоятки, крепящейся в передней части органической челюсти, и капюшона – наружной части, на которую и приходились основные нагрузки во время охоты и поедания добычи (Mironenko et al., 2022).

Таксономическую принадлежность обладателя описываемой челюсти можно достаточно обоснованно установить по косвенным признакам. Ринхаптиховый тип челюстного аппарата был характерен только для двух подотрядов юрских аммоноидей: Phylloceratina и Lytoceratina. В средней юре все остальные аммоноидеи имели аптиховый тип челюстей (Engeser, Keupp, 2002), что позволяет исключить их из списка возможных обладателей обсуждаемой здесь верхней челюсти. Таксоны Phylloceratina и Lytoceratina, хотя и имели сходные по размерам раковины, но отличаются кроме прочего и по форме поперечного сечения жилой камеры, с которой

коррелятивно связана и форма челюстного аппарата (Tanabe et al., 2015).

Сравнивая по форме и размерам находка крупной *нижней* челюсти аммоноидей была сделана несколькими годами ранее немного выше по реке, в обнажении на левом берегу р. Кяфар, в той же зоне и подзоне, но в фаунистическом горизонте *Spiroceras bispinatum*, что расположен непосредственно ниже по разрезу (рис. 3). Эта челюсть (анаптих) округлой формы не могла принадлежать филлоцератинам, раковины которых имеют преимущественно овальное сечение, с высотой оборота, заметно превышающей его ширину. Округлое сечение оборотов в сочетании с крупноразмерной раковиной является характерным для литоцератин рода *Lytoceras* Suess, 1865, представители которого (в подроде *Thysanolytoceras* Buckman, 1905) известны из байоса Северного Кавказа (Безносков, 1958). Соответственно, был сделан вывод, что этот крупный анаптих принадлежал *Lytoceras* (*Thysanolytoceras*) sp. (Митта, 2021).

Логично предположить, что описываемая нами *верхняя* челюсть, найденная в той же местности и в близком стратиграфическом интервале, подходящая по размеру (верхние челюсти

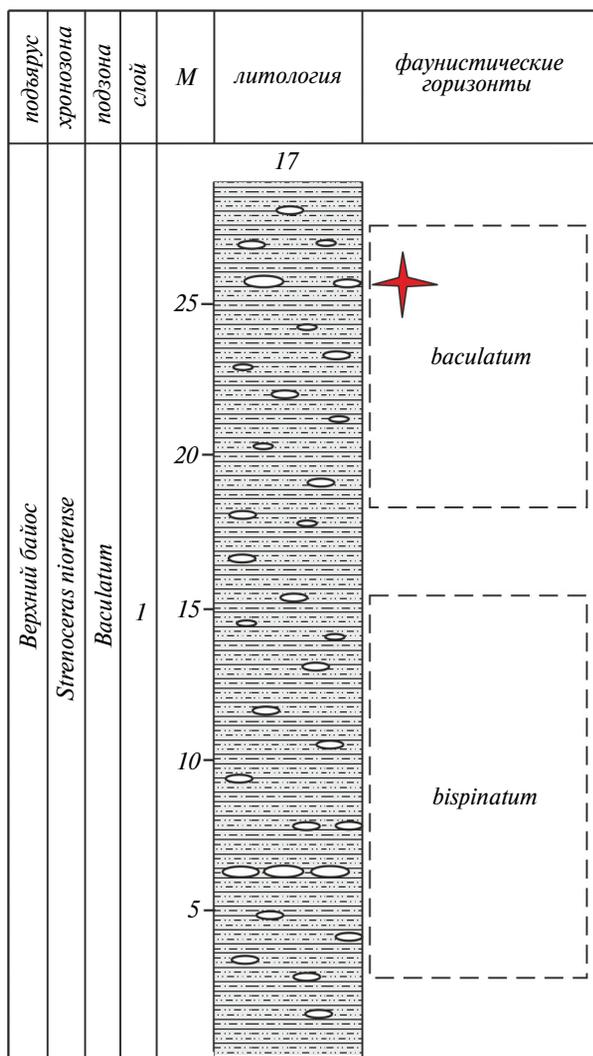


Рис. 3. Разрез зоны *Strenoceras niortense* на правом берегу р. Кяфар (местонахождение 17) (по: Mitta, 2021) и уровень находки описываемой челюсти.

аммоноидей заметно меньше нижних) и такая же широкая, принадлежала литоцератам; скорее всего, тому же таксону, *Lytoceras* (*Thysanolytoceras*) sp. (сем. *Lytoceratidae*). Исходя из размеров (высота челюсти 42 мм, ширина 38 мм), она принадлежала взрослой особи, раковина которой достигала 150 мм в диаметре.

Находки, интерпретированные как верхние челюсти литоцератин ринхаптихового типа, были описаны из верхнего мела Японии и Сахалина (Tanabe et al., 1980; Kanie, 1982). Однако позже было установлено, что это деформированные нижние челюсти (Tanabe, Landman, 2002; Tanabe et al., 2015). Таким образом, если наша интерпретация верна, описываемая челюсть является первой достоверной находкой верхней челюсти подотряда *Lytoceratina*. К сожалению, недостаточная сохранность передней

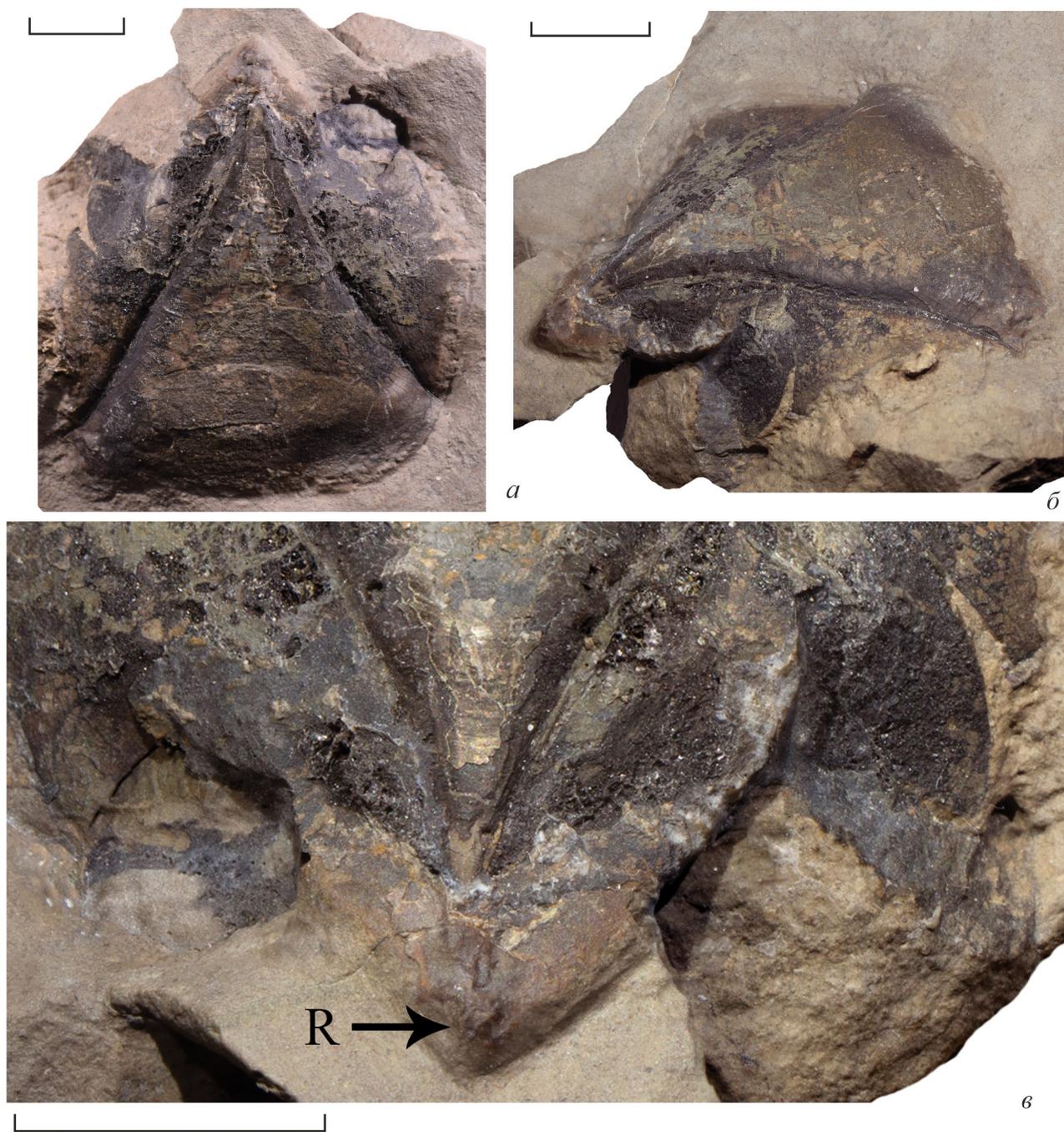
части ринхолита не позволяет соотнести его ни с одним из известных паратаксонов ринхолитов, описанных по хорошо сохранившимся изолированным находкам из среднеюрских отложений (Мироненко, Комаров, 2019; Комаров, 2021).

Важно отметить, что описанная ранее нижняя челюсть *Lytoceras* (*Thysanolytoceras*) (Митта, 2021) не содержит обызвествленных элементов; именно на этом основании она была отнесена не к ринхаптихам, а к анаптихам. Однако конхоринхи, кальцитовые элементы нижних челюстей, имеют довольно хрупкое строение и очень редко сохраняются в ископаемом состоянии. Например, из меловых отложений Крыма известны многие тысячи ринхолитов, и всего пять изолированных конхоринхов и четыре целые нижние челюсти ринхаптихового типа (Mironenko, Rogov, 2018). Кальцитовый кончик челюсти мог быть утрачен также при расколе конкреции или недостаточно внимательном препарировании материала.

Кроме того, сами верхние челюсти аммоноидей тоже имели довольно хрупкое строение и крайне редко сохраняются в ископаемом состоянии. Судя по литературным данным, только Тилль описал из юры и мела Германии три экземпляра верхних челюстей, подобных нашему, с сохранившейся исходно органической частью и ринхолитом *in situ* (Till, 1906, табл. IV, фиг. 20–24). Тилль отнес их к установленному им варианту “*Rhynchotheutis typus II*”. В настоящее время эти образцы считаются верхними челюстями аммоноидей (*Phylloceratina* или *Lytoceratina*), однако более точно систематическое положение их обладателей не установлено (Riegraf, Moosleitner, 2010).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обнаруженная в Карачаево-Черкесии в местонахождении 17 на правом берегу р. Кяфар крупная челюсть головоногого моллюска является верхней челюстью аммоноидеи из подотряда *Lytoceratina*, скорее всего, *Lytoceras* (*Thysanolytoceras*) sp. Это единственная на сегодняшний день достоверно установленная верхняя челюсть представителя литоцератин. Она содержит обызвествленный кончик (ринхолит) и, следовательно, относится к ринхаптиховому типу челюстных аппаратов аммоноидей. Кроме того, эта находка, происходящая из зоны *Niortense* верхнего байоса, является древнейшей челюстью ринхаптихового типа, сохранившейся целиком, вместе с ринхолитом *in situ*; из более древних отложений известны находки только изолированных ринхолитов.



**Рис. 4.** Верхняя челюсть *Lytoceras* (*Thysanolytoceras*) sp., экз. ПИН, № 5546/404: *а* – сверху, *б* – сбоку, *в* – передняя часть крупным планом; Карачаево-Черкессия, Зеленчукский р-н, пр. берег р. Кяфар ниже ст. Сторожевая, местонахождение № 17; верхний байос, зона *Strenoceras niortense*, подзона *Vaculatoceras baculatum*, фаунистический горизонт *baculatum*. Обозначение: R – ринхолит. Длина масштабной линейки 10 мм.

Приведенные данные показывают, что обызвествленные кончики челюстей были присущи не только ринхаптихам (нижним челюстям с конхоринхами), но и изученным крайне мало верхним челюстям аммоноидей. Как нижние, так и верхние челюсти юрских литоцератин и филлоцератин, вероятно, обызвествлялись

в области клюва с возрастом. Отсутствие описаний в литературе подобных находок может быть связано как с недостаточной зрелостью моллюска, владельца челюстного аппарата, так и с недостаточно тщательным препарированием ископаемого материала.

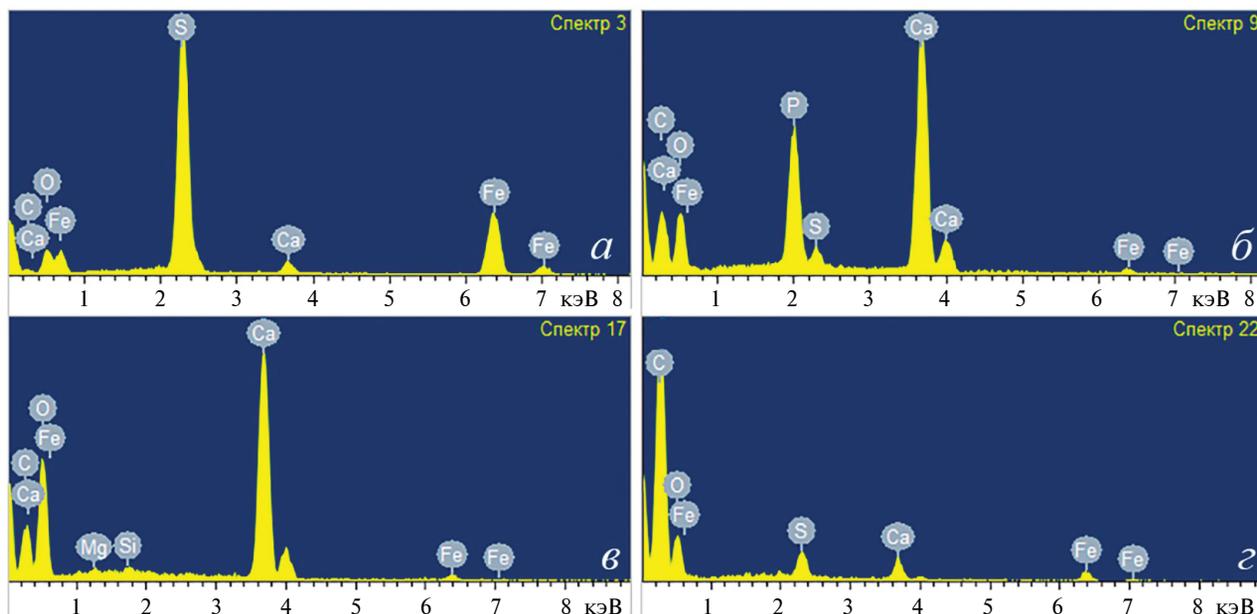


Рис. 5. EDX-спектры различных частей челюсти *Lytoceras* (*Thysanolytoceras*) sp.: *a* — пиритизированный участок в середине челюсти, *б* — фосфатизированная основная часть челюсти, *в* — кальцитовый ринхолит, *г* — углефицированные участки в бороздах по бокам центральной части челюсти.

\*\*\*

В осенних работах 2023 г. в Карачаево-Черкесии принимали участие А.С. Фелькер и М.М. Тарасенкова (ПИН РАН). В.В. Косов (Москва) бережно отпрепарировал описанную в статье находку. Авторы искренне признательны всем, кто способствовал подготовке этой работы.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Палеонтологического института им. А.А. Борисяка Российской академии наук и за счет средств бюджета Геологического института Российской академии наук. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безносков Н.В. Юрские аммониты Северного Кавказа и Крыма. *Phylloceratina* и *Lytoceratina*. Л.: Гостоптехиздат, 1958. 118 с.  
 Комаров В.Н. Ринхолиты Горного Крыма. М.: ООО "ТИИЦ", 2021. 210 с.

Мироненко А.А., Комаров В.Н. Новые находки ринхолитов в средней и верхней юре Крыма // Изв. высш. учебн. заведений. Геол. и разведка. 2019. № 1. С. 5–15.

Мироненко А.А., Мумма В.В. О новых находках челюстей цефалопод в верхнем байосе (средняя юра) Северного Кавказа (Карачаево-Черкесия) // Палеонтол. журн. 2020. № 5. С. 38–48.

Мумма В.В. Род *Spiroceras* (*Spiroceratidae*, *Ammonoidea*) в верхнем байосе Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2017а. № 2. С. 26–34.

Мумма В.В. Род *Keppleritiana* gen. nov. (*Stephanoceratidae*, *Ammonoidea*) из верхнего байоса Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2017б. № 3. С. 26–35.

Мумма В.В. Необычайно крупная нижняя челюсть *Lytoceratoidea* из верхнего байоса (средняя юра) Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2021. № 2. С. 29–32.

Мумма В.В., Шерстюков М.П. О находках остатков челюстного аппарата аммонитов в средней юре Карачаево-Черкесии // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. М.: ПИН РАН, 2018. С. 80–83.

Шиманский В.Н. О систематическом положении ринхолитов // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1949. Т. 20. С. 199–208.

Blainville M.H.D. de. Mémoire sur les Belemnites, considérées zoologiquement et géologiquement. P.: F.G. Levrault, 1827. 136 p.

Engeser T., Keupp H. Phylogeny of the aptychi-possessing Neoammonoidea (*Aptychophora* nov., *Cephalopoda*) // *Lethaia*. 2002. V. 34. P. 79–96.

- Kanie Y.* Cretaceous tetragonitid ammonite jaws: a comparison with modern Nautilus jaws // *Trans. Proc. Palaeontol. Soc. Japan. N. ser.* 1982. V. 25. P. 239–258.
- Landman N.H., Kennedy W.J., Cobban W.A. et al.* A new species of Hoploscaphites (Ammonoidea: Ancyloceratina) from cold methane seeps in the Upper Cretaceous of the US Western Interior // *Amer. Mus. Novit.* 2013. № 3781. P. 1–39.
- Lehmann U., Tanabe K., Kanie Y., Fukuda Y.* Über den Kieferapparat der Lytoceratacea (Ammonoidea) // *Paläontol. Z.* 1980. Bd 54. S. 319–329.
- Meek F.B., Hayden F.V.* Palaeontology of the Upper Missouri Invertebrates. Pt I // *Smithson. Contrib. to Knowledge.* 1864. V. 172. P. 118–121.
- Mironenko A., Gulyaev D.* Middle Jurassic ammonoid jaws (anaptychi and rhynchaptychi) from Dagestan, North Caucasus, Russia // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2018. V. 489. P. 117–128.
- Mironenko A.A., Jagt J.W.M., Jagt-Yazykova E.A.* An unusual conchorhynch from the upper Maastrichtian of the southeast Netherlands and the distinction between nautiloid and ammonoid conchorhynchs (Mollusca, Cephalopoda) // *Cret. Res.* 2022. V. 130. P. 105037.
- Mironenko A.A., Mitta V.V.* The first record of jaws of Boreal Valanginian ammonites (Cephalopoda, Polyptychitidae) // *Cret. Res.* 2023. V. 142. P. 105370.
- Mironenko A.A., Rogov M.A.* Ammonoid lower jaws of rhynchaptychus type from the Cretaceous of Crimea // *Cret. Res.* 2018. V. 91. P. 350–361.
- Mitta V.V.* Ammonites and stratigraphy of the Upper Bajocian *Stenoceras niortense* zone in the interfluvium between the Kuban and Urup rivers (Northern Caucasus) // *Paleontol. J.* 2021. V. 55. № 12. P. 1458–1475.
- Mitta V.V., Schweigert G.* A new morphotype of lower jaw associated with *Calliphyloceras* (Cephalopoda: Ammonoidea) from the Middle Jurassic of the northern Caucasus // *Paläontol. Z.* 2016. V. 90. № 2. P. 293–297.
- Mitta V.V., Schweigert G., Sherstyukov M.P., Dietze V.* First finds of ammonite aptychi of *Leioceras* and *Bredyia* (Ammonoidea, Hildoceratoidea) in the Aalenian of Northern Caucasus, Russia // *Paläontol. Z.* 2018. V. 92. № 4. P. 605–615.
- Naugolnykh S.V., Mitta V.V.* A discovery of the reproductive organ of bennettitalean affinity from the Middle Jurassic of Northern Caucasus, Russia // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 2023. Bd 308. H. 1. P. 33–43.
- Naugolnykh S.V., Mitta V.V.* A first record of possible caytonialean pteridosperms from the Upper Bajocian (Middle Jurassic) of Northern Caucasus, Russia // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 2024. Bd 310. H. 2. P. 133–146.
- Owen R.* Memoir on the Pearly Nautilus (*Nautilus Pompius*, Linn.) with Illustrations of Its External Form and Internal Structure. L.: Direction Council, 1832. 122 p.
- Quenstedt F.A.* Petrefactenkunde Deutschlands. 1. Abt. 1: Cephalopoden. Tübingen: Fues, 1849. S. 1–580.
- Riegraf W., Moosleitner G.* Barremian rhyncholites (Lower Cretaceous Ammonoidea: calcified upper jaws) from the Serre de Bleyton (Departement Drome, SE France) // *Ann. Naturhist. Mus. Wien.* 2010. V. 112. P. 627–657.
- Saunders W.B., Spinosa C., Teichert C., Banks R.C.* The jaw apparatus of recent Nautilus and its palaeontological implications // *Palaeontology.* 1978. V. 21. P. 129–141.
- Tanabe K., Fukuda Y., Kanie Y., Lehmann U.* Rhyncholites and conchorhynchs as calcified jaw elements in some Late Cretaceous ammonites // *Lethaia.* 1980. V. 13. P. 157–168.
- Tanabe K., Kruta I., Landman N.H.* Ammonoid buccal mass and jaw apparatus // *Ammonoid Paleobiology: from Anatomy to Ecology* / Eds: Klug C., Korn D., De Baets K. et al. Dordrecht: Springer, 2015. P. 439–494 (Topics in Geobiology. V. 43).
- Tanabe K., Landman N.H.* Morphological diversity of the jaws of Cretaceous Ammonoidea // *Abh. Geol. Bundesanst. Wien.* 2002. V. 57. P. 157–165.
- Tanabe K., Shigeta Y.* Lower jaws of two species of Menites (Pachydiscidae, Ammonoidea) from the middle Campanian (Upper Cretaceous) in the Soya area, northern Hokkaido, Japan // *Bull. Nat. Mus. Natur. Sci.* 2019. V. 45. P. 19–27.
- Till A.* Die Cephalopodengebisse aus dem schlesischen Neokom // *Jb. Kais.-konigl. Geol. Reichsanst.* 1906. Bd 56. H. 1. S. 89–154.
- Till A.* Die fossilen Cephalopodengebisse. // *Jb. Kais.-konigl. Geol. Reichsanst.* 1907. Bd 57. H. 3. S. 535–682.
- Till A.* Über einige neue Rhyncholithen // *Verhandl. Kais.-konigl. Geol. Reichsanst.* 1911. № 16. S. 360–365.
- Trauth F.* Aptychenstudien. I. Über die Aptychen im Allgemeinen // *Ann. Naturhist. Mus. Wien.* 1927. Bd 41. S. 171–259.

## **An Exceptionally Large Lower Jaw of *Lytoceroidea* from the Upper Bajocian (Middle Jurassic) of Northern Caucasus**

**V. V. Mitta<sup>1,3</sup>, A. A. Mironenko<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

<sup>2</sup>*Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119017 Russia*

<sup>3</sup>*Cherepovets State University, Cherepovets, 162602 Russia*

A large-sized upper jaw of an ammonite from the *Niortense* Zone of the Upper Bajocian of the Kuban basin (Karachay-Cherkessia) is described. In its anterior part it has a pointed calcified structure (rhyncholite). Judging by its shape and size, the upper jaw belonged to a species of the genus *Lytoceras* (family Lytoceratidae), the lower jaw of which was already described from the same area immediately below in the section. The presence of a rhyncholite allows us to attribute the new finding to the rhynchaptychus type of ammonoid jaw apparatus. This is the earliest known complete jaw of this type and, to date, the only known upper jaw of Lytoceratina. Probably, calcification of the anterior part of the jaw apparatus of ammonoids of the suborders Lytoceratina and Phylloceratina was a normal process occurring as the mollusk matured.

*Keywords:* Ammonoidea, *Lytoceras*, jaws, anaptychi, rhynchaptychi, Middle Jurassic, Upper Bajocian, Kuban River

УДК 567.6:551.736.3(470.57)

## НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЮ KOTLASSIA PRIMA AMAL. (TETRAPODA, SEYMOURIAMORPHA)

© 2024 г. В. В. Буланов\*

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

\*e-mail: bulanov@paleo.ru

Поступила в редакцию 11.12.2023 г.

После доработки 13.03.2024 г.

Принята к публикации 13.03.2024 г.

На основе фрагментарных остатков из пяти верхнепермских местонахождений Восточной Европы приводятся дополнительные данные по морфологии и распространению котлассида *Kotlassia prima* Amal. (Seymouriamorpha). Новые находки позволяют предполагать для *K. prima* отсутствие сейсмической системы на завершающих стадиях онтогенеза, что может свидетельствовать о более наземной экологии вида во взрослом состоянии по сравнению с другими позднепермскими представителями семейства (*Microrhynchon* spp.), сохранявшими дефинитивно педоморфные характеристики в строении черепа и посткраниального скелета. Гомодонтное состояние зубной системы и простая форма зубов позволяют трактовать *K. prima* как хищника широкого трофического спектра, добыча которого определялась ресурсной базой конкретных биотопов и могла включать как беспозвоночных, так и сравнительно некрупных позвоночных животных. Новые находки демонстрируют типичность *K. prima* для тетраподных ассоциаций северо-востока Восточно-Европейской платформы, пролонгируют известный диапазон распространения рода *Kotlassia* до терминально-пермских отложений жуковского горизонта и указывают на сохранение семейством *Kotlassiidae* таксономического разнообразия и значимой роли в сообществах позвоночных вплоть до пермо-триасового ценотического кризиса.

**Ключевые слова:** *Kotlassiidae*, верхняя пермь, Восточная Европа, морфология, зубная система, стратиграфическое распространение

DOI: 10.31857/S0031031X24040073, EDN: SDYUPK

### ВВЕДЕНИЕ

*Kotlassia prima* Amalitzky, 1921 является одним из первых представителей сеймуриаморфных амфибий, описанных с территории Восточной Европы. Типовые материалы (почти полный скелет и изолированный череп) происходят из местонахождения Соколки, раскопки которого проводились В.П. Амалицким в период с 1899 по 1913 гг. (Амалицкий, 1921; Нелихов, 2020). Второй вид *Kotlassia*, установленный Амалицким в Соколках — *K. secunda* — в дальнейшем был выделен П.П. Сушкиным в отдельный род *Karpinskiosaurus* и семейство *Karpinskiosauridae* (Sushkin, 1925). Корректность данного решения была подтверждена всеми последующими публикациями (Ивахненко, 1987; Bulanov, 2003; Klembara, 2010), если не считать работы А.П. Быстрова (Bystrow, 1944), который, рассматривая *Karpinskiosaurus secundus* в качестве младшего синонима *Kotlassia prima*,

опубликовал смешанную характеристику обеих форм, дополнив ее, вслед за А.П. Гартманн-Вейнберг (1935), описанием панциря хронизухида *Chroniosuchus licharevi*, происходящего из того же местонахождения. Таким образом, приведенное Быстровым морфологическое описание *Kotlassia* основано на комплексе остатков, принадлежащих представителям трех различных семейств, что определяет актуальность переизучения типовых материалов по сеймуриаморфам из Соколок, в первую очередь, экземпляров, относимых к *K. prima*.

Более поздние работы почти не добавляют данных по морфологии и распространению рода *Kotlassia*. При описании ископаемой герпетофауны из местонахождения Пронькино (Оренбургская обл.) Б.П. Вьюшков (1957) определил как *Kotlassia* sp. несколько изолированных позвонков, строение которых, однако, не вполне соответствует таковому голотипа *K. prima*, что

позволяет считать более вероятной их принадлежность сеймуриаморфам, установленным в местонахождении по краниальным остаткам — *Karpinskiosaurus ultimus* или *Microphon gracilis*. Один из предполагавшихся видов рода *Kotlassia* — *K. grandis* Tverdochlebova et Ivachnenko, 1994, описанный из терминально-пермского местонахождения Самбуллак (Оренбургская обл.), как показала ревизия (Bulanov, 2003), может быть уверенно отнесен к роду *Karpinskiosaurus* и, с большой вероятностью, является младшим синонимом *Karpinskiosaurus secundus*. Различные аспекты морфологии *Kotlassia prima* рассматривались в ряде публикаций (Ивахненко, 1987; Bulanov, 2003), которые отчасти ревизовали описания Быстрова, но почти не дополнили краниальную характеристику таксона по причине плохой сохранности экземпляров типовой серии, которые сильно пострадали при первичном препарировании.

Первой достоверной находкой остатков *K. prima* за пределами типового местонахождения стало их обнаружение в местонахождении Гороховец (Владимирская обл.), раскопки которого проводились отрядом Палеонтологического ин-та РАН (ПИН РАН) в 1999–2006 гг. Местонахождение охарактеризовано сходной с Соколками ассоциацией тетрапод, однако, в отличие от Соколкам, в ориктоценозе Гороховца в количественном отношении явным образом преобладают тетраподы водного блока — хронизухии, двинозавриды и сеймуриаморфы, представленные, по большей части, изолированным материалом (Сенников и др., 2003). *Kotlassia prima* определена в коллекции из Гороховца по отдельным костям крыши черепа и небного комплекса, позвонкам, а также изолированным зубам, которые аналогичны нескольким сохранившимся зубам голотипа. В дальнейшем зубы *K. prima*, имеющие простое, но узнаваемое строение, были обнаружены в некоторых других верхневятских местонахождениях (рис. 1), в частности, в местонахождениях Элеонора и Раша (саларевская свита нефедовского горизонта) в Архангельской обл., расположенных сравнительно близко к Соколкам (в 27 и 76 км соответственно), а также в локализованных неподалеку от Гороховца местонахождениях Жуков Овраг-1-А и Быковка, имеющих более высокое стратиграфическое положение (жуковский горизонт).

Все изолированные зубы из перечисленных местонахождений отнесены к *K. prima*, поскольку наблюдаемые отличия в строении коронок укладываются в диапазон индивидуальной изменчивости, наблюдаемой у других

сеймуриаморф во взрослом состоянии (Bulanov, 2003). Наличие в вятском ярусе нескольких видов *Kotlassia*, характеризующихся сходным строением зубов, не исключено, но в настоящий момент не может быть доказано, поскольку голотип допускает возможность сравнения потенциальных видов лишь по ограниченному набору признаков, связанных именно с челюстным и небным озублением. Таким образом, в случае стабильного состояния зубной системы внутри рода *Kotlassia* его видовая дифференциация (проводимая на основе краниальных характеристик) будет возможна только при появлении нового репрезентативного материала, связанного с другими аспектами морфологии. Более вероятным, однако, остается предположение, что отличия новых видов *Kotlassia* будут проявляться в первую очередь в строении зубной системы, поскольку ее адаптивная модификация выступает очевидным триггером видообразования в филогенезе *Kotlassiidae* с момента обособления этой группы внутри *Seymouriamorpha* (Bulanov, 2003; Буланов, 2006).

С учетом перечисленных замечаний и принимая во внимание скудность данных по морфологии *K. prima*, представляется целесообразным привести описание уже имеющейся коллекции, что позволяет расширить характеристику вида, а также скорректировать данные по географическому и стратиграфическому распространению рода *Kotlassia*, продемонстрировав его типичность для верхнепермских (вятских) отложений северо-востока Восточно-Европейской платформы. Преобладание в имеющейся выборке озубленных элементов черепа и изолированных зубов позволяет сделать акцент в приводимом ниже описании на морфологии зубной системы, специализация которой способствовала успешной интеграции котлассид в трофическую структуру региональных средне–позднепермских сообществ позвоночных, что стимулировало рост таксономического и биоморфного разнообразия внутри семейства.

## МАТЕРИАЛ

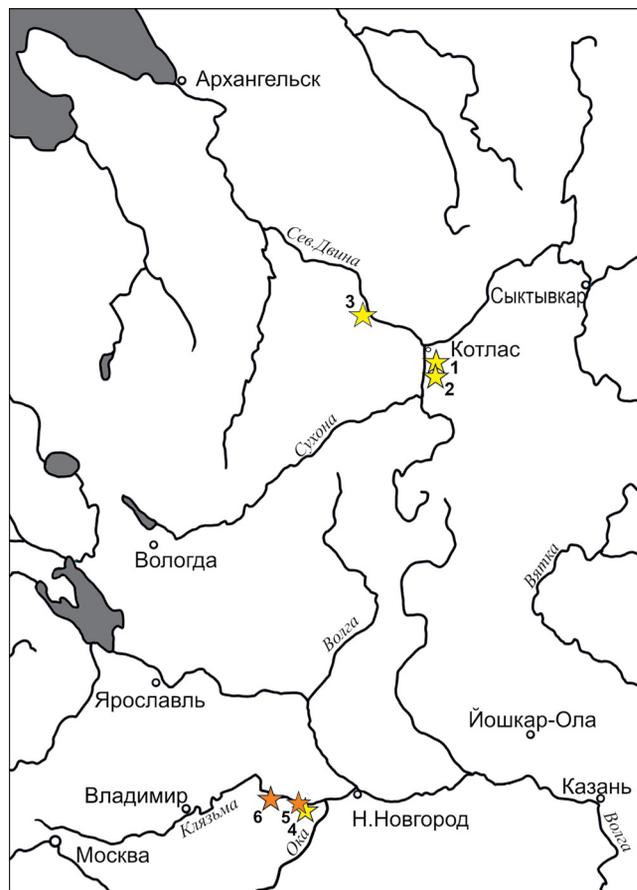
Установленная в Гороховце ассоциация тетрапод включает в себя, по меньшей мере, три формы сеймуриаморфных амфибий — *Kotlassia prima*, *Microphon* sp. и *Karpinskiosaurus secundus*, из которых первый вид представлен в сборах исключительно изолированным материалом. Из коллекции, полученной при раскопках местонахождения (колл. ПИН РАН, № 4818), к *K. prima* могут быть уверенно отнесены задний отдел

maxillare, фрагмент dentale, ectopterygoideum, squamosum, позвонки, а также более 30 изолированных зубов, отобранных из промытого костяного песка. В настоящей работе рассматриваются только краниальные остатки *K. prima*. Принадлежность к этому виду озубленных элементов, а также изолированных зубов, определена на основе сходства с зубами голотипа; правомерность отнесения к *K. prima* описываемой чешуйчатой кости обосновывается отдельно. Выборка изолированных зубов *K. prima* из местонахождения Элеонора составляет более 10 экз., из Раши и Быковки — по два экз., а в Жуковом Овраге-1-А обнаружен всего один зуб (костеносная порода из последнего местонахождения предоставлена в распоряжение автора В.К. Голубевым).

С целью гистологической характеристики челюстных зубов *K. prima* и определения особенностей их имплантации, фрагмент зубной кости (экз. ПИН, № 4818/615), почти не сохранивший зубов, был использован для изготовления вертикальных и поперечных тонких срезов.

### МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

**Maxillare.** Неполное правое maxillare (экз. ПИН, № 4818/1100; табл. V, фиг. 1) содержит заднюю половину зубного ряда и насчитывает 17 зубных позиций. Высота кости в передней части соответствует полной высоте расположенных здесь зубов. С внешней стороны антеро-дорсальный участок сохранившегося фрагмента несет слабо выраженный ячеистый орнамент. На дорсо-медиальной поверхности достаточно уверенно распознаются площадки крепления jugale и lacrimale, граница между которыми располагалась напротив десятого с конца максиллярного зуба, а на медиальной — фланги прилегания palatinum и ectopterygoideum, контактировавших напротив восьмой и девятой с конца зубных позиций (табл. V, фиг. 1б). Небольшой выступ с медиальной стороны, выходящий к переднему торцевому краю, может быть уверенно интерпретирован как окончание гребневидного выроста, обрамляющего дорсально *fossa antorbitalis* (табл. V, фиг. 1б). У котлассида *Microphon exiguus* данное углубление располагается в конце передней трети maxillare, и на участке спереди от него кость вмещает пять (экз. ПИН, №№ 3713/45, 3713/99; 4548/140; 4547/13) или, реже, шесть (экз. ПИН, № 3713/46) зубов. С учетом этого, а также принимая во внимание, что передняя часть *fossa antorbitalis* на образце не представлена, можно предполагать,



**Рис. 1.** Расположение верхнепермских местонахождений с остатками *Kotlassia prima* Amalitzky, 1921: 1 — Соколки (Архангельская обл.; вятский ярус, нефедовский горизонт, саларевская свита, комаришская пачка), 2 — Элеонора (Архангельская обл.; вятский ярус, саларевская свита, нефедовский горизонт, верхняя часть комаришской пачки), 3 — Раши (Архангельская обл.; вятский ярус, саларевская свита), 4 — Гороховец (Владимирская обл.; верхняя пермь, вятский ярус, нефедовский горизонт, обнорская свита), 5 — Жуков Овраг-1-А (Владимирская обл.; вятский ярус, жуковский горизонт), 6 — Быковка (Владимирская обл.; вятский ярус, жуковский горизонт).

что число максиллярных зубов у *Kotlassia prima* во взрослом состоянии составляло не менее 23, что заметно превышает это значение для взрослых экземпляров *M. exiguus* (не более 18 зубов: Bulanov, 2003; Буланов, 2014).

В пределах сохранившейся части зубного ряда высота зубов равномерно уменьшается до конца челюсти. Зубы аналогичны по строению таковым (аналогичны таковым) maxillare голотипа *Kotlassia prima* (табл. V, фиг. 1в; рис. 2, а): они высокие, монокуспидные, с едва вздутым базальным отделом и выраженным лингвальным наклоном вершинки. Режущие канты острые, в виде ровной, не зазубренной и не гофрированной оторочки. Орнаментация эмали почти отсутствует: лишь на некоторых зубах можно

наблюдать короткие гребешки на лингвальной стороне базальной части коронки, выходящие к дистальным окончаниям режущих кантов; привершинная часть всех зубов гладкая как с лингвальной, так и с лабиальной сторон. Основания зубов в своем дистальном отделе сильно сжаты с боков, что определяет наличие у них выраженного контрфорса, и имеют складчатую структуру. Борозды, разделяющие складки на внешней стороне, доходят до начала эмалевого покрытия. Третий, пятый, седьмой и девятый зубы (от переднего края образца) несут следы резорбции с лингвальной стороны, а также легкую притупленность вершинок (табл. V, фиг. 1в).

**Dentale.** Неполное левое dentale (экз. ПИН, № 4818/615; табл. V, фиг. 2) представляет собой заднюю часть элемента и содержит 23 зубные позиции, из которых пять являлись вакантными на момент захоронения. Оценить общее число зубов в зубной кости *K. prima* на основании имеющегося фрагмента без существенной погрешности затруднительно. Самый задний край кости отломан, но, судя по небольшому размеру последней зубной “ячейки”, она вмещала последний зуб челюсти. Из всего зубного ряда сохранилось всего три зуба в его задней части, два из которых имеют строение коронок, аналогичное таковому максиллярных зубов. Зуб в третьей с конца позиции заметно развернут в челюсти: его лабиальная сторона смещена назад относительно лингвальной. Сломы зубов в передней части образца, отвечающей средней части полного dentale, демонстрируют сильное удлинение их оснований поперек несущей кости на уровне крепления к ней (табл. V, фиг. 2в), а также смыкание дентиновых ламелей боковыми сторонами внутри полости пульпы на уровне края лабиального бортика (базально ламели разделены). Внешняя поверхность dentale орнаментирована слабо выраженными продольными гребнями с локально расположенными на них выступами. Площадка налегания заднего короноида несет продольные гребни; более ровный передний участок медиального края зубной площадки, по-видимому, может интерпретироваться как поверхность прилегания среднего короноида, который, в отличие от *postcoronoideum*, не являлся местом крепления челюстных аддукторов и по этой причине не требовал более прочной интеграции в челюсть (табл. V, фиг. 2б, 2в). Контактные поверхности для *angulare* и *postspleniale* покрыты косыми гребнями, но граница элементов в месте их крепления к dentale достоверно не прослеживается. Внутри Меккелева желоба

ближе к переднему краю кости имеется направленное вперед сосудистое отверстие.

**Ectopterygoideum.** Эктоптеригоид (экз. ПИН, № 4818/614; табл. V, фиг. 3) имеет форму неправильного параллелограмма с узким передним и сильнее расширенным задним краями. Антеро-латеральная оконечность кости, отделявшая заднюю часть *palatinum* от *maxillare*, клиновидная. Контактная площадка с *maxillare*, несущая слабо выраженные гребни и сосудистые отверстия, протягивается вдоль всего латерального фланга, свидетельствуя об отсутствии на стыке трех указанных элементов *fenestra suborbitalis*, реконструируемого в этом положении у *Discosauriscidae* и *Seymouria* (Klembara, 1997; Klembara et al., 2006). Фланг причленения *pterygoideum* обрамляет медиальный и, отчасти, каудальный отделы *ectopterygoideum*; эти элементы небного комплекса контактировали торцами, не образуя выраженного взаимного перекрывания в горизонтальной плоскости.

С вентральной стороны вдоль всей линии контакта с *pterygoideum* протягивается расширяющееся каудально озубленное поле, образованное плотно и неупорядоченно расположенными небольшими зубами (табл. V, фиг. 3а) и являющееся внешним продолжением зубного поля, развитого в пределах птеригоидов.

Весь вентролатеральный отдел кости занимает зубной ряд, состоящий из крупных, плотно сгруппированных зубов, сходных с челюстными по форме и размеру. Он представляет собой заднюю половину постхоанного зубного ряда, протягивающегося у котлассиид от заднего края хоаны до передней стенки аддукторной полости (Bystrow, 1944; Bulanov, 2003). Участок ряда, представленный на экз. ПИН, № 4818/614, содержит 10 зубных позиций (из которых четыре являются вакантными, а три содержат зубы, обломанные у основания) и следует вдоль границы с максиллой от фланга причленения *palatinum* до заднего окончания кости. Вблизи края аддукторной полости ряд отклоняется медиально, как это наблюдается на голотипе *K. prima* (Bystrow, 1944; Bulanov, 2003), и почти смыкается с медиальным зубным полем. Первый и последний зубы ряда немного меньше остальных и имеют округлую в сечении форму оснований; основания зубов в его средней части вытянуты так же сильно, как и у средних максиллярных зубов (табл. V, фиг. 3в). Отличия крупных зубов постхоанного ряда наружнокрыловидной кости от зубов челюстной аркады заключаются в менее уплощенном и несколько более расширенном

относительно базальной части коронки апи-кальном отделе. На коронках наименее поврежденных зубов уверенно определяется наличие острых, не зазубренных режущих кантов, менее широких в сравнении с таковыми челюстных зубов. Как и у последних, эмаль коронок зубов постхоанного ряда *ectopterygoideum* лишена орнаментации.

По аналогии с челюстными костями, участок постхоанного зубного ряда, представленный на *ectopterygoideum*, обрамлен с лабиальной стороны пластиновидным бортиком, выступающим относительно поверхности неба до середины высоты зубов, что свидетельствует о необходимости данной структуры для имплантации крупных зубов у котлассид вне зависимости от их локации.

Дорсальную поверхность *ectopterygoideum* пересекает гребень, протягивающийся от постеро-латерального угла кости, где он образует резкое выпячивание, в антеро-медиальном направлении, где гребень сильно сглажен (табл. V, фиг. 3б). Поверхность кости постеро-медиально от гребня значительно менее ровная и тонкопористая. Не исключено, что последнее связано с креплением здесь латеральных порций *m. pterygoideus* (положение которого на *ectopterygoideum*, таким образом, по периферии ограничивалось указанным гребнем), однако данное предположение требует отдельного обоснования.

**Squamosum.** При своем крупном размере (длина не менее 35 мм при ширине 30 мм), указывающем на принадлежность взрослой особи, чешуйчатая кость, относимая здесь к *K. prima* (экз. ПИН, № 4818/881; табл. V, фиг. 4), характеризуется отсутствием желобов сейсмодатированной системы и наличием покровного орнамента (заметно сглаженного вследствие транспортировки образца перед захоронением) из неправильной формы ячеек, который у голотипа *K. prima* сохранился, в частности, на костях затылочного края черепа (Bulanov, 2003). У других северодвинско-вятских котлассид, для которых строение *squamosum* известно во взрослом состоянии (*Microphon exiguus*, *M. terminalis*), этот элемент несет скульптуру из изолированных бугорков и коротких ундулирующих гребней, а также хорошо выраженные желоба сейсмодатированных органов (Bulanov, 2014; Bulanov, 2020). В частности, сходный бугорково-гребнистый орнамент и сейсмодатированные желоба имеют обнаруженные в Гороховце совместно с *Kotlassia prima* элементы крыши черепа другого котлассида,

определяемые здесь как *Microphon* sp. (напр., экз. ПИН, №№ 4818/434 и 1844: *angulare* и затылочный отдел крыши черепа, соответственно). Из сеймуриаморф, определенных в Гороховце, ячеистая скульптура и отсутствие следов сейсмодатированных структур во взрослом состоянии характерны также для *Karpinskiosaurus secundus* (Bulanov, 2002; Bulanov, 2003; Klembara, 2010), однако чешуйчатая кость *Kotlassia prima* (а также *Microphon* spp.) сильно отличается от таковой *Karpinskiosaurus* пропорциями (большей шириной), формой затылочного фланга, а также отодвинутым от края ушной вырезки положением *crista paraquadrata*.

**Изолированные зубы.** Более 30 изолированных зубов *Kotlassia prima* было обнаружено в Гороховце в результате промывания костеносного песка (рис. 2, б–г). По своей морфологии они аналогичны зубам описанных выше челюстных костей и легко отличимы от зубов других сеймуриаморф, определенных в данном местонахождении (*Karpinskiosaurus secundus* и *Microphon* sp.), благодаря иной форме коронок, отсутствию орнаментации эмали и ровным режущим кантам, которые не гофрированы и не несут дополнительных зубцов. Как упоминалось, изолированные зубы сходного строения обнаружены также в местонахождениях Элеонора, Раша, Жуков Овраг-1-А и Быковка (рис. 2). Наблюдаемые отличия зубов *K. prima* из разных местонахождений, выражающиеся в несколько иной высоте коронок и степени наклона вершины зуба, не являются качественными и укладываются в диапазон изменчивости, наблюдаемой у зубов описанной выше верхнечелюстной кости (экз. ПИН, № 4818/1100), а также устанавливаемой для зубной системы других котлассид (Bulanov, 2003; Bulanov, 2006, 2014).

**Гистология и особенности имплантации зубов.** Общее описание строения челюстных зубов *K. prima* в поперечных срезах было впервые выполнено Быстровым (Bystrow, 1944), который отметил принципиальное сходство складчатой структуры дентина их оснований с зубами *Benthosuchus sushkini*, однако гистологические аспекты структуры дентина и имплантации зубов в работе не рассматривались. Для детализации гистологической характеристики зубов *Kotlassia prima* описанный выше фрагмент *dentale* (экз. ПИН, № 4818/615; табл. V, фиг. 2) был использован для изготовления тонких срезов: 1) вертикального, ориентированного лабио-лингвально и проходящего через вершину сохранившегося зуба в передней части образца (рис. 3, а, б) и 2) поперечного на уровне

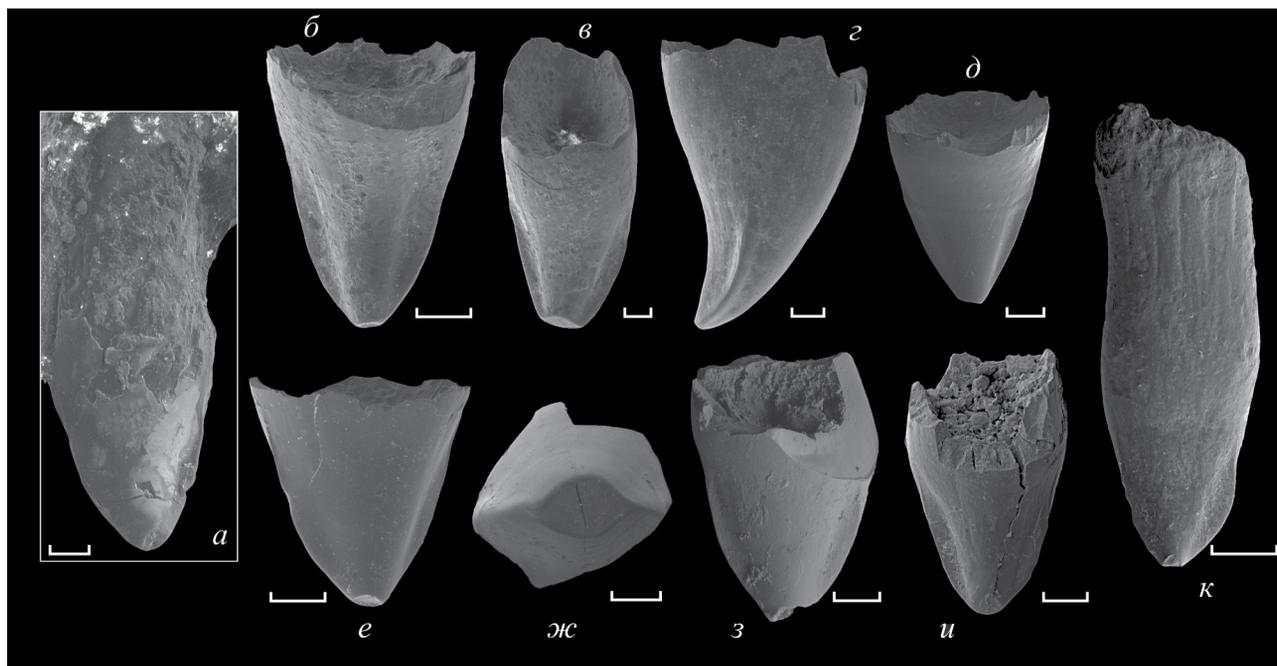
крепления к кости одного из сломанных зубов задней части зубного ряда (рис. 3, в–е). Обилие гидроокислов железа, образующих пленки на внешней поверхности кости, а также выстилку или заполнения внутрикостных полостей, по-видимому, является причиной хорошего контраста различных гистологических структур и их избирательной окраски.

Вертикальный срез через продольную (лабио-лингвальную) ось зуба (рис. 3, а) демонстрирует упорядоченную ортодентиновую структуру стенок зуба в его коронарной части с легким сигмоидальным изгибом дентиновых тубулей вблизи наружной и внутренней стенок основания. Окраска тубулей, формирующих апикальную часть коронки, значительно более темная, однако они не могут трактоваться как поврежденные тракты (“dead tracts”), поскольку эмалевое покрытие в области их распространения не нарушено и тубули не экспонируются на наружную поверхность. В апикальной части зуба толщина эмали составляет 10 мкм.

Поперечный срез в области зоны имплантации (рис. 3, б–д) демонстрирует наличие 21 складки в основании зуба и 20 разделяющих их ламелей. Распределение складок равномерное

и почти симметричное на боковых сторонах; лабиальная часть стенки зуба, однако, сформирована более широкими складками, вследствие чего объем полости пульпы здесь несколько увеличен (рис. 3, в). Ламели короткие, преимущественно прямые или, реже, слабоизогнутые; в лабиальном и лингвальном отделах основания они заметно отклоняются в сторону центра пульпарной полости. В центральной и лингвальной частях среза, если не считать одной пары ламелей уменьшенной длины, расстояние между концами соседних ламелей, а также дистанция между ламелями-антагонистами примерно соответствуют ширине складок. Эти соотношения несколько нарушены в лабиальной области, где число ламелей меньше и расстояние между ними увеличено.

Ортодентиновая структура стенок зуба лучше выражена в ядрах складок, где более плотная упаковка тубулей обеспечивает их прямую форму и упорядоченную структуру. Благодаря плотной группировке тубулей на срезе эти области окрашены темнее и могут трактоваться как “dark dentine”, хотя у *Kotlassia* этот эффект выражен слабее, чем у *Seymouria* и других тетрапод, у которых объем пульпарной полости редуцирован вследствие расширения ламелей и/или их



**Рис. 2.** *Kotlassia prima* Amalitzky, 1921, челюстные зубы: а – максиллярный зуб голотипа ПИН, № 2005/74, местонахождение Соколки; б–г – изолированные зубы из местонахождения Гороховец: экз. ПИН, №№ 4818/1841 (лингвально), 4818/1842 (лингвально) и 4818/1843 (сбоку), соответственно; д – изолированный зуб из местонахождения Раша, экз. ПИН, № 4650/16 (лингвально); е, ж – изолированные зубы из местонахождения Элеонора: экз. ПИН, №№ 4725/10 (лингвально) и 4725/11 (апикально), соответственно; з – изолированный зуб из местонахождения Жуков Овраг-1-А, экз. ПИН, № 535/54 (лингвально); и, к – изолированные зубы из местонахождения Быковка: экз. ПИН, №№ 5078/47 (лингвально) и 5078/20 (лингвально), соответственно. Длина масштабных линеек – 0,3 мм.

ундулирующей структуры (Warren, Turner, 2006; Maho, Reisz, 2022). Дистальнее, по мере увеличения расстояния между тубулями, их форма становится менее упорядоченной, они приобретают индивидуальную кривизну, а также начинают ветвиться вблизи и, отчасти, внутри гранулярного слоя Томаса (рис. 3, *d*).

Зона гранулярного дентина развита хорошо и уверенно прослеживается как во внешней стенке зуба, где имеет толщину около 20 мкм, так и внутри ламелей. В структурном плане гранулярный слой неоднородный, содержит небольшие полости, возникшие, по-видимому, вследствие неравномерной минерализации преддентина. Тонкий слой (ок. 10 мкм) аморфного бесклеточного цемента (рис. 3, *d*; *ac*) связан с гранулярным дентином широкой переходной зоной (там же; *dcj*), содержащей многочисленные, тонкие, ветвящиеся и расположенные под прямым углом к внешней поверхности зуба полости, появление которых, по-видимому, было обусловлено имевшим место формированием фиброзного компонента. Благодаря неоднородной структуре, переходный слой окрашен темнее и трассируется внутрь ламелей, иногда сливаясь с аналогичным слоем соседней складки, но иногда разделяясь осветленным прослоем (рис. 3, *g*, *d*), что в совокупности маркирует наличие цементогенеза в ламелях в момент формирования зубных оснований.

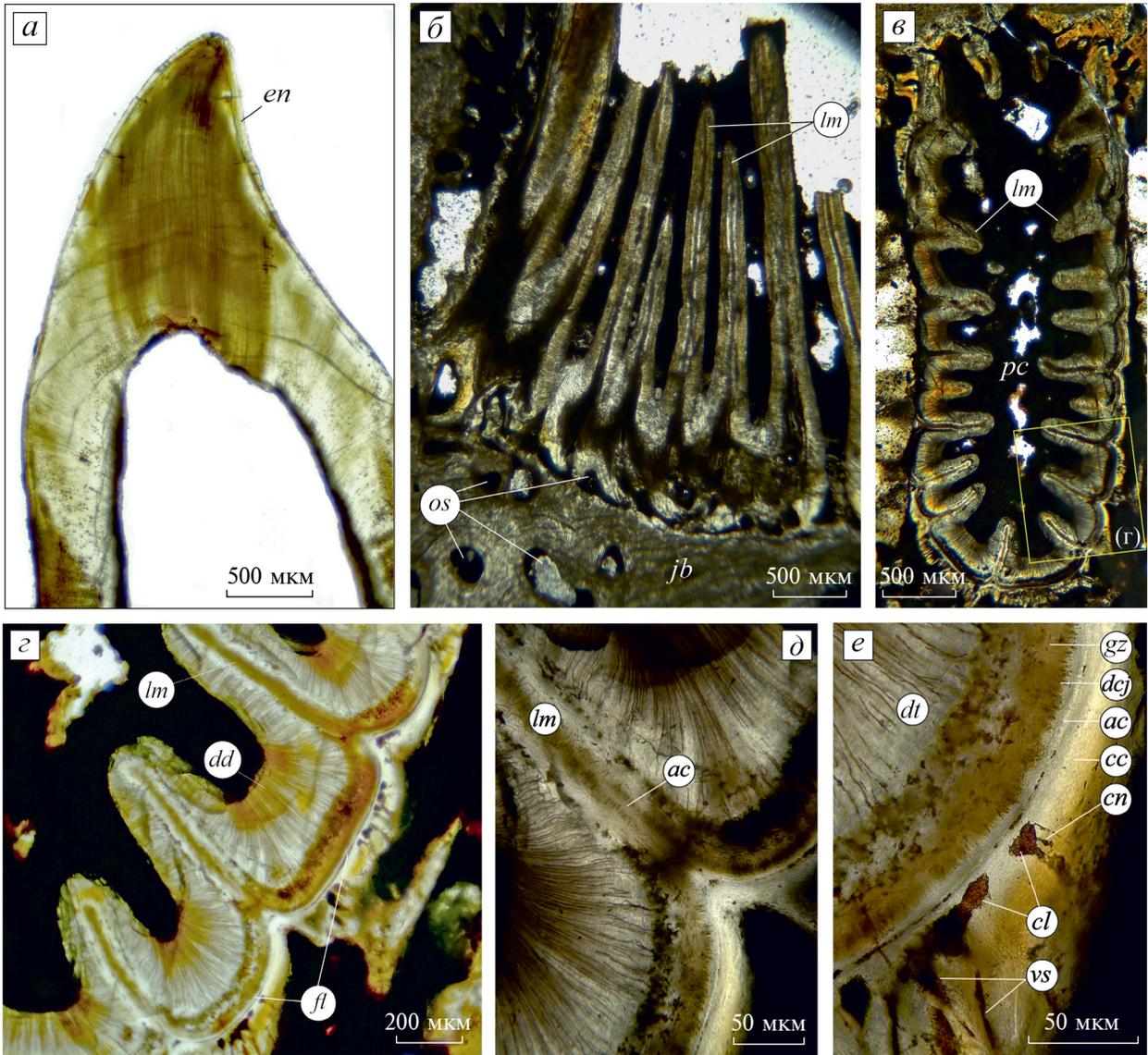
Несмотря на структурное сходство (аморфность), расположенный по периферии клеточный цемент отделен от бесклеточного резкой границей и имеет значительно большую толщину (30–50 мкм) (рис. 3, *d*; *cc*). Вследствие гомогенности он имеет светлую окраску, но местами содержит крупные и переменные по форме полости. Некоторые из этих полостей, судя по толщине и протяженности, являются элементами васкулярной сети, что подтверждается их связью с лакунами окружающего основание зуба альвеолярного матрикса (чем обусловлено, в частности, и их минеральное заполнение). Некоторые полости, однако, располагаются в толще клеточного цемента изолированно и, судя по их размеру и по связанным с ними сложными ветвящимися структурами, интерпретируемыми здесь как каналы, вмещавшие каналикулы, являются лакунами цемтоцитов (рис. 3, *e*; *cn*, *cl*). Последние распределены в толще клеточного цемента неравномерно, группируясь вдоль и на некоторой дистанции от его границы с бесклеточным цементом и, по большей части, обращены к ней своей расширенной стороной. Клеточный цемент не содержит шарпеевых волокон;

дистально он имеет резкую границу с окружающим пористым матриксом, который, предположительно, представляет собой альвеолярную костную ткань (которая, в частности, окружает основания зубов у *Seymouria sanjuanensis*: Maho, Reisz, 2022). Сильное затемнение препарата, обусловленное аутигенной минерализацией, не позволяет детально описать структуру образованной периодонтальной области, развитых снаружи от слоя клеточного цемента, а также их соотношение с челюстной костной тканью.

## ОБСУЖДЕНИЕ

**Зубная система.** Среди сеймуриаморф зубную систему большинства котлассид отличает поликуспидное строение челюстных зубов, их сравнительно небольшое количество в челюстях, а также наличие в большей или меньшей степени сформированных рядов крупных зубов на латеральных элементах неба (Bulanov, 2003). Тем не менее, у тех представителей семейства, для которых описаны ранние стадии онтогенеза (*Microphon exiguus*, *M. gracilis*), при длине черепа 20 мм и менее фиксируется монокуспидное состояние челюстного озубления. Наблюдаемая в индивидуальном развитии поликуспидизация коронок зубов маргинального комплекса свидетельствует о смене приоритетного (определяющего адаптивную норму) типа объектов питания у особей по мере их роста. Различия в организации зубной системы в дефинитивном состоянии указывают на широкое экологическое (трофическое) разнообразие видов внутри семейства, среди которых отмечаются факультативно и облигатно растительноядные биоморфы (*Viarmica* и *Lertogorpha*, соответственно), а также формы, демонстрирующие уклонение анцестральной специализации в направлении склерофагии (*Microphon* spp.) (Буланов, 2006). По широте трофической дифференциации котлассидные сеймуриаморфы превосходят все известные семейства палеозойских земноводных. Экологическое и таксономическое разнообразие группы свидетельствует об ее интенсивной радиации в восточно-европейском регионе на протяжении средней и поздней перми, а также является показателем успешной интеграции *Kotlassiidae* в различные секторы консументальной структуры региональных фаунистических ассоциаций.

Среди описанного разнообразия котлассид единственным видом, сохраняющим монокуспидное строение зубов на всем протяжении



**Рис. 3.** *Kotlassia prima* Amalitzky, 1921, экз. ПИН, № 4818/615, гистологические срезы нижнечелюстных зубов из местонахождения Гороховец: *a, б* – вертикальный через вершину зуба (плоскость сечения ориентирована лабио-лингвально): *a* – коронарная часть зуба с упорядоченно-сигмоидальной структурой дентиновых тубулей; *б* – базальная часть зоны имплантации, демонстрирующая ширину и протяженность ламелей, отсутствие альвеолярной костной ткани в базальном положении и характер васкуляризации челюстной костной ткани в месте крепления основания; *в–е* – поперечный срез, в 1 мм выше уровня крепления к кости: *в* – общий вид сечения, демонстрирующий число, форму и распределение складок и ламелей (сечение ориентировано лабиальной стороной вверх); *г* – увеличенное изображение складок лингвальной части основания; *д* – особенности гистологии осевой части ламели; *е* – стратификация дентина и цемента в осевой части складки. Обозначения: *ac* – бесклеточный (acellular) цемент, *cc* – клеточный (cellular) цемент, *cl* – лакуны остецитов, *cn* – полости canaliкулей, *dcj* – граница дентина и бесклеточного цемента, *dd* – области плотной упаковки тубулей в ядрах складок (“dark dentine”), *dt* – дентиновые тубули, *en* – эмаль, *fl* – складки, *gz* – гранулярный слой Томаса, *lm* – ламели, *os* – остеоны, *vs* – сосудистые каналы в толще клеточного цемента.

онтогенеза, остается *Kotlassia prima*. Описанный фрагмент maxillare (экз. ПИН, № 4818/1100) позволяет констатировать гомодонтный характер челюстного озубления у *K. prima* при равномерном уменьшении размера зубов в каудальном направлении. Как показано выше, число зубных позиций в maxillare у *Kotlassia* составляло не

менее 23, в то время как у *Microphon exiguus* во взрослом состоянии не превышало 18 (Bulanov, 2003; Буланов, 2014). Последнее подтверждает предположение о коррелятивной зависимости числа маргинальных зубов у котлассиид в дефинитивно реализуемой конструкции от сложности их строения.

Расширенный набор маргинальных зубов, их простая форма и гомодонтное состояние озубления в целом в совокупности с крупным размером взрослых индивидов (более 125 см в длину: Амалицкий, 1921) позволяют трактовать *Kotlassia prima* как хищника широкого трофического спектра. Очевидно, в состав рациона этого вида могли входить как беспозвоночные, так и некрупные позвоночные животные (в т.ч. рыба) и, таким образом, можно предполагать, что пищевые предпочтения *Kotlassia* детерминировались ресурсной базой конкретных биоценозов. В качестве современных трофических аналогов могут выступать характеризующиеся гомодонтным состоянием зубной системы и сходные по размеру неотенические хвостатые амфибии семейства *Cryptobranchidae*, рацион которых составляют членистоногие, насекомые, некрупные позвоночные, причем как водные, включая рыбу, так и наземные (Browne et al., 2014). При этом биоморфная характеристика *K. prima* может быть скорректирована в сторону большей терестриализации вида в сравнении с другими северодвинско-вятскими котлассидами (*Microphon* spp.), благодаря наличию таких индикаторов экологии, как редукция во взрослом состоянии сейсмоденситивной системы, ряд особенностей крестцовой области, а также наличие удлиненного и грацильного *stapes* (экз. ПИН, № 2005/74), свидетельствующего в пользу развитой системы наземной слуховой афферентации (Sushkin, 1926; Bystrow, 1944; Ивахненко, 1987).

В генеральном плане зубная система *K. prima* имеет сходство с таковой *Karpinskiosaurus secundus*, остатки которого сопутствуют рассматриваемому виду во всех местонахождениях. Эти таксоны сближает монокуспидная конструкция челюстных зубов, наличие у них выраженного контрфорса, отчасти — форма коронок (зауженный апикальный отдел, лингвальный наклон вершинки, наличие острых режущих кантов), что в совокупности свидетельствует о сходной трофической экологии обеих форм во взрослом состоянии. Тем не менее, имеются и очевидные отличия *Kotlassia* от *Karpinskiosaurus*, заключающиеся в развитии непрерывных рядов крупных зубов на латеральных элементах неба, дублирующих озубление челюстной аркады, в особенностях распределения “шагреновых” зубов на небной поверхности (Bulanov, 2003; Буланов, 2006), в ином характере складчатости оснований челюстных зубов, которые в совокупности могут указывать на некоторые отличия в принципах

функционирования зубной системы, определяющих трофические приоритеты.

Значительно больше несоответствий в строении челюстных зубов обнаруживаются при сравнении *Kotlassia* и *Seymouria*, проявляющихся у второго из указанных родов в наличии размерной гетеродонтии (“caniniform region”), в отсутствии у зубов выраженных контрфорсов, а также в наличии образованной альвеолярным матриксом оболочки, которая обрамляет базальную часть зубного основания до края лабиального парапета (Maho, Reisz, 2022). Еще более существенные отличия *Seymouria* проявляются во внутренней структуре челюстных зубов, а именно — в резко ундулирующей форме ламелей, которые вследствие этого имеют настолько увеличенную толщину, что соприкасаются своими боковыми сторонами почти по всей высоте оснований зубов, за исключением их самой базальной части. В результате, стенки челюстных зубов *Seymouria* резко утолщены (особенно в прикоронарной области), а объем пульпарной полости значительно редуцирован (Broili, 1927; Maho, Reisz, 2022).

В гистологическом аспекте интересной особенностью *Kotlassia*, ранее не отмечавшейся у других сеймуриаморф, является присутствие в зоне имплантации клеточного цемента, его плотное смыкание с трабекулами альвеолярного матрикса, наличие внутри этого слоя разреженной сосудистой сети и отсутствие шарпеевых волокон.

**Онтогенетический сценарий.** Отсутствие на *squamosum* (экз. ПИН, 4818/881; табл. V, фиг. 4) следов прохождения каналов сейсмоденситивной системы резко отличает *Kotlassia prima* от видов рода *Microphon*, характеризующихся большим набором индикаторов неотенической организации, таких как сохранение в дефинитивном состоянии сейсмоденситивной системы и ларвальных пропорций черепа, редукция слезно-носового протока (за исключением *M. terminalis*), слабое окостенение структур базисфеноида, грацилизация покровного плечевого пояса и др. (Bulanov, 2003, 2020; Буланов, 2014). Наличие органов боковой линии у *Kotlassia prima* на личиночной стадии не вызывает сомнений, однако их редукция во взрослом состоянии может рассцениваться как одно из наиболее явных указаний на преимущественно наземный образ жизни вида во взрослом состоянии. В настоящее время ограниченность выборки не позволяет реконструировать для *K. prima* этапность и динамику метаморфных преобразований в онтогенезе

(например, зафиксировать момент редукции органов боковой линии), однако очевидно, что для этого вида был характерен более широкий набор метаморфизирующих систем по сравнению с более неотенизированными производными семейства, относимыми к роду *Microphon*.

**Стратиграфическое распространение *Kotlassia prima*.** Все местонахождения, в которых установлено присутствие *Kotlassia prima*, приурочены к верхневятскому подъярису. Четыре из них — Соколки, Элеонора, Раша и Гороховец — относятся к нефедовскому горизонту, расположены в пределах тетраподной подзоны *Chroniosuchus paradoxus* тетраподной комплексной зоны *Scutosaurus karpinskii* и охарактеризованы соколковским субкомплексом соколковского комплекса тетрапод Восточной Европы. Местонахождения Жуков Овраг-1-А и Быковка локализованы в пределах зоны *Archosaurus rossicus*, охватывающей терминально-пермские отложения жуковского горизонта, и содержат остатки представителей вязниковской фауны (комплекса) тетрапод (Ивахненко и др., 1997; Голубев, 2000; Голубев и др., 2012а, 2012б; Arefiev et al., 2015).

Типовое для *K. prima* местонахождение Соколки приурочено к комарицкой пачке саларевской свиты нефедовского горизонта стратотипического разреза вятского яруса, расположенного в бассейнах рр. Сухона и М. Северная Двина (Arefiev et al., 2015). Близкие к Соколкам локацию и стратиграфическое положение (рис. 1) имеет местонахождение Элеонора, расположенное в пределах той же комарицкой пачки. В разрезе пермской системы бассейна р. М. Северная Двина Элеонора является наиболее высоким уровнем, охарактеризованным фауной позвоночных (Arefiev et al., 2015; Миних и др., 2015), т.е. располагается стратиграфически выше Соколков. Отсутствие здесь находок типичных представителей вязниковской фауны позволяет относить представленную в нем тетраподную ассоциацию к соколковскому субкомплексу одноименного комплекса, реперным местонахождением которого выступают Соколки. Последнее подтверждается положением Элеоноры внутри слоев остракод с *Suchonella clivosa*, охватывающих верхнюю часть нефедовского горизонта (Наумчева, Голубев, 2019; Голубев и др., 2020), в то время как жуковскому горизонту отвечают слои остракод с *S. rykovi* (Наумчева, 2020).

Местонахождение Раша, географически близкое к Соколкам и Элеоноре (рис. 1), не имеет точного позиционирования в разрезе саларевской свиты и на основании фаунистических данных, сходства вмещающих пород и сохранности

материала условно синхронизируется с Элеонорой (Бакаев, Буланов, 2021).

Местонахождение Гороховец, локализованное на северо-западной окраине г. Гороховец Владимирской области, как и все ранее перечисленные местонахождения, охарактеризовано фауной соколковского субкомплекса тетрапод и попадает в интервал, охватываемый тетраподной подзоной *Chroniosaurus paradoxus* (Голубев, 2000; Сенников и др., 2003). Совокупность литофациальных, биостратиграфических и магнитостратиграфических данных позволяют позиционировать местонахождение в нижней части гороховецкой пачки обнорской свиты в нижней части слоев остракод с *Suchonella clivosa*, то есть полагать его в первом приближении одновозрастным Элеоноре (Сенников, Голубев, 2012; Голубев и др., 2012б; Arefiev et al., 2015; Наумчева, 2020). Точное стратиграфическое положение этих местонахождений относительно друг друга в контексте рассматриваемого вопроса не представляется существенным, поскольку верхнюю границу распространения *K. prima* маркируют местонахождения Быковка и Жуков Овраг-1-А, приуроченные к более молодым отложениям жуковского горизонта (тетраподная комплексная зона *Archosaurus rossicus*, слои остракод с *Suchonella rykovi*). Изолированные зубы, обнаруженные в данных местонахождениях, являются первым достоверным свидетельством присутствия *Kotlassia* в последней пермской региональной фауне тетрапод — вязниковском фаунистическом комплексе, и указывают на существование этого рода на территории Восточно-Европейской платформы вплоть до пермо-триасового кризисного эпизода. Маркируя наличие второго вида котлассид в вязниковской фауне после *Microphon terminalis* (Буланов, 2020), находки из Быковки и Жукова Оврага-1-А указывают на сохранение котлассидами таксономического разнообразия на протяжении последнего этапа эволюции пермских сообществ тетрапод Восточной Европы, а также на преобладание на этом этапе в составе семейства биоморф хищной трофической специализации.

**Ревизованный диагноз рода *Kotlassia Amalitzky*, 1921.** Полученные данные позволяют скорректировать диагноз рода *Kotlassia*, который, образуя подсемейство *Kotlassiinae* (*Kotlassiidae*) вместе с родом *Microphon*, отличается от последнего следующими диагностическими характеристиками (взрослая стадия): 1) большим числом челюстных зубов, 2) более простой формой челюстных зубов (в т.ч. отсутствием орнамента эмали в апикальной части коронок), 3)

выраженной гомодонтностью челюстного озубления в целом, 4) более сильным удлинением оснований челюстных зубов в лабио-лингвальном направлении, 5) медиальным изгибом окончания постхоанного ряда палатинальных зубов, 6) редукцией сейсмодатированной системы, 7) преобладанием ячеистого типа покровной орнаментации костей крыши черепа, 8) более вытянутым преорбитальным отделом черепа, 9) более полным окостенением структур базисфеноида.

Дополнительное отличие *K. prima* от некоторых видов рода *Microphon* (*M. gracilis* Bulanov, 2003 и *M. terminalis* Bulanov, 2020) заключается в меньшем смещении вперед относительно края ушной вырезки *crista paraquadrate* чешуйчатой кости, что соответствует наблюдаемому у наиболее раннего (северодвинского) представителя этого рода — *M. exiguus* Ivachnenko, 1983 (что не позволяет формально включить признак в диагноз *Kotlassia*). Смещенное назад положение *crista paraquadrate* может свидетельствовать о стратиграфически низком (до-вятском) уровне дивергенции родов *Microphon* и *Kotlassia*.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Лондонского Королевского Общества, проект № 21-54-10003.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амалицкий В.П.* Северо-Двинские раскопки профессора В.П. Амалицкого. II. *Seymouridae*. Петроград: Росс. Гос. Акад. тип., 1921. С. 1–14.
- Бакаев А.С., Буланов В.В.* Морфология чешуйного покрова и стратиграфическое распространение *Isadia arefievi* A. Minich (*Actinopterygii*, *Eurynotoideiformes*) // Палеонтол. журн. 2021. № 2. С. 88–98.
- Буланов В.В.* *Karpinskiosaurus ultimus* (*Seymouriamorpha*, *Parareptilia*) из верхней перми Европейской России // Палеонтол. журн. 2002. № 1. С. 77–84.
- Буланов В.В.* Трофические адаптации сеймуриаморф (*Parareptilia*) и положение группы в структуре водных сообществ конца палеозоя // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2006. С. 394–415.
- Буланов В.В.* Новые находки *Microphon exiguus* (*Seymouriamorpha*, *Kotlassiidae*) в северодвинских отложениях бассейна реки Сухоны // Палеонтол. журн. 2014. № 6. С. 59–69.
- Вьюшков Б.П.* Новые котлассиоморфы из татарских отложений европейской части СССР // Котилозавры и батрахозавры верхней перми СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 89–107 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 68).
- Гартман-Вейнберг А.П.* Кожные окостенения русских сеймурид // Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР. 1935. Т. 4. С. 53–67.
- Голубев В.К.* Пермские и триасовые хронизузии и биостратиграфия верхнетатарских отложений Восточной Европы по тетраподам. М.: Наука, 2000. 174 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 276).
- Голубев В.К., Миних А.В., Балабанов Ю.П. и др.* Опорный разрез перми и триаса в Жуковом овраге у г. Гороховец, Владимирская область // Бюлл. региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской Платформы. Вып. 5. М.: РАЕН, 2012а. С. 49–82.
- Голубев В.К., Сенников А.Г., Миних А.В. и др.* Граница перми и триаса на юго-востоке Московской синеклизы // Проблемы экологии и исторической геоэкологии (Сб. науч. трудов Всеросс. науч. конф., посв. 80-летию со дня рожд. проф. Виталия Георгиевича Очева). Саратов: Саратовский гос. техн. ин-т, 2012б. С. 144–150.
- Голубев В.К., Наумчева М.А., Фетисова А.М.* Нижняя граница жуковского горизонта (верхняя пермь, Восточно-Европейская платформа) // Палеострат-2020. Тез. докл. годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и московского отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М.: ПИН РАН, 2020. С. 14–15.
- Ивахненко М.Ф.* Пермские парарептилии СССР. М.: Наука, 1987. 160 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 223).
- Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др.* Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: ГЕОС, 1997. 216 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268).
- Миних А.В., Арефьев М.П., Голубев В.К.* Новый вид рыбы рода *Isadia* (*Actinopterygii*, *Eurynotoideiformes*) из нового местонахождения на р. Малая Северная Двина (терминальная пермь, Вологодская область) // Палеонтол. журн. 2015. № 6. С. 54–63.
- Наумчева М.А.* Остракоды и биостратиграфия пограничных отложений перми и триаса центральных районов Русской плиты. Дис. ... канд. геол.-мин. наук. М., 2020. 264 с.
- Наумчева М.А., Голубев В.К.* Комплексы остракод пограничных отложений перми и триаса Московской синеклизы // Региональн. геол. и металлогения. 2019. № 80. С. 21–29.
- Нелихов А.Е.* Изобретатель парейазавров. Палеонтолог В.П. Амалицкий и его галерея. М.: ФИТОН XXI, 2020. 277 с.
- Сенников А.Г., Голубев В.К.* К фаунистическому обоснованию границы перми и триаса в континентальных

отложениях Восточной Европы. 1. Гороховец – Жуков овраг // Палеонтол. журн. 2012. № 3. С. 88–98.

Сенников А.Г., Губин Ю.М., Голубев В.К. и др. Новый ориктоценоз водного сообщества позднепермских позвоночных Центральной России // Палеонтол. журн. 2003. № 4. С. 80–88.

Arefiev M.P., Golubev V.K., Balabanov Yu.P. et al. Type and reference sections of the Permian–Triassic continental sequences of the East European Platform: main isotope, magnetic, and biotic events. Sukhona and Severnaya Dvina Rivers field trip (XVIII Intern. Congr. on the Carbonif. and Permian). Moscow: PIN RAS, 2015. 104 p.

Broili F. Über den Zahnbau von Seymouria // Anat. Anz. 1927. Bd 63. S. 185–188.

Browne R.K., Li H., Wang Z. et al. The giant salamanders (Cryptobranchidae): Part B. Biogeography, ecology and reproduction // Amph. and Rept. Conserv. 2014. V. 5. № 4. P. 30–50.

Bulanov V.V. Evolution and Systematics of Seymouriamorph Parareptiles // Paleontol. J. 2003. V. 37. Suppl. 1. 105 p.

Bulanov V.V. A new kotlassiid (Amphibia, Seymouriamorpha) from the terminal Permian of Eastern Europe // Paleontol. J. 2020. V. 54. № 7. P. 757–768.

Bystrow A.P. Kotlassia prima Amalitzky // Bull. Geol. Soc. Amer. 1944. V. 55. P. 379–416.

Klembara J. The cranial anatomy of Discosauriscus Kuhn, a seymouriamorph tetrapod from the Lower Permian of the Boskovice Furrow (Czech Republic) // Phil. Trans. R. Soc. Lond. 1997. V. 352. P. 257–302.

Klembara J. The cranial anatomy, ontogeny, and relationships of Karpinskiosaurus secundus (Amalitzky) (Seymouriamorpha, Karpinskiosauridae) from the Upper Permian of European Russia // Zool. J. Linn. Soc. 2010. V. 161. № 1. P. 184–212.

Klembara J., Berman D.S., Henrici A.C. et al. Comparison of cranial anatomy and proportions of similarly sized Seymouria sanjuanensis and Discosauriscus austriacus // Ann. Carn. Mus. 2006. V. 75. № 1. P. 37–49.

Maho T., Reisz R. Dental anatomy and replacement patterns in the early Permian stem amniote, Seymouria // J. Anat. 2022. V. 241. P. 628–634.

Sushkin P.P. On the representatives of the Seymouriamorpha, supposed primitive reptiles from the Upper Permian of Russia, and on their phylogenetic relations // Occas. Pap. Boston Soc. Natur. Hist. 1925. V. 5. P. 179–181.

Sushkin P.P. Notes on the pre-Jurassic tetrapods from Russia. III. On Seymouriamorphae from the Upper Permian of North Dvina // Palaeontol. Hung. 1926. V. 1. P. 323–344.

Warren A., Turner S. Tooth histology patterns in early tetrapods and the presence of ‘dark dentine’ // Trans. R. Soc. Edinb. 2006. V. 96. P. 113–130.

#### Объяснение к таблице V

Фиг. 1–4. *Kotlassia prima* Amalitzky, 1921, краниальные остатки из местонахождения Гороховец (Владимирская обл.; верхняя пермь, нефедовский горизонт): 1 – экз. ПИН, № 4818/1100, правое maxillare: 1a – латерально, 1б – медиально, 1в – часть зубного ряда с лингвальной стороны; 2 – экз. ПИН, № 4818/615, левое dentale: 2a – латерально, 2б – медиально, 2в – сверху; 3 – экз. ПИН, № 4818/614, правое ectopterygoideum: 3a – вентрально, 3б – дорсально, 3в – зуб постхоанного зубного ряда с лингвальной стороны; 4 – экз. ПИН, № 4818/881, левое squamosum: 4a – дорсально, 4б – вентрально. Обозначения: *cd* – дорсальный гребень; *crq* – crista paraquadrata; *f* – площадки приращения (*Mc* – mediocoronoideum, *Mx* – maxillare, *Ec* – ectopterygoideum, *Pc* – postcoronoideum, *Pl* – palatinum, *Pt* – pterygoideum, *St* – supratemporale); *fan* – fossa antorbitalis; *mtr* – медиальное зубное поле; *pan* – processus antorbitalis; *phr* – постхоанный зубной ряд. Длина масштабных линеек – 1 см; для фиг. 1в и 3в – 1 мм.

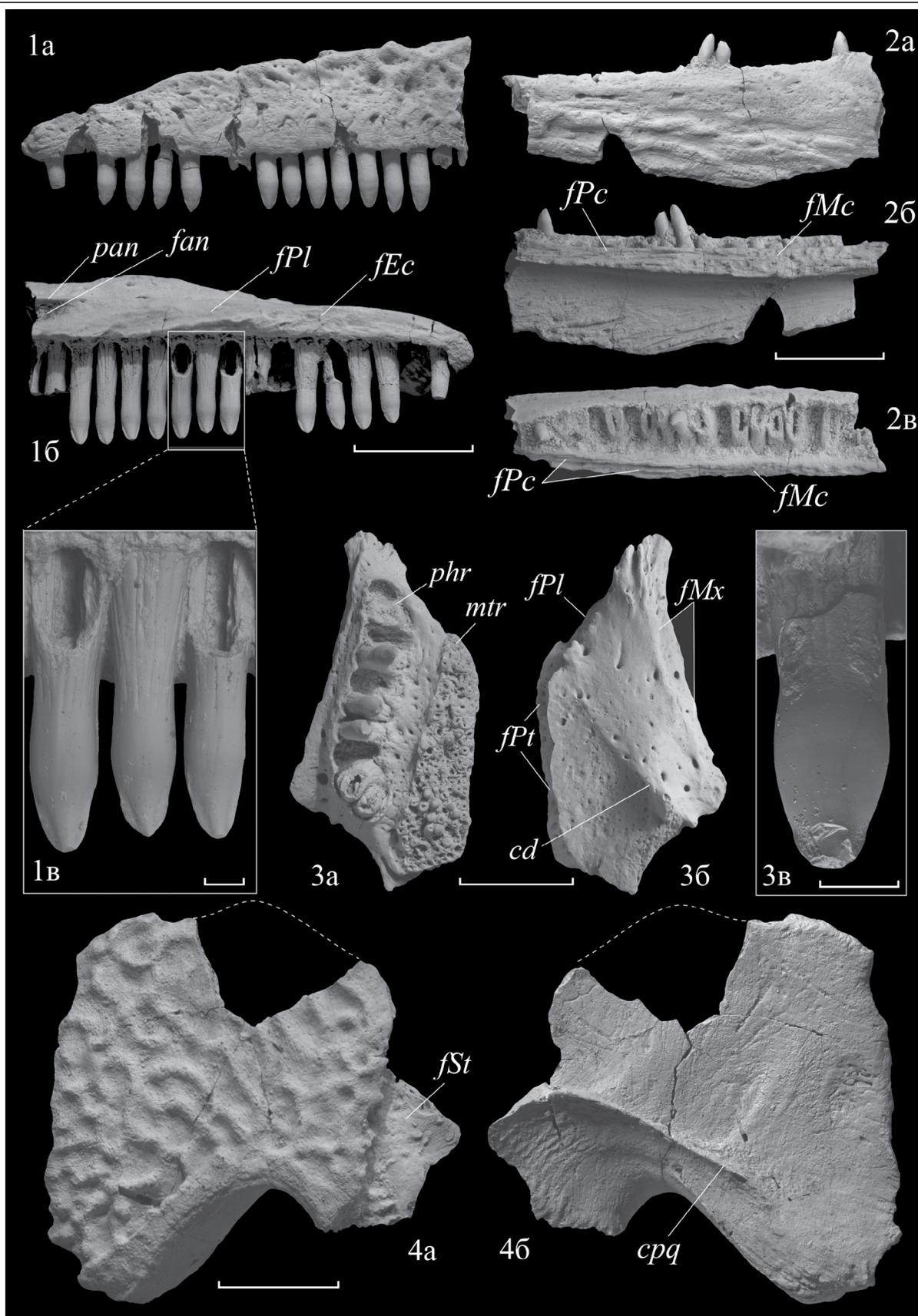
## **New Data on the Morphology and Distribution of *Kotlassia prima* Amal. (Tetrapoda, Seymouriamorpha)**

**V. V. Bulanov**

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

The sample of individual bones coming from five East European localities provides new data on the morphology and stratigraphic range of kotlassiid *Kotlassia prima* Amal. (Seymouriamorpha). New finds allow to suppose the complete reduction of the seismosensory system in *K. prima* at the late ontogenetic stages that indicates more terrestrial ecology of the above species at adult state in comparison with other upper Permian kotlassiids (*Microphon* spp.), for which the paedomorphic features of cranial and postcranial anatomy are common. The homodont dentition and monocuspid shape of teeth of *K. prima* allow identification this form as a carnivore, the diet of which was predominated by conditions of inhabited biotopes and included vast kinds of trophic objects such as invertebrates and small-sized vertebrates. New finds prove the wide spread of *K. prima* in tetrapod communities of the north-east of Eastern Europe, and prolong the stratigraphic distribution the species up to the terminal-most Permian beds (Zhukovian Regional Stage), exhibiting the taxonomic diversity and important role of kotlassiids within the vertebrate associations in time preceding the Permo-Triassic crisis event.

*Keywords:* Kotlassiidae, upper Permian, Eastern Europe, morphology, dental system, stratigraphic range



УДК 568.15:551.763.13(574.1)

## ПЕРВЫЙ ПРЕДСТАВИТЕЛЬ ИХТИОЗАВРОВ РОДА PLATYPTERYGIUS ИЗ АЛЬБА ЗАПАДНОГО КАЗАХСТАНА

© 2024 г. Д. Б. Якупова<sup>а,\*</sup>, К. М. Ахмеденов<sup>б,\*\*</sup>

<sup>а</sup>Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, 420008 Россия

<sup>б</sup>Западно-Казахстанский университет им. М. Утемисова, Уральск, 090000 Казахстан

\*e-mail: yakupova\_j@mail.ru

\*\*e-mail: kazhmurat78@mail.ru

Поступила в редакцию 26.03.2021 г.

После доработки 04.04.2024 г.

Принята к публикации 11.04.2024 г.

Из верхнеальбского подъяруса Мангистауской области Западного Казахстана описан неполный скелет крупного ихтиозавра, включающий в себя фрагменты черепных костей, в т.ч. квадратную кость, фрагменты теменной, надвисочной, верхнечелюстной костей, зубы, значительную часть позвоночного столба из 38 позвонков, а также фрагменты невральных дуг и ребер. Форма квадратной кости и мощные зубы с квадратным корнем в поперечном сечении позволяют отнести находку к роду *Platypterygius*.

*Ключевые слова:* *Platypterygius*, мел, альбский ярус, Западный Казахстан, Мангышлак

**DOI:** 10.31857/S0031031X24040086, **EDN:** SDLSSS

### ВВЕДЕНИЕ

Ихтиозавры были группой вторично-водных рептилий, широко распространенных в морях по всей планете с оленекского века раннего триаса до сеноманского века позднего мела (McGowan, Motani, 2003).

Первая находка мелового ихтиозавра была отмечена в Англии в сеноманском ярусе (верхний мел) — *Ichthyosaurus campylodon* Carter, 1846. Впоследствии остатки ихтиозавров мелового периода были обнаружены по всей Европе, а также в России, Австралии, Северной и Южной Америке, Индии, что говорит о широком географическом распространении меловых ихтиозавров (McGowan, 1972; McGowan, Motani, 2003). В результате последующих ревизий большое число таксонов, выделенных на основе фрагментарного материала, было отклонено как сомнительные “*nomina dubia*”, и все известные виды меловых ихтиозавров были объединены в составе рода *Platypterygius* Huene, 1922 (McGowan, 1972; McGowan, Motani, 2003).

По предложению К. Макгована (McGowan 1972), валидными видами рода *Platypterygius* были

признаны *P. platydactylus* Broili, 1907 и *P. hercynicus* Kuhn, 1946 из апта Германии, *P. campylodon* (Carter, 1846) из сеномана Англии, *P. kipriianoffi* Romer, 1968 из сеномана России, *P. americanus* Nace, 1939 из альба–сеномана США, *P. hauthali* von Huene, 1927 из готерива Аргентины и *P. australis* M’Coy, 1867 из альба Австралии.

В 80–90-е гг. XX в. из нижнего мела России было описано еще несколько таксонов ихтиозавров: *Simbirskiasaurus birjukovi* Ochev et Efimov, 1985 и *Plutoniosaurus bedengensis* Efimov, 1997 из баррема и готерива Ульяновской обл., *Platypterygius* (*Pervushovisaurus*) *bannovkensis* Arkhangel’sky, 1998 из сеномана Саратовской обл. (Очев, Ефимов, 1985; Ефимов, 1997; Архангельский, 1998). Кроме того, М.С. Архангельский (1998) выделил в составе рода *Platypterygius* подроды *Platypterygius*, *Longirostria*, *Tenuirostria* и *Pervushovisaurus*. Роды, предложенные Архангельским, как и другие меловые роды из России, сначала не получили признания западных исследователей (McGowan, Motani, 2003). Тем не менее, в последние годы некоторые авторы возвращаются к обсуждению данных вопросов, подтверждая валидность большинства меловых

родов из России (Fischer et al., 2014a, 2016), а также отмечая трудности с определением видового состава рода *Platypterygius* (Fischer et al., 2014a, b, 2016; Cortes et al., 2021; Зверьков, 2022). В последние годы было описано множество новых родов и видов меловых ихтиозавров из Европы и Южной Америки и стало ясно, что их разнообразие не было ограничено родом *Platypterygius* (Fischer et al., 2011, 2012, 2014a, c; Maxwell et al., 2016; Cortes et al., 2021).

Летом 2019 г. в окрестностях пос. Тушыбек Мангистауской обл. (Мангышлак) Республики Казахстан в отложениях альбского яруса нижнего мела был обнаружен скелет крупного ихтиозавра (рис. 1, 2). Пос. Тушыбек расположен примерно в 15 км к западу от пос. Шетпе. Он находится в пределах Северо-Устьюртского прогиба, сложенного отложениями от нижнепермских до четвертичных. В районе находки обнажаются отложения меловой системы, которые представлены чередованием песков с железистыми прослоями, алевролитов и глин. В верхней части

разреза встречаются многочисленные *Schloenbachia* sp. и *Turrilites* sp. (определение М.А. Погова) (рис. 3, а–г), что указывает на сеноманский возраст отложений; ниже, в слое с костями ихтиозавра, были найдены аммониты *Semenoviceras* sp. (определение Е.Ю. Барабошкина), что позволяет установить альбский возраст костеносного слоя (рис. 3, д–з).

Фрагменты скелета были извлечены авторами при участии российского палеонтолога В.М. Ефимова, сотрудников Мангистауского областного историко-краеведческого музея им. А. Кекильбаева (МОИКМ) и палеонтологов-любителей В.А. Ярцева и С.А. Мамонтова. Схема залегания костей показана на рис. 2. При раскопках не удалось вскрыть все захоронение, т.к. пласты песчаника с костями опускаются под углом 45° и сильно цементируются; в извлеченных блоках черепные кости сильно раздроблены. Препарирование костей скелета было проведено в исследовательской лаборатории природного наследия, геоботаники и мониторинга биоразнообразия отдела науки

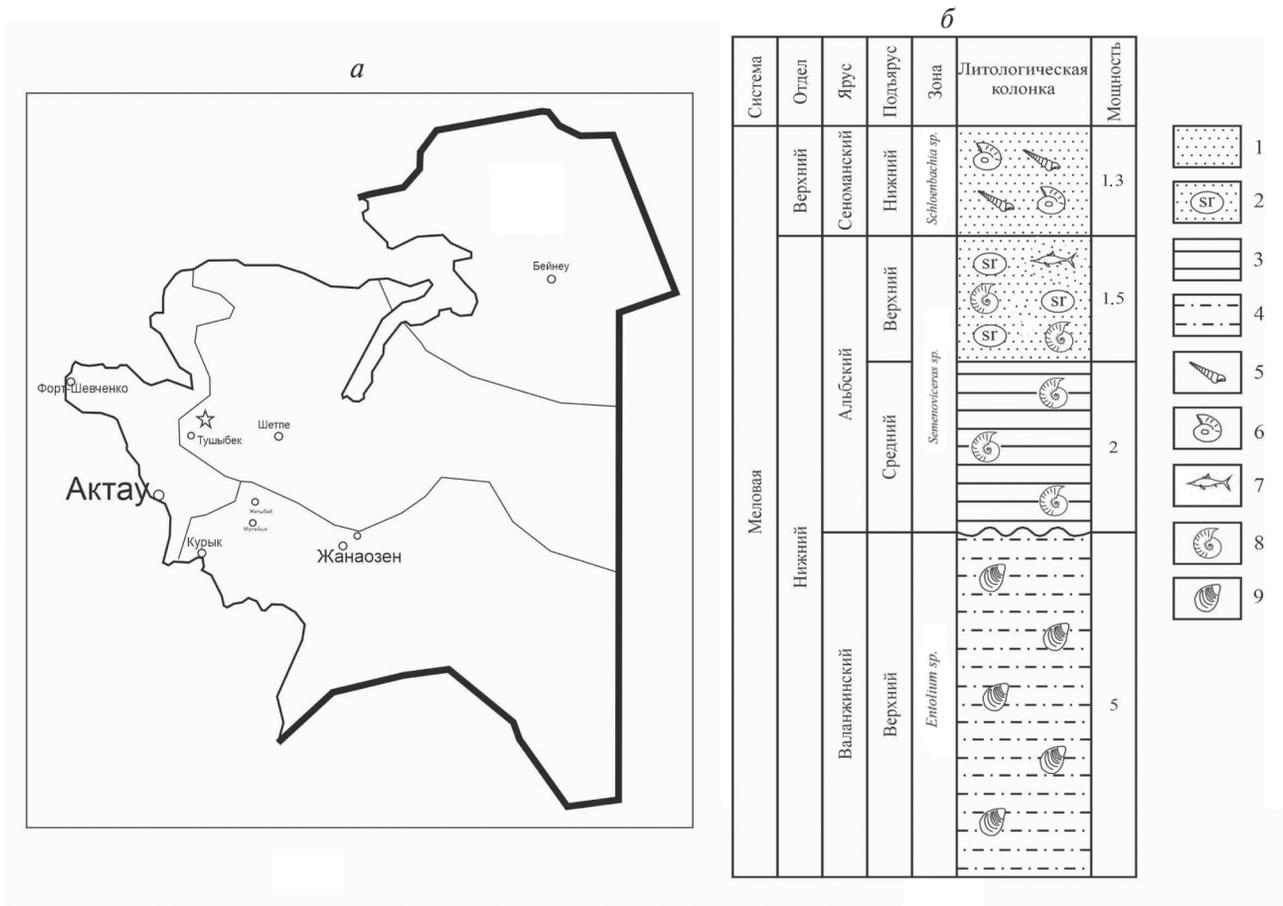


Рис. 1. Местонахождение фрагментов скелета *Platypterygius* sp. indet: а – местоположение разреза Тушыбек, место находки отмечено звездочкой; б – схематическая литолого-стратиграфическая колонка местонахождения. Обозначения: 1–4 – литологическая характеристика: 1 – пески, 2 – пески с конкрециями сидерита, 3 – глины, 4 – алевролиты; 5–9 – палеонтологическая характеристика: 5 – *Turrilites*, 6 – *Schloenbachia* sp., 7 – *Platypterygius* sp. indet., 8 – *Semenoviceras* sp., 9 – *Entolium* sp.

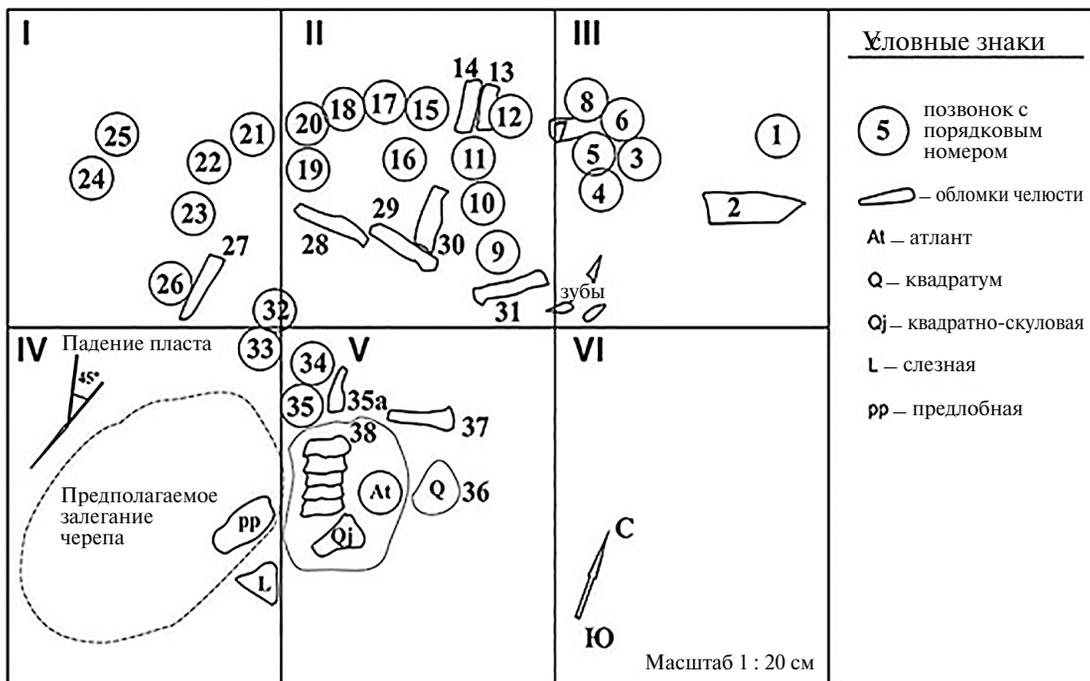


Рис. 2. Схема залегания костей *Platypterygius* sp. indet. близ пос. Тушыбек Мангистауской обл. Республики Казахстан (составлена В.М. Ефимовым).

Западно-Казахстанского ун-та им. М. Утемисова (ЗКУ) одним из авторов (Д.Б. Якуповой). После изучения и реставрации отдельных костей оригиналы были переданы в МОИКМ, г. Актау, где они хранятся под № КП-7409/1-44.

Цель настоящей работы – описание этой новой находки и определение ее таксономической принадлежности.

Авторы благодарят руководство ЗКУ, руководство МОИКМ, палеонтологов-любителей В.А. Ярцева и С.А. Мамонтова за всестороннюю помощь, оказанную при организации и проведении палеонтологических раскопок, а также огромную благодарность выражаем двум анонимным рецензентам, чьи замечания и рекомендации позволили улучшить первоначальный

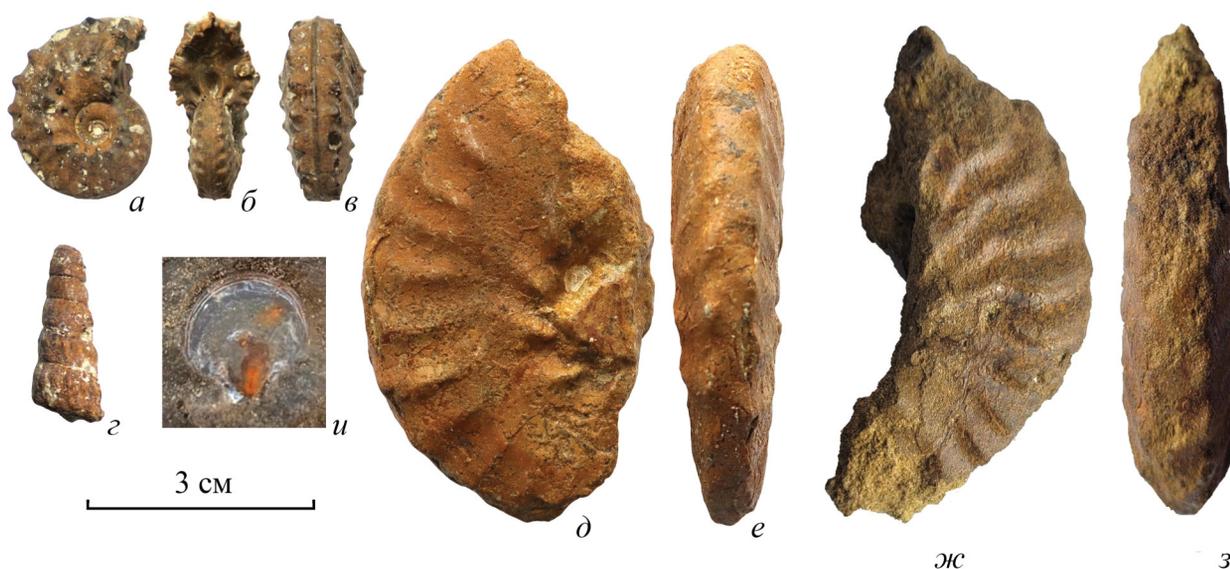


Рис. 3. Беспозвоночная фауна альба разреза Тушыбек: а-в – *Schloenbachia* sp.; г – *Turritilites* sp.; д-з – *Semenoviceras* sp.; и – *Entolium* sp.

вариант статьи. Также выражаем благодарность исследователю ихтиозавров России, председателю Ульяновского отделения Всероссийского палеонтологического об-ва В.М. Ефимову за консультации во время раскопок, а также за ценные замечания в ходе работы над статьей.

#### ОПИСАНИЕ И СРАВНЕНИЕ МАТЕРИАЛА

**Описание.** Слезная кость (правая) тонкая, треугольная, пластинчатая, размером  $10 \times 10.5 \times 14$  см, толщина 5 мм, в центре 11 мм. Дорсально направленный глазничный край (10.5 см) вогнут и ограничивает передний край орбиты (табл. VI, фиг. 2а, 2б). Вертикальная пластина с орбитальным краем образуют двойной выступ для контакта с предлобной костью. На глазничном крае в центре присутствует небольшой костяной выступ (10 мм) (табл. VI, фиг. 2а), толщина кости в этом месте увеличивается в два раза (до 11 мм). Внутренняя сторона ровная.

Правая квадратная кость (табл. VI, фиг. 1а–1д) крупная, L-образная, с мощным суставным мышелком. Максимальная высота – 145 мм, максимальная длина – 180 мм, ширина суставного мышелка 85 мм, длина 115 мм. Латеральная сторона ровная. Медиальная сторона в центре имеет углубление для бокового отростка стремечка, его диаметр равен 45 мм. Максимальная толщина верхнего края составляет 40 мм. На мышелке спереди находится фасетка для квадратно-скуловой кости.

Сохранился центральный участок зубной кости длиной 25 см (левая ветвь), состоящий из двух полос, соединенных в сечении в виде V (табл. VI, фиг. 3а, 3б). Латеральный участок имеет толщину до 15 мм, лингвальный участок утолщается местами до 20 мм. Ширина зубной борозды колеблется от 20 до 30 мм. Латеральная сторона зубной кости ориентирована почти вертикально, лингвальная сторона отходит под углом в  $30^\circ$ . Зубы располагаются в борозде с наклоном вбок под углом  $45^\circ$ .

Сохранившаяся правая часть носовой кости имеет ширину 35–40 мм. При дорсальном виде передняя часть носовой кости образует удлиненный и узкий медиальный гребень. Носовая кость расширяется медиолатерально к носовому отверстию, образуя веерообразную заднюю ветвь для сочленения с лобной, предлобной и заднелобной костями. Медиальный край носовой кости плоский (табл. VI, фиг. 4а, 4б).

Теменная кость (рис. 4, а–в) сохранилась частично. Вентролатеральный и заднедорсальный

края поперечно утолщены и глубоко бороздчатые для контакта с надвисочной костью. Задне-вентральная (затылочная) поверхность теменной кости несет глубокую вырезку. Максимальная длина фрагмента теменной кости составляет 160 мм, максимальная ширина – 110 мм, минимальная ширина 80 мм, толщина – 31 мм.

Надвисочная кость (рис. 4, з, д) сохранилась частично в сочленении с теменной костью. Сохранившийся фрагмент представляет собой короткий, примерно U-образный элемент, который образует заднебоковой угол крыши черепа и край височного отверстия. Длина сохранившейся части надвисочной кости составляет 140 мм, высота – 120 мм.

Верхнечелюстная кость (рис. 4, е–л) представляет собой удлиненный элемент, который формировал задний конец альвеолярной борозды и значительную часть вентрального и заднего краев наружного носового отверстия. Спереди верхнечелюстная кость вытягивается в удлиненный сужающийся отросток, который при жизни был заключен между наружной и внутренней стенками предчелюстной кости. Длина сохранившейся части верхнечелюстной кости составляет 190 мм, высота – 53 мм, ширина – 51 мм, ширина альвеолярной борозды – 23 мм, глубина – 30 мм.

Сохранившиеся зубы (в количестве пяти) (табл. VII) типичные для представителей подсемейства *Platypterygiinae* (Bardet, 1990; Fischer et al., 2016): коронки конические и слегка лингвально загнуты, составляют примерно четверть (15–20 мм) от общей длины зуба (60 мм). Корень квадратный в поперечном сечении, размером  $15 \times 20$  мм (табл. VII, фиг. 1д–4д). Верхняя часть коронки имеет круглое сечение (табл. VII, фиг. 1г–4г) и небольшое сдавливание у основания с эллиптическим поперечным сечением (табл. VII, фиг. 1а, 3а).

Позвоночный столб (рис. 5). Сохранилось 38 позвонков с небольшим числом невральных дуг и ребер. Диапофизы и парапофизы позвонков округлой формы. Размеры позвонков приведены в табл. 1.

Атлант и эпистрофей срослись без следов шва. Это массивная пятиугольная кость с крупной круглой формой фасеток для невральных дуг размером  $40 \times 20$  мм; сердцевидная, с острым килем в нижней части позвонков (рис. 5, а–в). Высота кости 120 мм, ширина 130 мм, длина – 70 мм, отношение высоты к длине составляет 1.71.

Переднеуловищные позвонки (рис. 5, з, д). Парапофизы расположены на расстоянии 15–20 мм

Таблица 1. Размеры позвонков *Platypterygius* sp. indet.

№	Номер образца	Высота, мм	Ширина, мм	Длина, мм	Соотношение В/Д	Отдел	№	Номер образца	Высота, мм	Ширина, мм	Длина, мм	Соотношение В/Д	Отдел
1	КП-7409/1	120	130	70	1.71	Атлант	20	КП-7409/20	128	123	50	2.56	Т
2	КП-7409/2	107	105	40	2.67	П	21	КП-7409/21	122	118	46	2.65	Т
3	КП-7409/3	103	106	36	2.86	П	22	КП-7409/22	128	121	47	2.72	Т
4	КП-7409/4	106	106	38	2.78	П	23	КП-7409/23	128	128	47	2.72	Т
5	КП-7409/5	105	106	38	2.76	П	24	КП-7409/24	128	123	48	2.66	З
6	КП-7409/6	106	106	38	2.76	П	25	КП-7409/25	128	123	48	2.66	З
7	КП-7409/7	115	110	42	2.70	П	26	КП-7409/26	125	123	47	2.65	З
8	КП-7409/8	115	115	45	2.50	П	27	КП-7409/27	128	120	44	2.90	З
9	КП-7409/9	105	106	41	2.56	П	28	КП-7409/28	–	120	47	–	Х
10	КП-7409/10	110	115	41	2.68	П	29	КП-7409/29	–	120	48	–	Х
11	КП-7409/11	105	105	44	2.38	П	30	КП-7409/30	126	126	40	3.15	Х
12	КП-7409/12	105	105	45	2.33	П	31	КП-7409/31	125	125	46	2.71	Х
13	КП-7409/13	110	105	45	2.44	П	32	КП-7409/32	–	125	43	–	Х
14	КП-7409/14	118	105	44	2.68	Т	33	КП-7409/33	126	–	38	3.31	Х
15	КП-7409/15	118	117	48	2.45	Т	34	КП-7409/34	123	124	40	3.00	Х
16	КП-7409/16	120	112	48	2.50	Т	35	КП-7409/35	123	120	40	3.00	Х
17	КП-7409/17	123	113	45	2.73	Т	36	КП-7409/41–1	120	118	37	3.24	Х
18	КП-7409/18	123	118	46	2.67	Т	37	КП-7409/41–2	117	114	37	3.16	Х
19	КП-7409/19	128	118	45	2.84	Т	38	КП-7409/41–3	116	112	36	3.22	Х

Обозначения: П – переднедуловищные позвонки; Т – туловищные позвонки; З – заднедуловищные позвонки; Х – хвостовые позвонки.

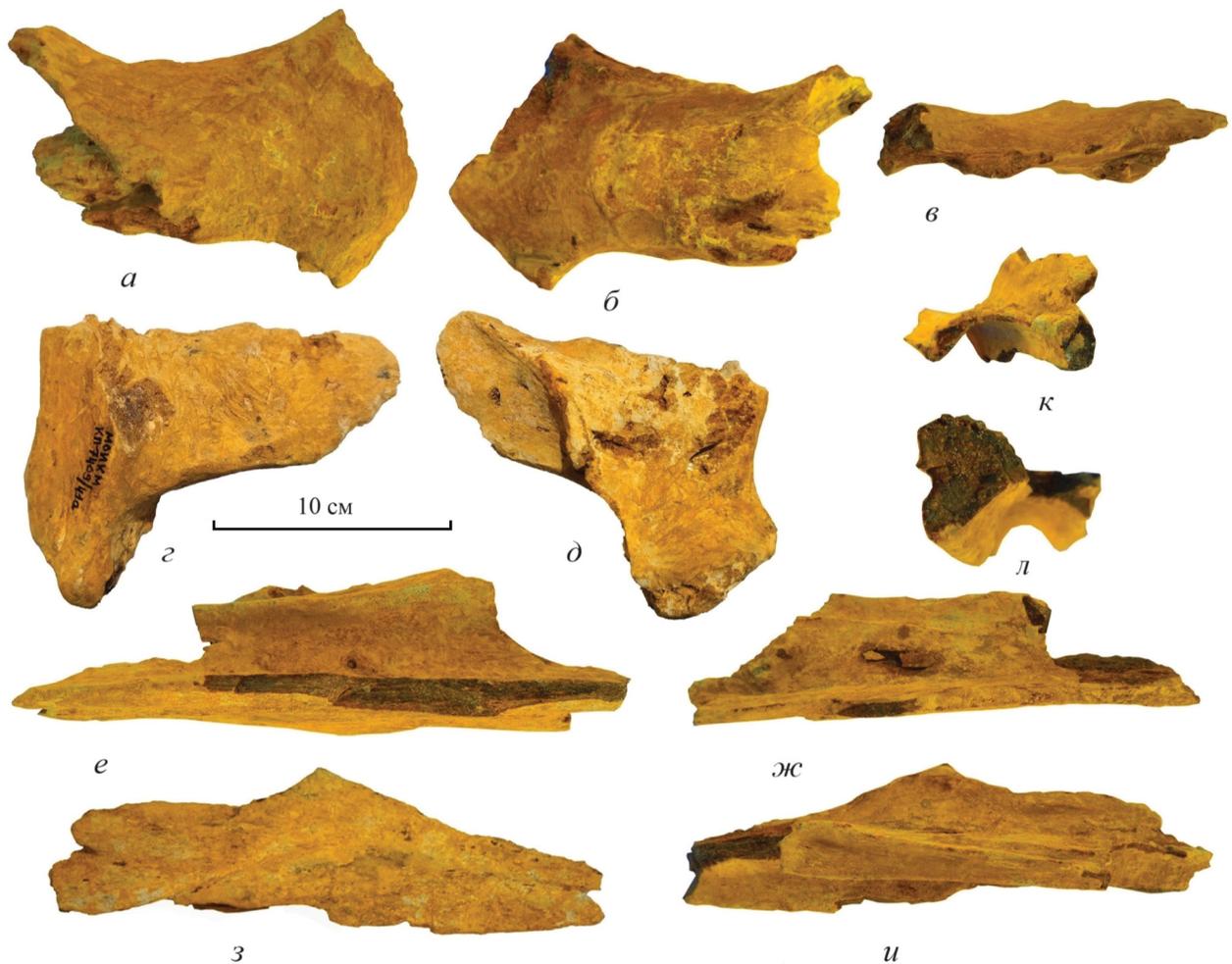
от фасеток невральных дуг. Сочленовные поверхности позвонков постепенно становятся округлыми, с почти равными высотой и шириной. Соотношение высоты к длине составляет 2.8. Реберные фасетки до 10 мм в диаметре и приподняты над поверхностью на 5–6 мм.

Туловищные позвонки увеличиваются в размерах, достигая максимума в области перехода от туловища к хвосту. Соотношение высоты к длине составляет 2.6. Невральный канал на протяжении позвоночного столба сохраняет ширину 25 мм; остается постоянным и расстояние между парапофизом и диапофизом, равное 15 мм; лишь у заднедуловищных позвонков оно сокращается до 5–7 мм, и реберные бугорки

сливаются на переходных позвонках между туловищем и хвостом.

Заднедуловищные позвонки достигают максимальных размеров при высоте 128 мм, ширине 123 мм, длине 50 мм; соотношение высоты к длине составляет 2.6 (рис. 5, *e, ж*). На рис. 5, *з, и* представлены переднехвостовые позвонки (у которых полностью слились парапофиз с диапофизом), высота которых колеблется в диапазоне 116–123 мм, ширина 112–124 мм, длина 36–40 мм. Фасетки для ребра эллипсоидной формы длиной 25 мм. Соотношение высоты к длине составляет 3.0.

Сохранившиеся ребра одноголовчатые, по боковым краям располагаются фасетки;

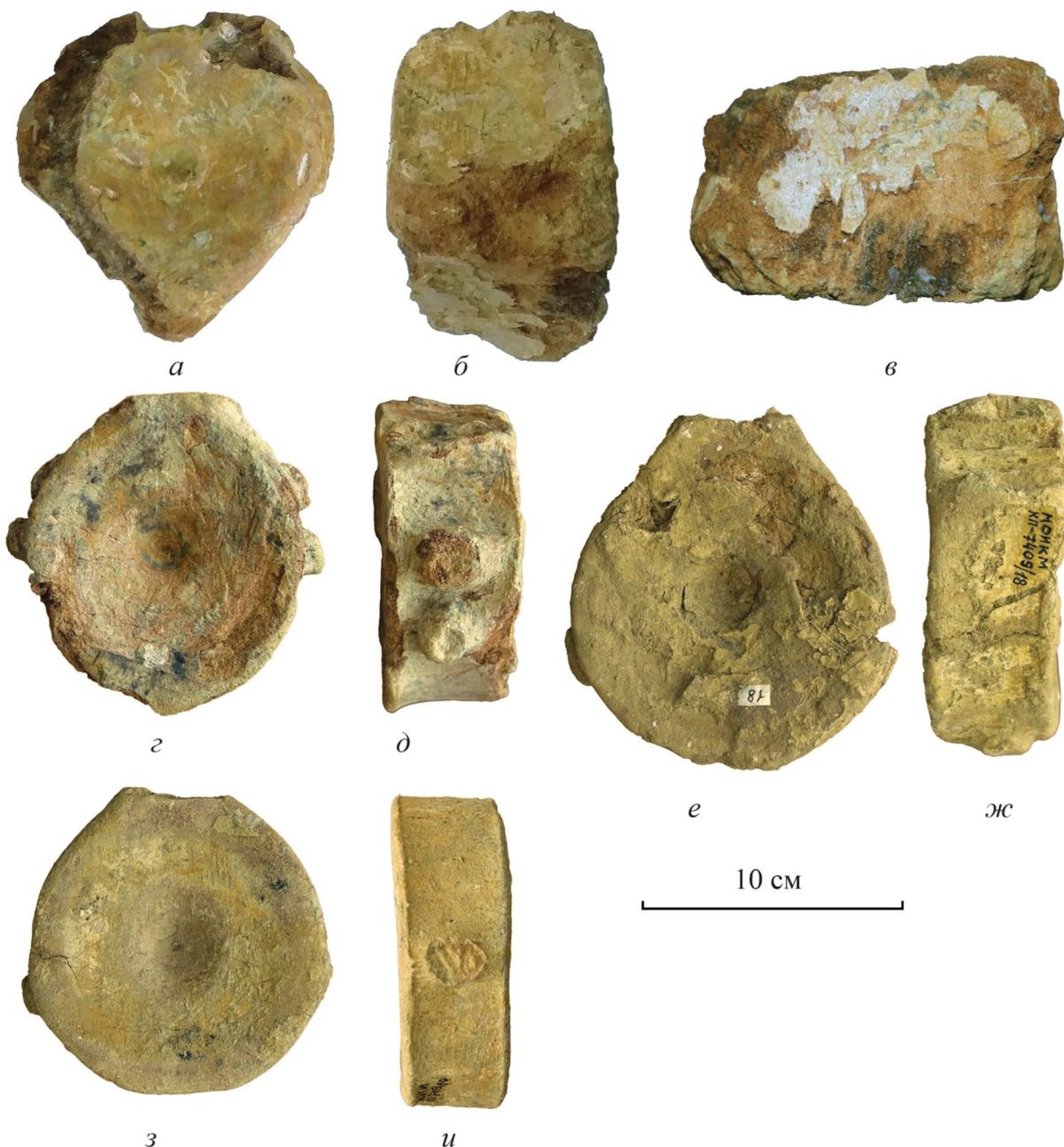


**Рис. 4.** Кости черепа *Platypterygius* sp. indet. из альба разреза Тушыбек: *a–в* – теменная кость, экз. МОИКМ, № КП-7409/41б: *a* – дорсальный вид, *б* – вентральный вид, *в* – латеральный вид; *г, д* – надвисочная кость, экз. МОИКМ, № КП-7409/41а: *г* – дорсальный вид, *д* – вентральный вид; *е–л* – верхнечелюстная кость, экз. МОИКМ, № КП-7409/41в: *е* – вид снизу, *ж* – вид сверху, *з* – вид сбоку, *и* – вентральный вид, *к* – сзади, *л* – спереди.

утолщенные в тело головки контакта с парапофизом и диапофизом соединены костным гребнем.

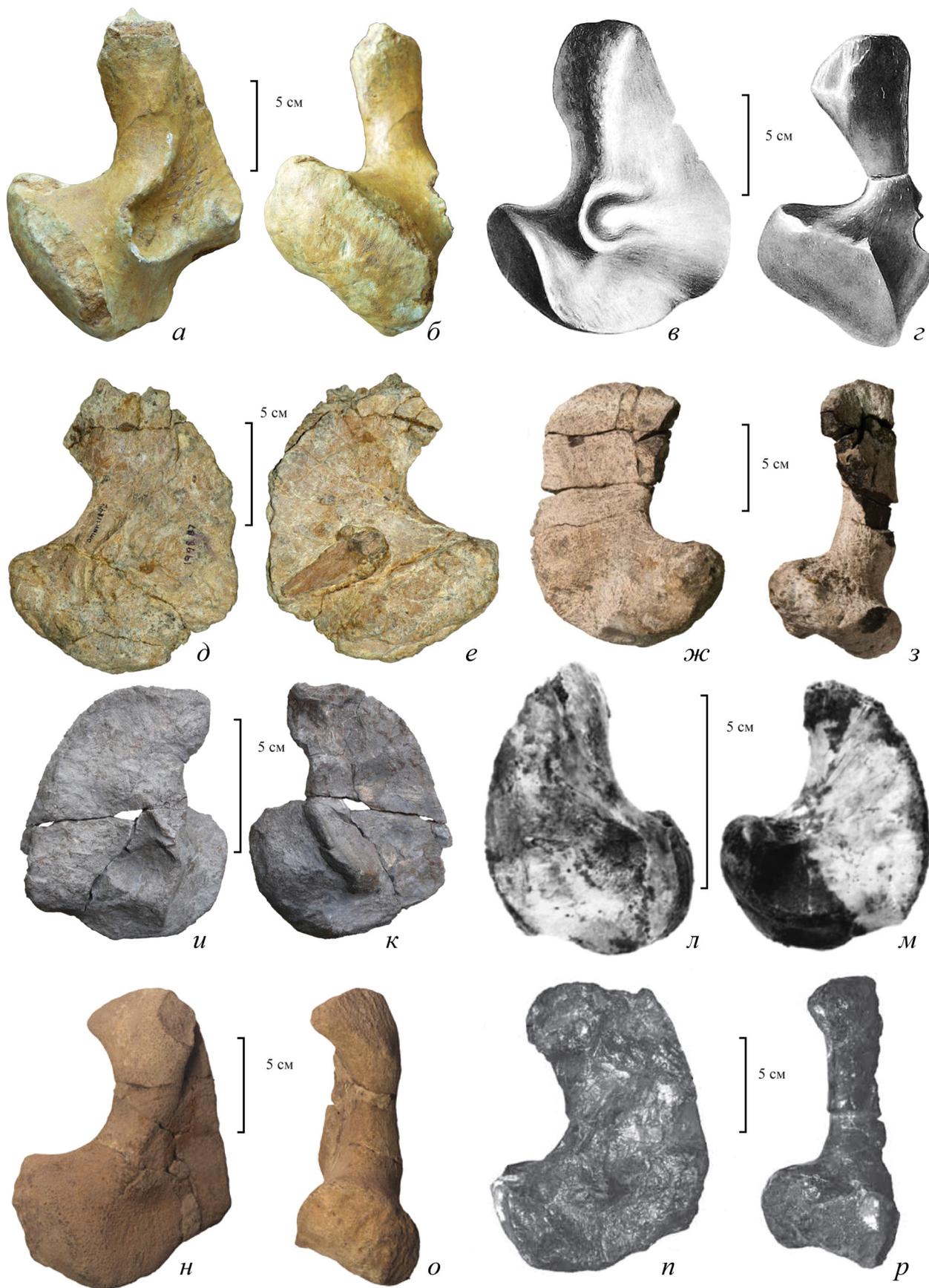
**Сравнение.** Квадратная кость по форме сильно отличается от таковых других меловых ихтиозавров, в особенности, от *Acamptonectes densus*, *Sisteronia seeleyi* (Fischer et al., 2012, 2014b) (рис. 6, *ж–к*) и от *Platypterygius* sp. (Adams, Fiorillo, 2011) (рис. 6, *д, е*) выступающими гребнями мышелка, более квадратной формой и четкими гранями квадратно-скуловой поверхности. Задняя часть квадратной кости описываемого образца (рис. 6, *а, б*) полностью гладкая, как у *Platypterygius platydactylus* (Broili, 1907) (рис. 6, *в, г*); с другой стороны, имеет граненую поверхность, что свидетельствует о том, что другие кости черепа связывались здесь с квадратной

костью. Затылочная пластина редуцирована, что является характерной чертой *Platypterygius* (Fischer, 2012). Однако в дорсальной части наблюдается значительное утолщение. При этом утолщении кости одновременно происходит сильный изгиб ее наружу. Из-за изгиба формируется углубление, которое характерно для заднего края квадратной кости. Внешняя латеральная сторона квадратной кости вогнута, внутренняя (медиальная) сторона представляет собой умеренно выпуклую поверхность, в центральной части наблюдается углубление, которое служит для бокового отростка стремечка, по своей форме и относительным размерам более всего сходное с состоянием у *P. platydactylus*. У *P. sachicarum* (Paramo, 1997) высота квадратной кости составляет 100 мм, что в 1.45



**Рис. 5.** Позвоночные тела *Platypterygius* sp. indet. из альба разреза Тушыбек: *a–в* – атлант и эпистрофей, экз. МОИКМ, №КП-7409/1: *a* – вид спереди, *б* – вид сбоку, *в* – вид сверху; *г, д* – переднеугловишный позвонок, экз. МОИКМ, №КП-7409/12: *г* – вид спереди, *д* – вид сбоку; *е, ж* – заднеугловишный позвонок, экз. МОИКМ, №КП-7409/24: *е* – вид спереди, *ж* – вид сбоку; *з, и* – переднехвостовой позвонок, экз. МОИКМ, № КП-7409/30: *з* – вид спереди, *и* – вид сбоку.

**Рис. 6.** Сравнение квадратных костей ихтиозавров семейства *Platypterygiidae*: *a, б* – правая квадратная кость *Platypterygius* sp. indet., экз. МОИКМ, № КП-7409/43: *a* – медиальный вид, *б* – вид сзади; *в, г* – левая квадратная кость *Platypterygius platydaetylus*; *в* – медиально, *г* – вид сзади; *д, е* – левая квадратная кость *Platypterygius* sp. (Adams, Fiorillo, 2011): *д* – медиальный вид, *е* – латеральный вид; *ж, з* – левая квадратная кость *Acamptonectes densus* (Fischer et al., 2012): *ж* – латеральный вид, *з* – вид сзади; *и, к* – правая квадратная кость *Sisteronia seeleyi* (Fischer et al., 2014b): *и* – медиальный вид, *к* – латеральный вид; *л, м* – *Platypterygius australis* Wade, 1990 (по: Kear, 2005): *л* – медиальный вид, *м* – латеральный вид; *н, о* – левая квадратная кость *Undorosarus nessovi* (по: Zverkov, Efimov, 2019): *н* – медиальный вид, *о* – вид сзади; *п, р* – *Grendelius alekseevi* (по: Zverkov et al., 2015): *п* – медиальный вид, *р* – вид сзади.



раза меньше, чем у описываемого образца; при этом у *P. sachicarum* существенно менее выступающий мышцелок (Cortes et al., 2021). Квадратная кость описываемого экземпляра отличается от *Sveltonectes insolitus* из баррема Поволжья (Fischer et al., 2011) своей массивностью и серповидной формой. У *S. insolitus* квадратная кость больше похожа на квадратную кость средне-позднеюрского *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874 (Архангельский и др., 2018) и готеривского *Acamptonectes densus* (Fischer et al., 2012).

Мыщелок квадратной кости массивный и мезиолатерально расширен; имеет выступающие гребни, как у *Undorosaurus nessoivi* (рис. 6, *н, о*; Ефимов, 1999; Zverkov, Efimov, 2019) и *Grendelius alekseevi* (Архангельский, 2001; Zverkov et al., 2015) (рис. 6, *н, р*), но поверхность для сочленения с крыловидной костью у этих юрских таксонов уже, чем у описываемого экземпляра. Квадратно-скуловая фасетка у описываемого образца имеет четкие грани; у *Acamptonectes densus* и *Sisteronia seeleyi* (рис. 6, *ж–к*) эти грани размыты, и мышцелок имеет полукруглую форму. *Platypterygius ochevi* (Архангельский и др., 2008) Н.Г. Зверьковым и Д.В. Григорьевым был отнесен к роду *Maiaspondylus* как младший синоним *M. cantabrigiensis* (Zverkov, Grigoriev, 2020). Данный таксон имеет значительно меньшие размеры, чем описываемый ихтиозавр из Мангистауской обл., хотя сохранившаяся часть его квадратной кости имеет сходную форму (Zverkov, Grigoriev, 2020, рис. 7).

Угловой выступ квадратной кости описываемого экземпляра хорошо выражен, как у *Platypterygius australis* (Wade, 1990) (рис. 6, *л, м*), но его квадратное отверстие более глубокое, и поэтому бугорок мышцелка имеет более ярко выраженные грани, чем у *P. australis*.

Квадратная кость описываемого экземпляра отличается от всех известных меловых ихтиозавров сильно редуцированной, узкой вентральной пластиной для сочленения с крыловидной костью (птеригоидом), что не позволяет отнести ихтиозавра из Мангышлака ни к одному из известных родов и видов. Однако квадратные кости неизвестны для сеноманских *P. campylodon* и *Pervushovisaurus bannovkensis*, и таким образом нельзя исключить принадлежность описываемого экземпляра к одному из этих видов.

Зубы описываемого ихтиозавра из Мангистауской обл. крепкие, имеют общую длину до 60 мм, что больше, чем у большинства экземпляров *Platypterygius*, за исключением *Pervushovisaurus* (Архангельский, 1998; Fischer et al.,

2014a, 2016). Зубы слабо изогнуты лингвально, как у *Platypterygius campylodon* и *Pervushovisaurus bannovkensis* (Архангельский и др., 1997; Bardet et al., 2016), в то время как у *Platypterygius sachicarum* (Paramo, 1997) зубы более мелкие и без заметной кривизны. У *Simbirskiasaurus birjukovi* Ochev et Efimov, 1985 (Очев, Ефимов, 1985) общая длина зуба вдвое меньше, чем у описываемого экземпляра. Зубы меловых родов *Maiaspondylus*, *Sveltonectes*, *Acamptonectes*, *Muiscasaurus* и *Sisteronia* отличаются существенно меньшими размерами и слабо выраженной струйчатостью (Maxwell, Caldwell, 2006; Fischer et al., 2011, 2012, 2014b; Maxwell et al., 2016; Zverkov, Grigoriev, 2020).

Атлант и эпистрофей описываемого экземпляра, слившиеся в единый прочный двойной позвонок, имеют контур пятиугольника, как у *Platypterygius americanus* и *P. australis* (Kear, 2005; Maxwell, Kear, 2010), а само тело позвонка глубоко вогнуто для мышцелка затылочной кости, как у *P. platydactylus* (Broili, 1907). У *P. platydactylus* атлант, эпистрофей и третий позвонок сросшиеся. В нижней части эпистрофея описываемого экземпляра имеется острый киль, как у *P. americanus* и *P. australis* (Maxwell, Kear, 2010), в то время как у *P. platydactylus* наблюдается удвоенный вентральный киль (Broili, 1907, табл. XIII). От *Plutoniosaurus bedengensis* Efimov, 1997 атлант исследуемого образца отличается более крупным размером (в 1.6 раза). У *Grendelius alekseevi* (УКМ 56702), который происходит из волжских отложений, не наблюдается острого киля, где атлант имеет форму шестиугольника (Архангельский, 2001; Zverkov et al., 2015).

Имеющейся в нашем распоряжении информации по фрагментарному скелету достаточно для отнесения его к роду *Platypterygius* по следующим признакам:

1. Квадратная кость имеет характерную для рода *Platypterygius* L-образную форму, глубокую выемку на затылочной поверхности, выраженный угловой выступ и слабо развитую затылочную пластину (Fischer, 2012). Квадратная кость более всего похожа на таковую типового вида рода – *P. platydactylus*.

2. Зубы массивные, с небольшой конической коронкой, составляющей от 20 до 25% длины зуба. Корень высокий, квадратный. Поперечное сечение зубов типично для рода *Platypterygius*; с апикальной стороны коронки округлые, у основания коронки эллиптические, корень квадратной формы (Bardet, 1990).

3. Атлант и эпистрофей, которые слились в единый прочный двойной позвонок, имеют форму пятиугольника, а само тело позвонка глубоко вогнуто для мышелка затылочной кости, как у типового вида.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Были изучены остатки крупного ихтиозавра из альбского яруса Мангистауской обл. Казахстана. В отличие от многочисленных костей посткраниального скелета (38 позвонков, фрагменты невральных дуг и ребер), диагностических костей черепа найдено мало, что не позволяет дать полноценное сравнение найденных остатков с ранее описанными видами меловых ихтиозавров. Общие морфологические признаки экземпляра позволяют отнести его с долей условности к роду *Platypterygius*. Хотя он имеет сходство с некоторыми из известных видов рода, в особенности с типовым видом *P. platydactylus*, казахстанский ихтиозавр полностью не соответствует морфологическим характеристикам ни одного из них. Это привело к решению рассмотреть находку в открытой номенклатуре.

\* \* \*

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследования были профинансированы Комитетом науки Министерства науки и высшего образования Республики Казахстан (грант АР 19177208 “Изучение биоразнообразия ископаемых морских рептилий в Западном Казахстане”).

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Архангельский М.С. О роде ихтиозавров *Platypterygius* // Палеонтол. журн. 1998. № 6. С. 65–69.  
 Архангельский М.С. О новом представителе ихтиозавров рода *Otschevia* из волжского яруса Ульяновского Поволжья // Палеонтол. журн. 2001. № 6. С. 66–71.  
 Архангельский М.С., Аверьянов А.О., Первушов Е.М. и др. Об остатках ихтиозавра из мела Воронежской области // Палеонтол. журн. 2008. № 3. С. 65–69.  
 Архангельский М.С., Зверьков Н.Г., Спаская О.С., Евграфов А.В. О первой достоверной находке остатков ихтиозавра *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley в оксфордско-кимериджских отложениях Европейской России // Палеонтол. журн. 2018. № 1. С. 45–52.

Архангельский М.С., Иванов А.В., Попов Е.В. О первой достоверной находке остатков ихтиозавра *Platypterygius* в нижнеаптских отложениях Поволжья // Учен. Зап. геол. фак-та СГУ. Нов. сер. 1997. № 1. С. 57–59.

Ефимов В.М. Новый род ихтиозавров из нижнего мела Ульяновского Поволжья // Палеонтол. журн. 1997. № 4. С. 77–82.

Ефимов В.М. Новое семейство ихтиозавров *Undorosauridae* fam. nov. из волжского яруса европейской части России // Палеонтол. журн. 1999. № 2. С. 51–58.

Зверьков Н.Г. Проблема наименований семейств позднеюрских и меловых ихтиозавров // Палеонтол. журн. 2022. № 4. С. 108–116.

Очев В.Г., Ефимов В.М. Новый род ихтиозавров из Ульяновского Поволжья // Палеонтол. журн. 1985. № 4. С. 76–80.

Adams T.L., Fiorillo A.R. *Platypterygius* Huene, 1922 (*Ichthyosauria*, *Ophthalmosauridae*) from the Late Cretaceous of Texas, USA // *Palaeontol. Electron.* 2011. 14.3.19A.

Bardet N. Dental cross-section in Cretaceous *Ichthyopterygia*: systematic implications // *Geobios.* 1990. V. 23. P. 169–172.

Bardet N., Fischer V., Machalski M. Large predatory marine reptiles from the Albian–Cenomanian of Annapol, Poland // *Geol. Mag.* 2016. V. 153. № 1. P. 1–16.

Broili F. Ein neuer *Ichthyosaurus* aus der norddeutschen Kreide // *Palaeontographica.* 1907. Bd 54. S. 139–162.

Cortés D., Maxwell E.E., Larsson H.C. Re-appearance of hypercarnivore ichthyosaurs in the Cretaceous with differentiated dentition: revision of ‘*Platypterygius*’ sacherum (Reptilia: *Ichthyosauria*, *Ophthalmosauridae*) from Colombia // *J. Syst. Palaeontol.* 2021. V. 19. № 14. P. 969–1002.

Fischer V. New data on the ichthyosaur *Platypterygius hercynicus* and its implications for the validity of the genus // *Acta Palaeontol. Pol.* 2012. V. 57. № 1. P. 123–134.

Fischer V., Arkhangelsky M.S., Naish D. et al. *Simbirskiasaurus* and *Pervushoviasaurus* reassessed: implications for the taxonomy and cranial osteology of Cretaceous platypterygiine ichthyosaurs // *Zool. J. Linn. Soc.* 2014a. V. 171. P. 822–841.

Fischer V., Arkhangelsky M.S., Uspensky G.N. et al. A new Lower Cretaceous ichthyosaur from Russia reveals skull shape conservatism within *Ophthalmosaurinae* // *Geol. Mag.* 2014c. V. 151. № 1. P. 60–70.

Fischer V., Bardet N., Benson R.B.J. et al. Extinction of fish-shaped marine reptiles associated with reduced evolutionary rates and global environmental volatility // *Nature communications.* 2016. V. 7. P. 1–11.

Fischer V., Bardet N., Guiomar M., Godefroit P. High diversity in Cretaceous *Ichthyosaurs* from Europe prior to their extinction // *PLoS ONE.* 2014b. V. 9 (1): e84709.

Fischer V., Maisch M.W., Naish D. et al. New *ophthalmosaurid* ichthyosaurs from the European Lower

Cretaceous demonstrate extensive ichthyosaur survival across the Jurassic-Cretaceous boundary // PLoS ONE. 2012. V. 7. e29234.

Fischer V., Masure E., Arkhangelsky M.S., Godefroit P. A new Barremian (Early Cretaceous) ichthyosaur from western Russia // J. Vertebr. Paleontol. 2011. V. 31. P. 1010–1025.

Kear B.P. Cranial morphology of *Platypterygius longmani* Wade, 1990 (Reptilia: Ichthyosauria) from the Lower Cretaceous of Australia // Zool. J. Linn. Soc. 2005. V. 145. P. 583–622.

Maxwell E.E., Dick D., Padilla S., Parra M.L. A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the Early Cretaceous of Colombia // Papers in Palaeontol. 2016. V. 2. P. 59–70.

Maxwell E., Kear B.P. Postcranial anatomy of *Platypterygius americanus* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Cretaceous of Wyoming // J. Vertebr. Paleontol. 2010. V. 30. P. 1059–1068.

McGowan C. The systematics of Cretaceous ichthyosaurs with particular reference to the material from North America // Contrib. to Geol. 1972. V. 11. P. 9–29.

McGowan C., Motani R. Ichthyopterygia // Handbook of Paleoherpptology. Vol. 8 / Ed. Sues H.-D. München: Verl. Dr. Friedrich Pfeil, 2003. 175 p.

Paramo M.E. *Platypterygius sachicarum* (Reptilia, Ichthyosauria) nueva especie del Cretácico de Colombia // Revista Ingeominas. 1997. № 6. P. 1–12.

Zverkov N.G., Arkhangelsky M.S., Stenshin I.M. A review of Russian Upper Jurassic ichthyosaurs with an intermedium/humeral contact. Reassessing *Grendelius* McGowan, 1976 // Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci. 2015. V. 319. № 4. P. 558–588.

Zverkov N.G., Efimov V.M. Revision of *Undorosaurus*, a mysterious Late Jurassic ichthyosaur of the Boreal Realm // J. Syst. Palaeontol. 2019. V. 17. № 14. P. 1183–1213.

Zverkov N.G., Grigoriev D.V. An unrevealed lineage of platypterygiines (Ichthyosauria) with peculiar forefin structure and semiglobal distribution in the mid-Cretaceous (Albian–Cenomanian) // Cret. Res. 2020. V. 115. P. 533–550.

#### Объяснение к таблице VI

Фиг. 1–4. *Platypterygius* sp. indet.: 1 – экз. МОИКМ, № КП-7409/43, квадратная кость: 1а – латеральный вид, 1б – вид сзади, 1в – медиальный вид, 1г – постероventральное, 1д – антероventральное; 2 – экз. МОИКМ, № КП-7409/37, правая слезная кость: 2а – латеральный вид, 2б – вид спереди; 3 – экз. МОИКМ, № КП-7409/42, фрагмент зубной кости: 3а – проксимальный вид, 3б – поперечный профиль; 4 – экз. МОИКМ, № КП-7409/38, фрагмент центральной части правой носовой кости: 4а – вид сбоку, 4б – вид сверху; Казахстан, Мангистауская обл., разрез Тушыбек; нижний мел, альб. Обозначения: бдк – бороздчатый дорсальный край; в – вырост; зн – задний край носовой кости; гнк – грань носовой кости; ж – желоб для зубов; зп – задняя поверхность; м – мышелок; мг – медиальная грань; мф – медиальная фасетка; ок – орбитальный край; пф – предлобная фасетка; сг – скуловая грань; фкс – фасетка квадратно-скуловой кости.

#### Объяснение к таблице VII

Фиг. 1–4. *Platypterygius* sp. indet.: 1, 2 – экз. МОИКМ, № КП-7409/36–37, зубы из передней и средней частей челюсти; 3, 4 – экз. МОИКМ, № КП-7409/38–39, зубы из задней части челюстей (а – лингвально, б – лабиально, в – спереди, г – апикально, д – основание корня); Казахстан, Мангистауская обл., разрез Тушыбек; нижний мел, альб.

## The First Representative of the Ichthyosaur Genus *Platypterygius* from the Albian of Western Kazakhstan

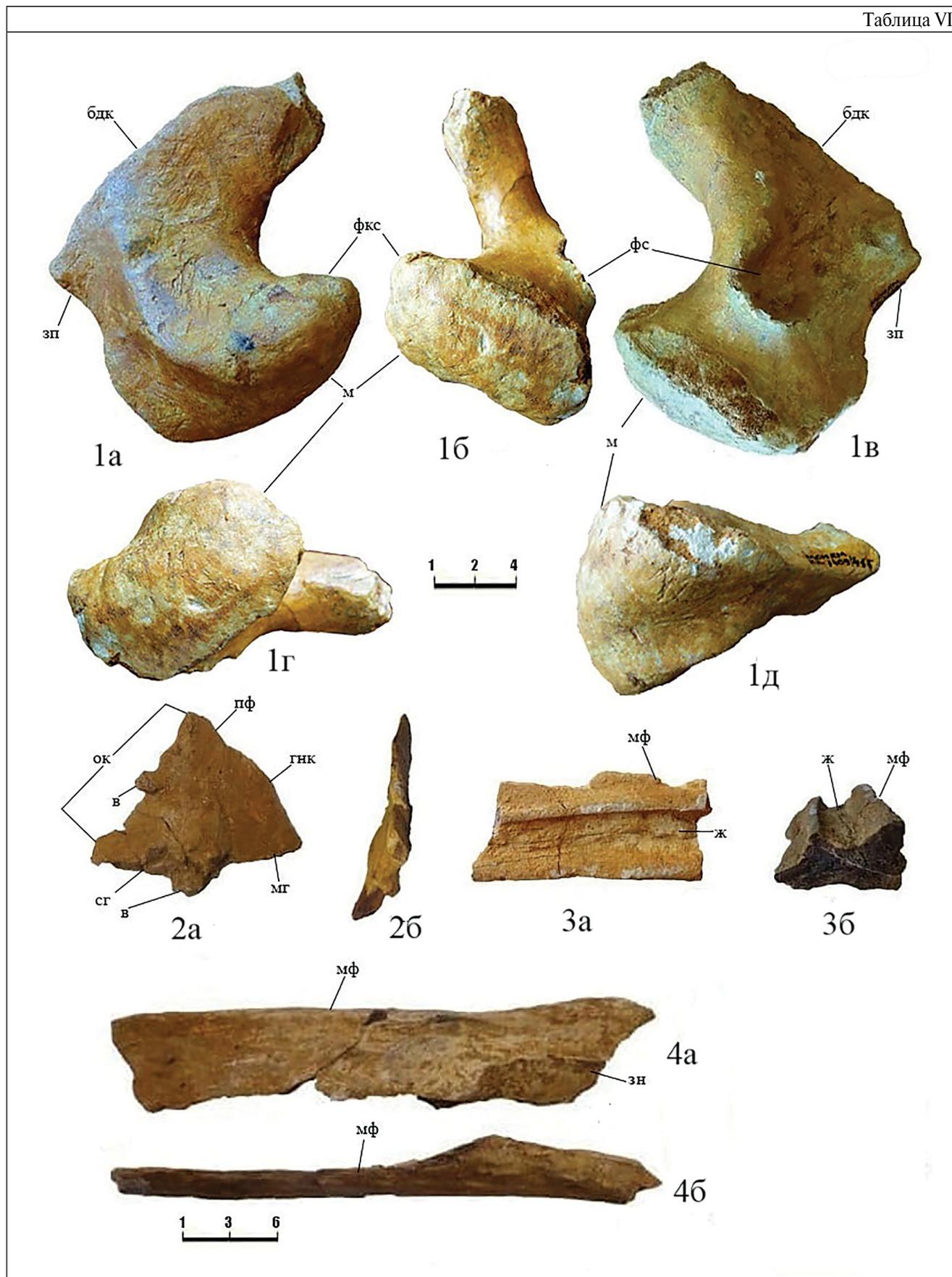
J. B. Yakupova<sup>1</sup>, K. M. Akhmedenov<sup>2</sup>

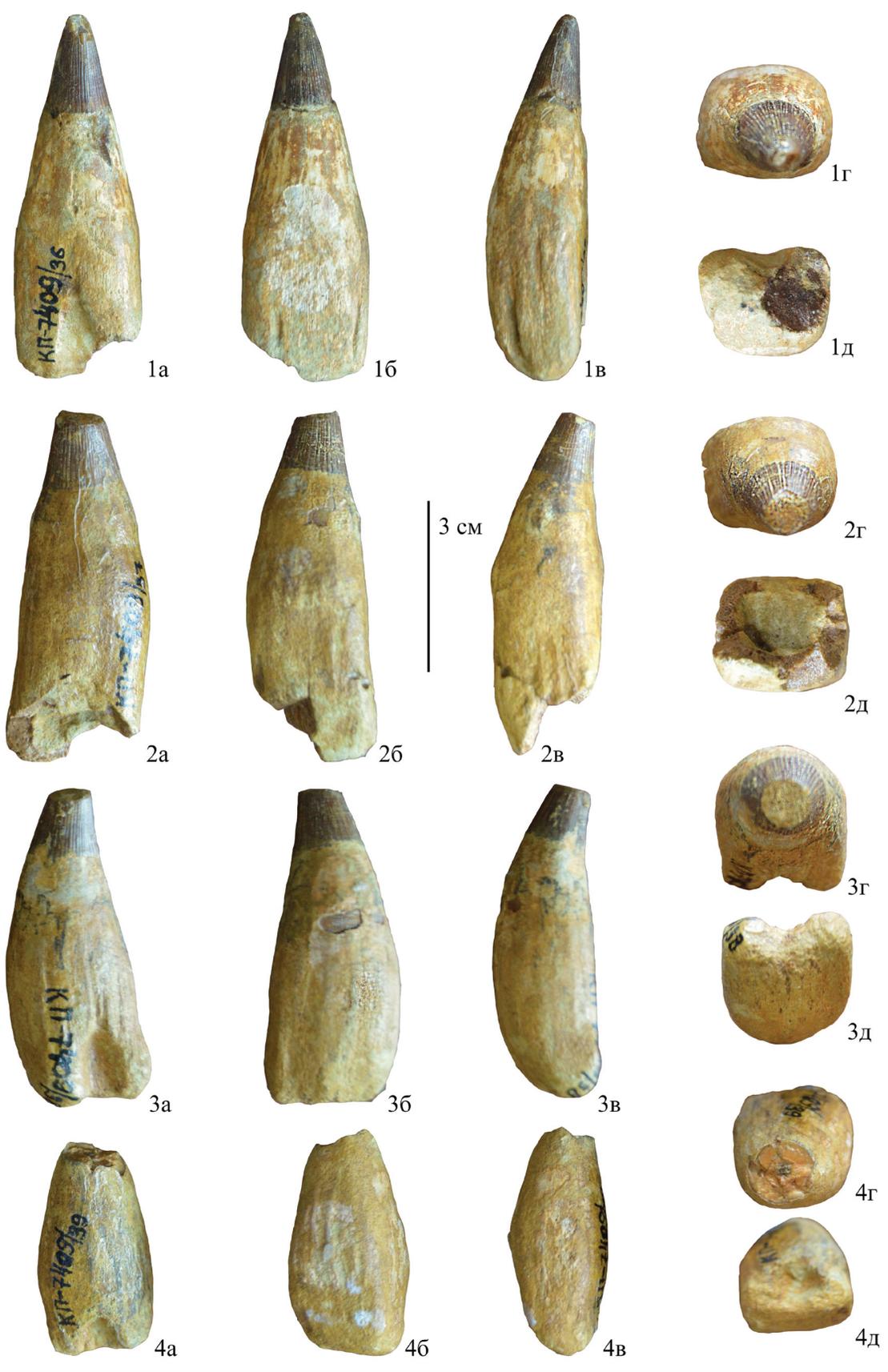
<sup>1</sup>Kazan (Volga Region) Federal University, Kazan, 420008 Russia

<sup>2</sup>M. Utemisov West Kazakhstan University, Uralsk, 090000 Kazakhstan

An ichthyosaur of the genus *Platypterygius* is described from the Upper Albian deposits of the Mangystau region of Western Kazakhstan. The material is unique in the degree of preservation of the vertebral column of 38 vertebrae, the atlas-axis complex, the frontal part of the skull, fragments of jaw bones, quadrate, teeth, fragments of neural arches and ribs. A number of features, such as a notch on the occipital surface, the articular condyle of the quadrate, the square root of the teeth in cross-section, allows its attribution to the genus *Platypterygius*.

**Keywords:** *Platypterygius*, Cretaceous, Albian stage, Western Kazakhstan, Mangyshlak





УДК 568.113.3:551.763.33(470.55/.58)

## МОЗАЗАВРИДЫ (SQUAMATA: MOSASAURIDAE) ВЕРХНЕГО МЕЛА ЮЖНОГО УРАЛА

© 2024 г. Д. В. Григорьев<sup>a, b, \*</sup>, Н. Г. Зверьков<sup>c</sup>, А. В. Никифоров<sup>d</sup>

<sup>a</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, 199034 Россия

<sup>b</sup>Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

<sup>c</sup>Геологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

<sup>d</sup>Клуб юных геологов-экологов им. Г.А. Сопочко, Орск, 462404 Россия

\*e-mail: grigoriev\_dmitry@mail.ru

Поступила в редакцию 19.12.2023 г.

После доработки 04.03.2024 г.

Принята к публикации 04.03.2024 г.

Изучение новых находок мозазаврид из Ижбердинского местонахождения (Южный Урал, Оренбургская обл.) позволило впервые установить для верхнего мела Оренбуржья присутствие мозазавров из подсемейств Mosasaurinae, Tylosaurinae и Plioplatecarpinae, в т.ч. представителей родов Mosasaurus, Prognathodon и Clidastes, известных из верхнего мела Северной Америки и Западной Европы. Интерес представляет обнаружение тилозаврина Taniwhasaurus, прежде известного из Новой Зеландии, Антарктики, Южной Африки и Японии. Таким образом, кампанская фауна мозазаврид Южного Урала является смешанной и включает в свой состав североамериканско–европейские и азиатско–тихоокеанские таксоны. Однако все находки мозазавров из Ижбердинского местонахождения можно определить лишь в открытой номенклатуре, что затрудняет подробные сравнения фаун. Ревизия типовой серии мозазавра *Liodon rhiraeus* Bogolubov, 1910 из Южного Урала показала, что в нее были также ошибочно включены кости плезиозавра. *Liodon rhiraeus* является *nomen dubium*. Типовой материал по этому виду определен как Tylosaurinae indet.

*Ключевые слова:* Mosasauridae, Taniwhasaurus, верхний мел, кампан, Южный Урал

DOI: 10.31857/S0031031X24040099, EDN: SDGNLC

### ВВЕДЕНИЕ

Мозазавриды — позднемеловые вторично-водные морские варанообразные ящерицы, остатки которых были обнаружены в отложениях древних эпиконтинентальных морей и на шельфах всех континентов, в т.ч. Антарктиды (Polcyn et al., 2014). В европейской части России и на смежных территориях обычны находки отдельных костей посткраниального скелета и зубов мозазаврид в кампанских и маастрихтских отложениях (Первушов и др., 1999; Григорьев, 2015). Наибольшее количество костных остатков мозазаврид из России было найдено на территории Поволжья — в Пензенской, Саратовской и Волгоградской областях (Storrs et al., 2000; Григорьев, 2015). За пределами этого региона находки носят единичный характер, за исключением Оренбургской области, где они были

обнаружены еще в конце XIX в. Впервые остатки мозазаврид на Южном Урале были отмечены еще Ф.Ю. Левинсоном-Лессингом (1891), проводившим геологические изыскания Губерлинских гор (Оренбургская обл.). В почвенном слое было найдено большое количество позвонков и костей “ископаемых гадов”, оказавшихся морскими рептилиями, в т.ч. мозазавридами. Место находки ему указал студент Московского университета П.С. Назаров, который впоследствии продолжил изыскания в этом районе, открыл ряд местонахождений и собрал большую коллекцию костей морских рептилий. Эту коллекцию позднее изучил и описал Н.Н. Боголюбов (1910, 1911, 1912). Кости морских рептилий были описаны из верхнемеловых отложений верховьев р. Киндерля (Коноплянка), а также верховьев р. Хмелевка, р. Каяла и близ дер. Верхненазаргулово Орловского уезда Оренбургской губернии

(ныне Гайский р-н Оренбургской обл.) (рис. 1). Материал из верховьев р. Киндерля, состоящий из сочленованной кости, спинного (шейного?) позвонка, двух хвостовых позвонков и “лопатки” мозазаврид, предварительно были отнесены к новому виду *Liodon (?) rhipaeus* Bogolubov, 1910 (Боголюбов, 1910). А.А. Ярков (1993) определил часть позвонков из коллекции Боголюбова как *Prognathodon* sp. Г. Стоппс с соавт. (Storrs et al., 2000) посчитали таксон “*Tylosaurus (Liodon) rhiphalus*” [sic!] не валидным.

Следующие находки костей рептилий на Южном Урале были сделаны лишь в 2012 г. В Орский клуб юных геологов поступило сообщение от работника карьера близ д. Ижберда (Гайский р-н Оренбургской обл.), что в нем при разработке бентонитовой глины были обнаружены ископаемые костные остатки. Этот карьер находится в непосредственной близости от упомянутых выше местонахождений (рис. 1). С тех пор участниками Орского клуба юных геологов на карьере регулярно ведутся мониторинг и полевые работы. Из данного местонахождения по неполному скелету был описан новый вид плезиозавра *Polycotylus sorozkoi* Efimov et al., 2016 (Ефимов и др., 2016; Zverkov et al., 2024), а также остатки костей динозавров (Аверьянов и др., 2021a; Скучас и др., 2022) и птерозавров (Аверьянов и др., 2021b, 2022). Помимо многочисленных остатков плезиозавров, хрящевых и костных рыб, за 10 лет была собрана коллекция и по мозазавридам.

Описанные ниже экземпляры хранятся в Орском геолого-минералогическом музее (ОШММ) при дворце пионеров и школьников г. Орска. Материалы, найденные Назаровым и описанные Боголюбовым (1910) хранятся в Государственном геологическом музее им В.И. Вернадского РАН (ГГМ) (г. Москва).

## ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ И ТАФНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ

Точное положение местонахождений из верховьев рр. Киндерля, Хмелевка, Каяла и Тукенбет (близ дер. Верхненазаргулово), из которых был собран материал П.С. Назаровым, неизвестно. На карте (рис. 1) точки местонахождений поставлены приблизительно исходя из привязок, указанных Боголюбовым (1910). Судя по геологической карте района, в долинах этих рек выходят отложения сантон–маастрихтского возраста (Лисов и др., 2017a–в). Исходя из геологического описания, можно предположить, что кости морских рептилий из этих местонахождений

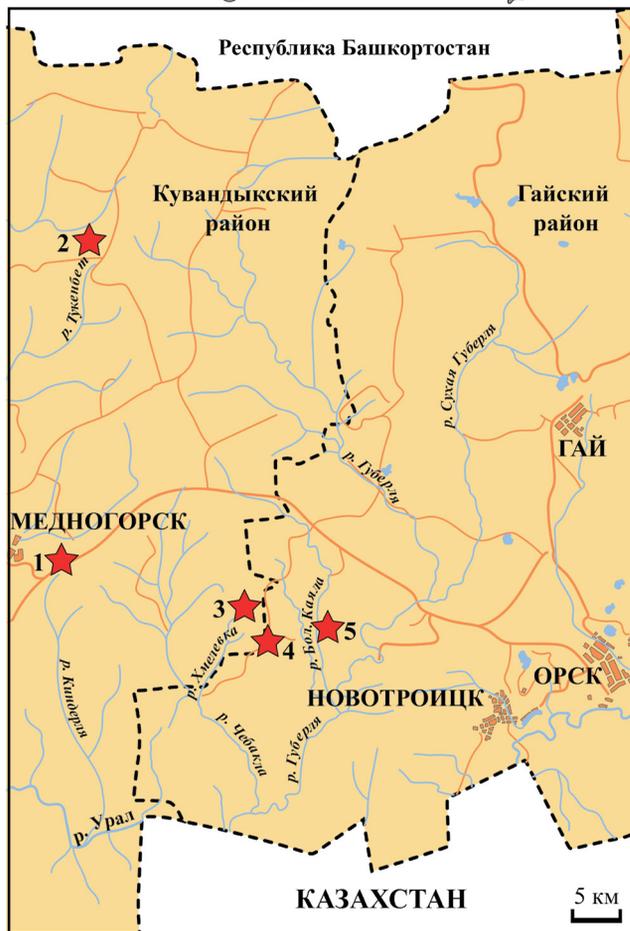
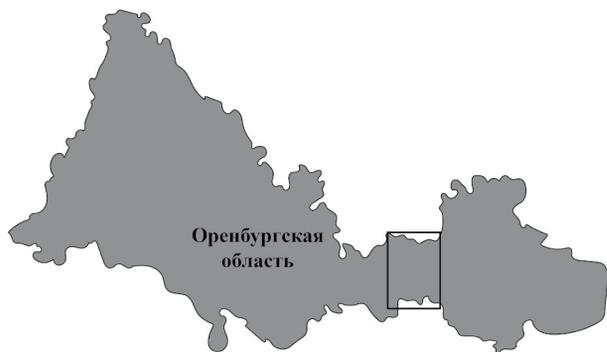


Рис. 1. Схема расположения известных позднемиоценовых местонахождений Оренбуржья. 1 – р. Киндерля; 2 – р. Тукенбет; 3 – р. Хмелевка; 4 – Ижбердинский карьер; 5 – р. Каяла.

происходят из того же слоя, что и в Ижбердинском карьере.

В разрезе костеносный слой непосредственно перекрывает немую толщу бентонитовых глин, добыча которых велась в Ижбердинском карьере. Костеносный слой представляет собой маломощную (0.2–1.2 м) толщу глауконитового песка с фосфоритом. Он залегает линзовидно и местами полностью выклинивается, перекрываясь почвенным слоем. В верхней

части костеносный слой бронирует фосфоритная плита мощностью до 0,3 м. Костные остатки сосредоточены главным образом в глауконитовом песке непосредственно под фосфоритной плитой, и зачастую они частично ею “срезаны”. В плите также попадаются фрагменты костей, но их сохранность значительно хуже. Выше плиты локально встречаются линзы карбонатных отложений с фрагментами губок и раковин и ядер моллюсков (белемниты, наутилиды, двусторчатые моллюски). Выше залегает почвенный слой. В геологической литературе вышеупомянутые толщи фигурируют под названиями “глауконит-терригенная” и “мергельно-глинистая”, и их возраст определяют по находкам белемнитов как кампан и маастрихт соответственно (Хабаков, 1959; Лисов и др., 2017а, б). Возраст фаунистического комплекса Ижбердинского местонахождения, изначально условно определенный как кампанский, позднее был уточнен по фауне эласмобранхий как раннекампанский (определения Е.В. Попова в: Ефимов и др., 2016) или позднесантонский–раннекампанский (Попов и др., 2021).

В Ижбердинском местонахождении встречаются остатки позвоночных нескольких типов сохранности. Преобладают изолированные кости и зубы, которые могут быть как хорошей, так и весьма посредственной сохранности, в т.ч. из-за сильной фрагментарности, окатанности и налипших фосфоритовых желваков. Нередки ассоциации костей, вплоть до значительных частей скелетов плезиозавров с частично сочлененными позвоночными столбами и костями поясов конечностей и свободных конечностей (Ефимов и др., 2016; Zverkov et al., 2023). Однако до сих пор не найдено ни одного фрагмента скелета мозазавра в сочленении. Во время раскопок 2022–2023 гг. в одном из раскопов было встречено довольно много (более 10) позвонков мозазавров, некоторые из которых расположены рядом друг с другом, но не в сочленении. Вероятно, подобные ассоциации могут указывать на принадлежность костей одной особи.

Ввиду того, что костеносный слой залегает неровно, линзовидно, местами то погружаясь, то поднимаясь, он иногда частично переходит непосредственно в почвенный слой. На сельскохозяйственных полях вокруг Ижбердинского карьера, даже на значительном удалении от него, нередко встречаются высыпки костных фрагментов. По-видимому, часть коллекции Назарова, судя по сохранности, была собрана именно из таких высыпок на полях. Это свидетельствует о чрезвычайно широком распространении

костеносных отложений и больших перспективах дальнейшей разработки местонахождения. В пользу перспективности этой территории на поиск морских позвоночных также говорит то, что костный материал обладает повышенным радиационным фоном (до 70–80 микрорентген в час), что позволяет производить поверхностное картирование скоплений костей радиометром (Никифоров и др., 2020).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В комплексе рептилий из Ижбердинского местонахождения нами установлены следующие таксоны мозазаврид: *Mosasaurus* sp., *Clidastes* sp., *Prognathodon* sp., *Taniwhasaurus* sp., *Mosasaurinae* indet., *Tylosaurinae* indet., *Plioplatecarpinae* indet. и *Mosasauridae* indet.

К роду *Mosasaurus* Conybeare, 1822 была отнесена единственная зубная коронка ОШММ № 148 (рис. 2). Эта коронка делится продольной кариной (режущей кромкой) на лингвальную и лабиальную стороны, при этом лингвальная поверхность имеет в поперечнике U – образную форму, лабиальная же менее выпуклая. Зуб слабо загибается назад и лингвально. Передняя и задняя карины имеют четкие зубчики. Бороздок или струек на поверхности коронок нет. Экз. ОШММ № 148 обладает рифлением зубной коронки (поверхность разбита фасетками), хоть и слабо выраженным – признаком, характерным для некоторых представителей подсемейства *Mosasaurinae* Gervais, 1853: *Mosasaurus*, *Clidastes* Cope, 1868 (Russell, 1967); *Tylosaurinae* Williston, 1895: *Tylosaurus* Marsh, 1872 (Bardet et al., 2006) и *Plioplatecarpinae* Dollo, 1884: *Platecarpus tympaniticus* Cope, 1869 и *P. planifrons* Cope, 1874 (Konishi et al., 2010). Представители *Plioplatecarpinae* и *Tylosaurinae* (вместе представляющие собой кладу *Russellosaurina* Polcyn et Bell, 2005) обладают базальными бороздками на лингвальной стороне (Polcyn, Bell, 2005), в отличие от экз. ОШММ № 148. От зубов рода *Clidastes* экз. ОШММ № 148 отличается наличием зубчиков на карине (Lindgren, Siverson, 2004; Leblanc et al., 2012). Основное отличие от зубов рода *Prognathodon* Dollo, 1889 – неравные лингвальная и лабиальная стороны и наличие рифления (Russell, 1967). Таким образом, данный зуб можно определить как *Mosasaurus* sp.

К роду *Clidastes* были отнесены зубные коронки ОШММ №№ 118, 135, 161 и грудной позвонок ОШММ № 133 (рис. 3). Зубные коронки латерально сжаты, лингвальная поверхность немного более выпуклая, нежели лабиальная.

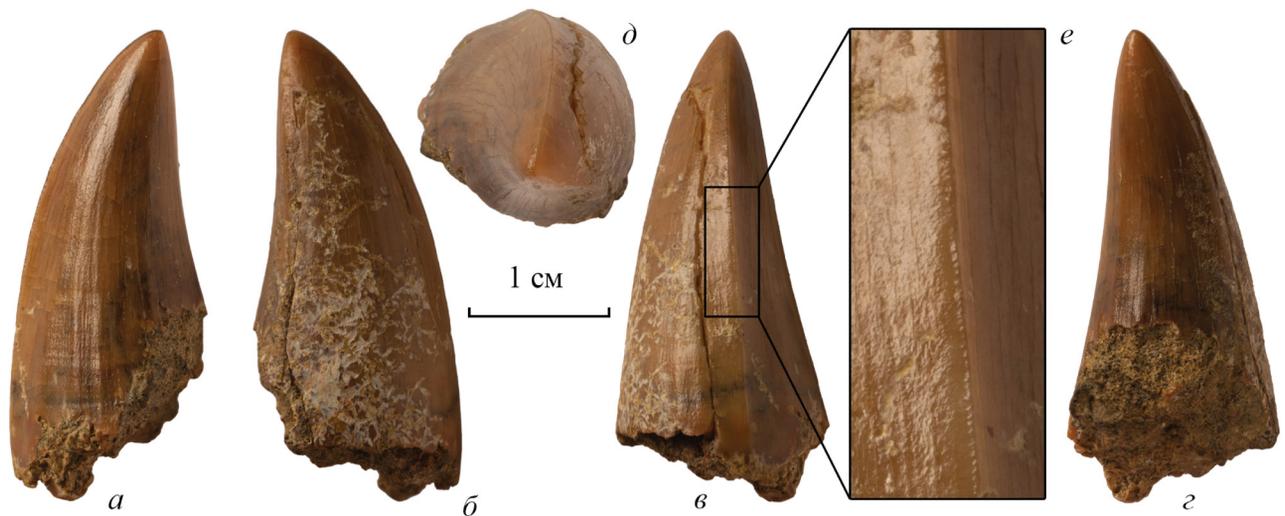


Рис. 2. Зубная коронка *Mosasaurus* sp., экз. ОШММ № 148: *a* – лингвальный вид, *б* – буккальный вид, *в* – вид спереди, *г* – вид сзади, *д* – вид с апикальной стороны, *е* – увеличенный фрагмент, показывающий зубчики на карине; Россия, Оренбургская обл., Ижбердинский карьер; верхний мел, нижний кампан.

Коронки у экз. ОШММ №№ 118 и 161 слегка загибаются назад и лингвально. Передняя и задняя карины четкие, без зубчиков. На поверхности коронок отсутствует рифление, бороздки или струйки. Зубы, принадлежащие роду *Clidastes*, очень схожи с *Mosasaurus*. Основное различие заключается в менее выраженном рифлении и отсутствии зубчиков на карине (Bell, 1997; Lindgren, Siverson, 2004).

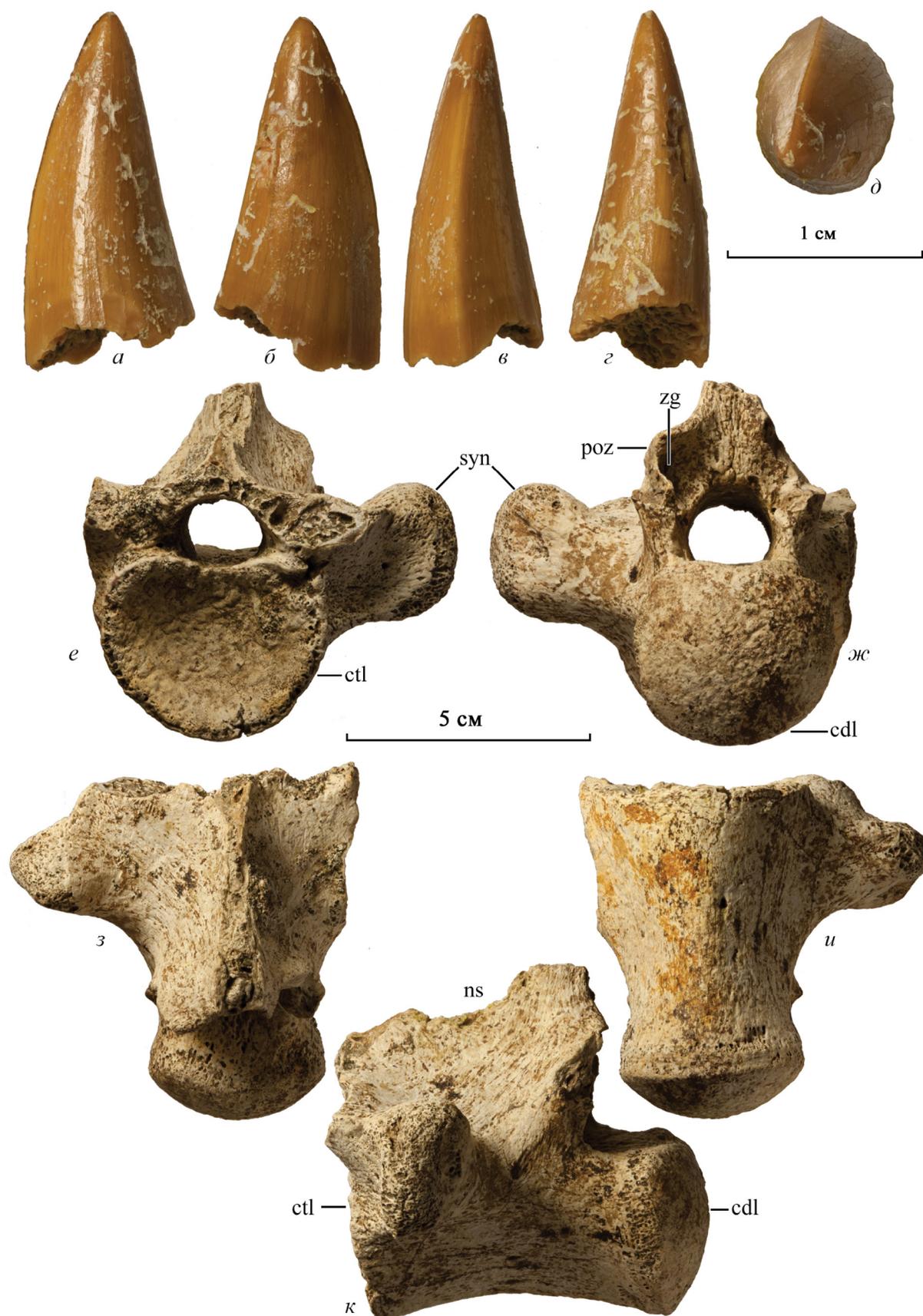
Грудной позвонок ОШММ № 133 обладает округлым мышелком: ширина мышелка незначительно превышает его высоту (41 мм на 38 мм). Почти круглые мышелки на спинных позвонках присущи представителям подсемейства *Mosasaurinae* (Bell, 1997) [за исключением рода *Dallasaurus* (Bell, Polcyn, 2005)] и роду *Tylosaurus* (Russell, 1967). Спинномозговой канал слабо сжат дорсовентрально. Поперечные отростки расположены ближе к передней части тела позвонка и имеют вертикальную ориентацию, на основании чего позвонок можно отнести к грудному отделу. Присутствует гребень, соединяющий боковые и передние сочленовные отростки. На невральном дуге сзади сохранилась ямка дополнительного сочленения – зигосфен. Зигантры обломаны. Наличие зигосфена и зигантра

отличает позвонки рода *Clidastes* от таковых *Mosasaurus* и *Tylosaurus*, у которых они отсутствуют (Leblanc et al., 2012). По совокупности признаков этот материал можно отнести к *Clidastes* sp.

К роду *Prognathodon* отнесены зубные коронки ОШММ №№ 105, 106, 119 и 120 (рис. 4). Зубные коронки овальные в сечении. Лабиальная и лингвальная карины делят зуб на приблизительно равные части. Карины покрыты зубчиками. Наклон в лингвальном направлении минимальный. Задний край вертикальный и ровный. Поверхность коронок не имеет рифления, но обладает морщинистой или бугристой поверхностью. На основании этих признаков зубные коронки можно с уверенностью отнести к роду *Prognathodon* (Palci et al., 2014).

Зубные коронки *Mosasaurinae* indet. ОШММ №№ 138 и 139 представлены только вершинами с четкой передней и слабо различимой лабиальной каринами. Таким образом, обе зубные коронки делятся каринами на два сектора по 90° и 270°. Наиболее вероятно, что эти зубы принадлежали представителю рода *Mosasaurus*, т.к. именно передние зубы у этого рода обладают подобной асимметрией лабиальной и лингвальной сторон (у *Clidastes* эта асимметрия выражена

Рис. 3. *Clidastes* sp.: *a–д* – зубная коронка, экз. ОШММ № 118: *a* – лингвальный вид, *б* – буккальный вид, *в* – вид спереди, *г* – вид сзади, *д* – вид с апикальной стороны; *е–к* – грудной позвонок, экз. ОШММ № 133: *е* – вид спереди, *ж* – вид сзади, *з* – дорсальный вид, *и* – вентральный вид, *к* – латеральный вид; Россия, Оренбургская обл., Ижбердинский карьер; верхний мел, нижний кампан. Обозначения: *cdl* – задняя сочленовная поверхность позвонка; *ctl* – передняя сочленовная поверхность позвонка; *ps* – остистый отросток; *poz* – задний сочленовный отросток позвонка, постзигапофиз; *sup* – боковой отросток позвонка; *zg* – зигантр.





**Рис. 4.** Зубная коронка *Prognathodon* sp., экз. ОШММ № 105: *а* – лингвальный вид, *б* – буккальный вид, *в* – вид спереди, *г* – вид сзади, *д* – вид с апикальной стороны; Россия, Оренбургская обл., Ижбердинский карьер; верхний мел, нижний кампан.

в меньшей степени) (Lindgren, Siverson, 2004). Тем не менее, на карине зубов отсутствуют зубчики, характерные для *Mosasaurus*. По этой причине зубы определены только как *Mosasaurinae* indet.

Несколько зубных коронок (ОШММ №№ 102, 103, 113, 114, 115, 134, 140–147, 162, 163; рис. 5) отнесены к роду *Taniwhasaurus* Nestor, 1874 (подсемейство *Tylosaurinae* Williston, 1897). Зубные коронки ОШММ №№ 144–146 были найдены в ассоциации и, по всей видимости, принадлежали одной особи. Как и зубные коронки *Mosasaurinae* indet. и особенно *Mosasaurus* sp., зубные коронки разделены продольной кариной на лингвальную и лабиальную стороны, при этом лингвальные поверхности более выпуклые, нежели лабиальные. Зубные коронки слабо загибаются назад и лингвально. Условно можно выделить два морфотипа зубных коронок – сравнительно тонкие и вытянутые, например, экз. ОШММ № 102 (рис. 5, *а–д*), и имеющие широкое основание, например, экз. ОШММ № 163 (рис. 5, *е–и*). На поверхности у зубных коронок в разной степени выражено рифление. Чем крупнее зубная коронка, тем более выражено рифление. Поверхности коронок у основания покрыты неглубокими бороздками, расположенными через равные промежутки, исчезающими ближе к вершине. С лингвальной стороны они проявлены сильнее. Эти признаки позволяют с уверенностью отнести материал к представителям клады *Russellosaurina* (*Plioplatecarpinae* + *Tylosaurinae*) (Polcyn, Bell, 2005). Из сравнения можно исключить всех

представителей подсемейства *Plioplatecarpinae*, т.к. их зубные коронки практически круглые в сечении, без рифления и имеют гораздо более выраженный изгиб назад и в лингвальном направлении (Russell, 1967). У всех зубных коронок из Ижбердинского карьера, отнесенных к представителям *Tylosaurinae* indet., на каринах отсутствуют зубчики. У большинства представителей подсемейства *Tylosaurinae* на каринах присутствуют зубчики (Lindgren, 2005; Jiménez-Huidobro, Caldwell, 2016; Jiménez-Huidobro et al., 2016, 2018), исключение составляют представители рода *Taniwhasaurus*. Рифление на зубных коронках отсутствует у *Taniwhasaurus antarcticus* Novas et al., 2002 (Fernandez, Martin, 2009), но имеется у японского таксона *T. mikasaensis* (Caldwell et al., 2008). Материал из Ижбердинского карьера наиболее близок по морфологии к *T. mikasaensis*, однако мы не считаем возможным давать однозначное видовое определение по зубным коронкам.

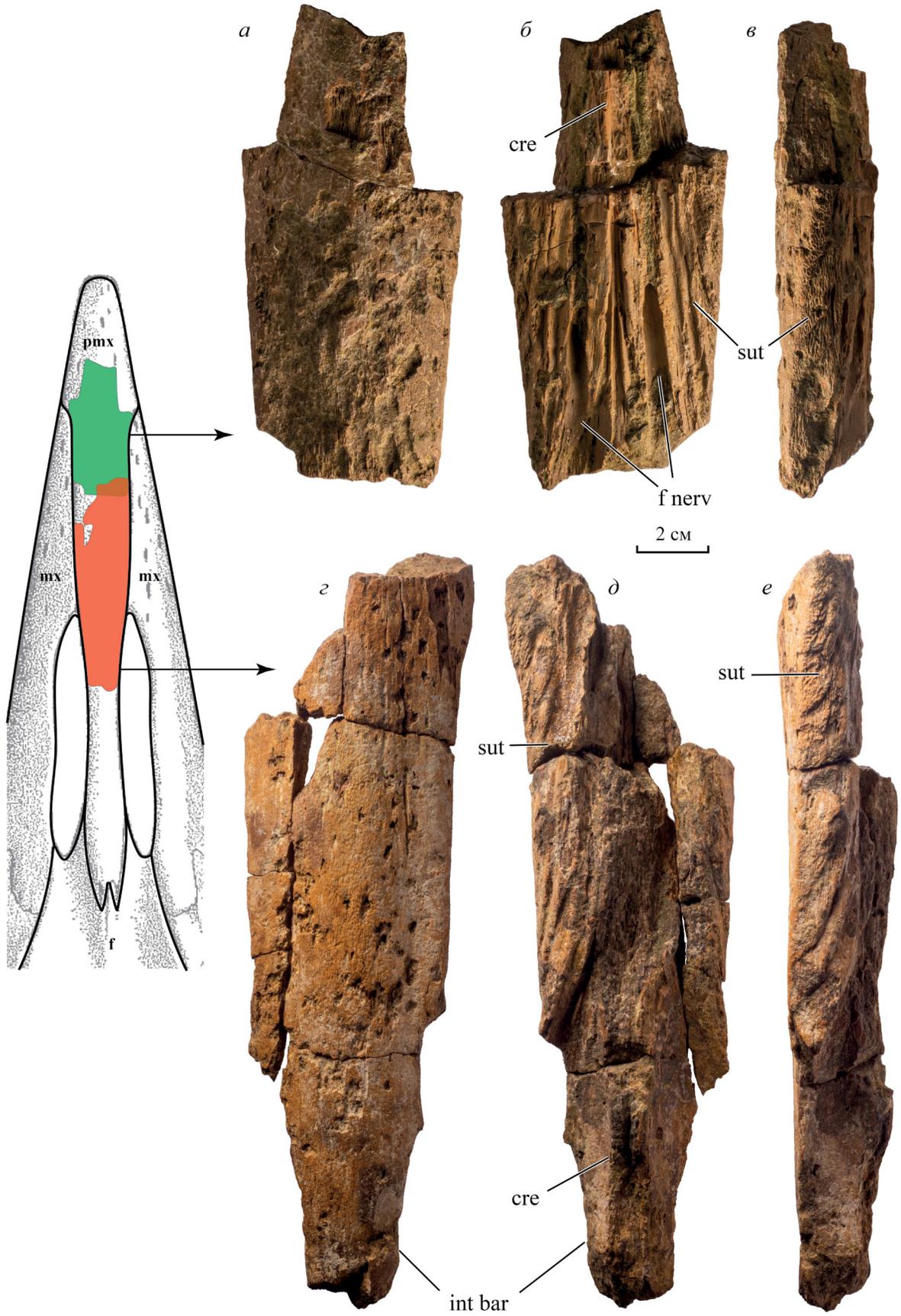
До уровня подсемейства *Tylosaurinae* были определены два фрагмента предчелюстной кости ОШММ №№ 112 и 132 (рис. 6), птеригоидный зуб ОШММ № 104 (рис. 7, *а–е*) и хвостовые постпигальные позвонки ОШММ №№ 6, 16, 32, 67, 69, 70, 71, 90/2, 149, 150 и ГГМ-1448-03 (рис. 7, *ж–к*). Несущие зубы части обеих предчелюстных костей и задние части внутриносовых перегородок, примыкающие к лобным костям, не сохранились. Экз. ОШММ № 112 представляет собой передний фрагмент предчелюстной кости, и на ней, в отличие от экз. ОШММ № 132, на вентральной поверхности по бокам



**Рис. 5.** Зубные коронки *Taniwhasaurus* sp.: экз. ОШММ № 102 (а–д) и экз. ОШММ № 163 (е–и): а, е – лингвальный вид; б – буккальный вид; в, ж – вид спереди; з – вид сзади; г, и – вид с апикальной стороны; д – вид на полость пульпы; Россия, Оренбургская обл., Ижбердинский карьер; верхний мел, нижний кампан.

от центрального гребня сохранились крупные отверстия для выхода ветвей верхнечелюстного нерва ( $V_2$ ). С другой стороны, у экз. ОШММ № 132, в отличие от экз. ОШММ № 112, сохранился передний конец внутриносовой перегородки. Вентральная поверхность обеих костей частично эродирована. Экз. ОШММ № 112 и ОШММ № 132 незначительно различаются в размере, что не позволяет сделать предположение, что они принадлежат одной предчелюстной кости. Латеральные края костей, содержащие протяженные фасетки для контакта с верхнечелюстными костями, практически параллельны друг другу, поэтому общая форма костей

с дорсальной стороны прямоугольная. У большинства мозазаврид эти края сравнительно короткие и сходятся под углом от  $35^\circ$  до  $65^\circ$ ; так, для *Mosasaurus hoffmannii* Mantell, 1829 и *Platycarpus tympaniticus* угол схождения приблизительно равен  $35^\circ$  (Williston, 1898; Lingham-Soliar, 1995). Таким образом, у большинства мозазаврид форма предчелюстной кости соответствует перевернутому треугольнику. Исключение составляют *Tylosaurus proriger* Cope, 1869 (Russell, 1967, рис. 92), *T. peminensis* Nicholls, 1988 (Bullard, Caldwell, 2010, рис. 1B), *T. nepaeolicus* Cope, 1874 (Jiménez-Huidobro et al., 2016, рис. 1B), *T. saskatchewanensis* (Jiménez-Huidobro



et al., 2018, рис. 2), *Taniwhasaurus oweni* Hector, 1874 (Caldwell et al., 2005, рис. 5) и, в меньшей степени, *T. antarcticus* (Fernandez, Martin, 2009, рис. 2А). Для определения ближе, чем *Tylosaurinae* indet. признаков недостаточно.

Птеригоидный зуб ОШММ № 104 в сечении у основания практически круглый (рис. 7, а–е). Поверхность зубной коронки гладкая, за исключением отчетливых струек (тонких параллельных друг другу валиков), расположенных от основания до вершины зуба на заднелингвальной поверхности. В верхней части зуб резко загибается назад. От крыловидных зубов родов *Mosasaurus*, *Prognathodon* и *Plioplatecarpus* экз. ОШММ № 104 отличается отсутствием передней и задней карины. Передние и задние карины также отсутствуют у тилозаврин, но у последних, однако, могут быть неотчетливые латеральные карины, не наблюдаемые у экз. ОШММ № 104 (возможно, из-за особенностей сохранности). Также описываемый материал можно отнести к тилозавринам по наличию бороздок сзади (Lindgren, Siverson, 2007).

Постпигальные позвонки имеют треугольную, грушевидную или овальную форму тела позвонка в поперечном сечении, в зависимости от положения в позвоночном столбе. Поперечные отростки на передних постпигальных позвонках занимают передне-латеральное положение, их основания занимают около 2/3 от длины тела позвонка и имеют овальную форму. Поперечные отростки на задних постпигальных позвонках имеют переднее латеральное положение, они располагаются примерно на середине тела позвонка; основания поперечных отростков округлые и занимают менее четверти от всей длины тела позвонка. Гемальные дуги не прирастают к телам позвонков. Отростки для причленения гемальной дуги располагаются сзади на вентральной стороне тела позвонка и представляют собой округлые выросты со впадинами посередине. По этому признаку позвонки можно отнести к кладе *Russellosaurina* (Polcyn, Bell, 2005). Представителей подсемейства *Plioplatecarpinae* можно исключить, т.к. у них высота постпигальных и терминальных позвонков более чем в 1.5 раза превышает длину (Konishi, Caldwell, 2011), тогда как в изученном

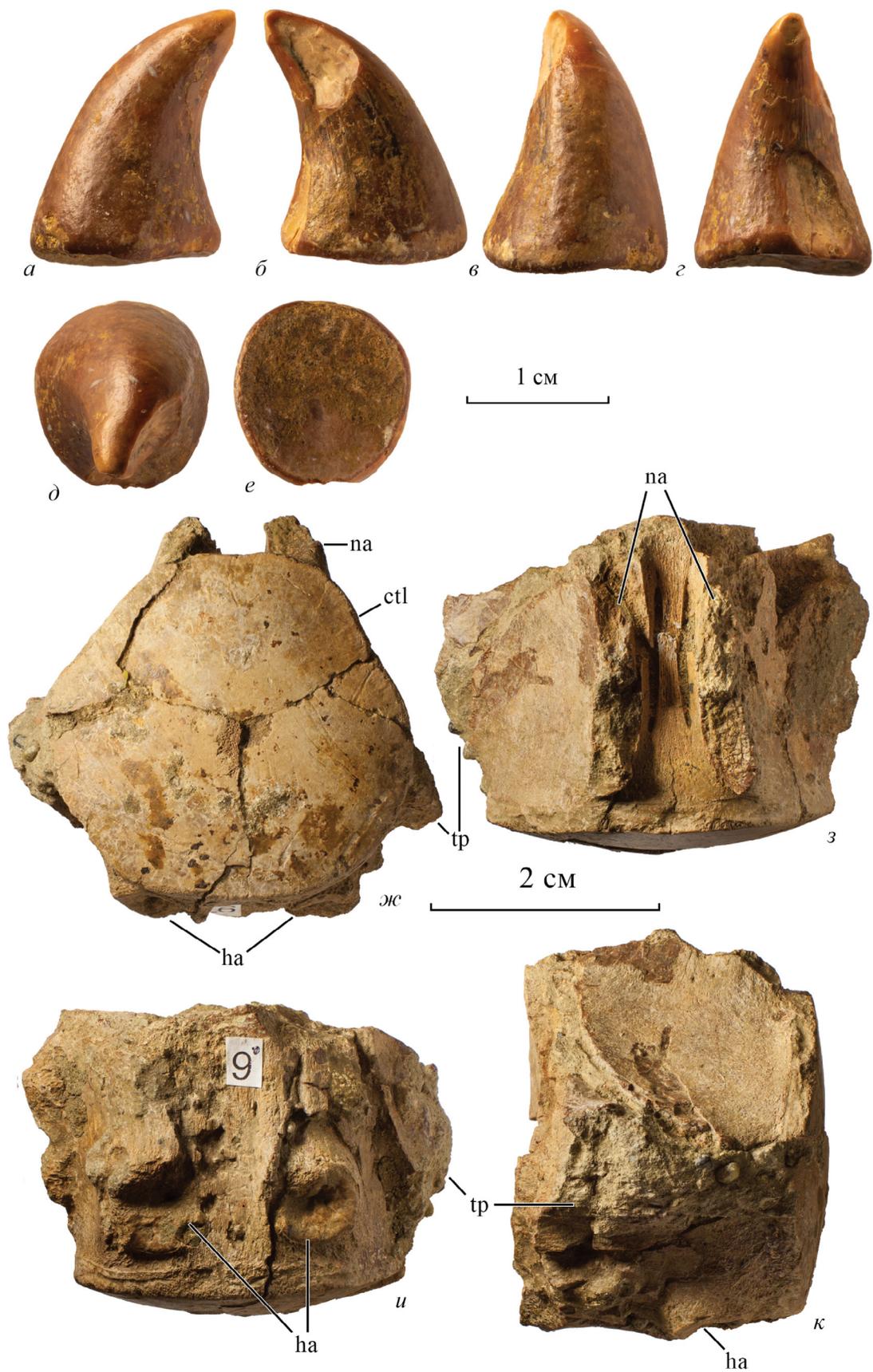
материале это соотношение равняется примерно 1.2. За неимением иных отличительных признаков отнести материал к одному из вышеназванных родов не представляется возможным.

Подсемейство *Plioplatecarpinae* в изученном материале представлено зубными коронками ОШММ №№ 1, 107, 109, 110, 116, 117, 150, 151, 165 (рис. 8, а–д), вторыми шейными позвонками ОШММ №№ 75 и 156 (рис. 8, е–к) и последующими шейными ОШММ №№ 101, 152, 153, 154, 155 (рис. 9, 10) и спинным ОШММ № 55 позвонками. В поперечнике зубы имеют эллиптическую до практически круглой форму, сама коронка имеет форму, близкую к конической. Зубные коронки тонкие, удлиненные и загнутые назад и в лингвальном направлении. Зубные коронки разделены на примерно равные лабиальную и лингвальную стороны передней и задней каринами, рифление отсутствует. Карины не имеют зубчиков. У основания коронки с лингвальной и в некоторых случаях лабиальной (напр., ОШММ № 107) стороны имеются четко выраженные бороздки, занимающие от 1/3 до всей высоты коронки зуба. На основании этих признаков зубные коронки можно отнести к представителям подсемейства *Plioplatecarpinae* (Jagt et al., 2005; Konishi, Caldwell, 2011).

Вторые шейные позвонки (эпистрофеи) принадлежали особям разного возраста (экз. ОШММ № 75 принадлежит более молодой особи). Задняя сочленовная поверхность имеет форму овала, ширина превышает высоту в 1.5 раза, что характерно для рода *Platecarpus* (Russell, 1967) и других представителей подсемейства *Plioplatecarpinae*, таких как *Latoplatecarpus nichollsae* Cuthbertson et al., 2007 (Konishi, Caldwell, 2011) или *Plioplatecarpus primaevus* Russell, 1967 (Holmes, 1996). Передняя сочленовная поверхность по форме ближе к прямоугольнику. К ней с вентральной стороны примыкает сравнительно крупная треугольная фасетка для контакта с интерцентром атланта, по площади занимающая около половины передней сочленовной поверхности. С латеральных сторон к передней сочленовной поверхности примыкают две треугольные фасетки для соединения с невралью дугой атланта.

←  
**Рис. 6.** Предчелюстные кости *Tylosaurinae* indet.: экз. ОШММ № 112 (а–в) и экз. ОШММ № 132 (г–е): а, г – дорсальный вид; б, д – вентральный вид; в, е – латеральный вид; Россия, Оренбургская обл., Ижбердинский карьер; верхний мел, нижний кампан. Обозначения: *se* – вентральный гребень, *f* – лобная кость, *f nerv* – ветви лицевого нерва, *int bar* – внутриносовая перегородка предчелюстной кости, *mx* – верхнечелюстная кость, *pmx* – предчелюстная кость, *sut* – предчелюстно-челюстная шовная поверхность.

За основу схематического изображения передней части черепа мозазавра взят череп *Tylosaurus proriger* (по: Russell, 1967, с изменениями).



Шейные и спинные позвонки также имеют характерное для *Plioplatecarpinae* дорсовентральное сжатие. У рода *Halisaurus* Marsh, 1869 (Caldwell, Bell, 1995) дорсовентральное сжатие проявлено гораздо сильнее. Судя по положению и форме боковых отростков и размеру ножки для соединения с гипапофизом, экз. ОШММ №№ 101 и 155 (рис. 9) являются передними шейными позвонками, а экз. ОШММ №№ 152, 153, 154 (рис. 10) — задними. У экз. ОШММ № 101 на сохранившемся боковом отростке присутствует ярко выраженная бугристость. У экз. ОШММ № 153 на заднем левом сочленовном отростке сохранилась ямка зигантра, на основании чего из сравнения был исключен род *Plioplatecarpus*, у которых зигосфены и зигантры отсутствуют (Russell, 1967). Передние сочленовные отростки длинные и массивные. У экз. ОШММ № 155 сохранился гипапофиз с треугольной ямкой, характерной для *Latoplatecarpus willistoni* (Konishi, Caldwell, 2011), *Ectenosaurus* Russell, 1967 и *Platecarpus* (Russell, 1967). Имеющихся признаков недостаточно для определения этого материала до рода.

До уровня семейства *Mosasauridae* Gervais, 1853 были определены зубы ОШММ №№ 121–131, 161, 164, 165–167, шейный позвонок ОШММ № 9, интерцентр атланта ОШММ № 158 (рис. 11), спинные позвонки ОШММ №№ 17, 23, 31, 39, 41, 78, 92, 136, 137, 159 (рис. 12), туловищный позвонок ГГМ 1448-04, хвостовые постпигальные позвонки ОШММ №№ 40 и 157, хвостовые терминальные позвонки ОШММ №№ 58 и 157 (рис. 13, *a–d*), хвостовые позвонки ОШММ № 156 (рис. 13, *e–k*) и ГГМ 1448-02, и фрагмент синапофиза ОШММ № 76. В большинстве случаев вышеописанный материал слишком фрагментарен для более детального определения. Например, позвонки с сохранившимися практически круглыми мышелками могут принадлежать как роду *Clidastes*, так и *Mosasaurus*, и *Tylosaurus* (Russell, 1967). Некоторые костные элементы не несут на себе достаточного числа диагностических признаков, например, синапофиз или интерцентр эпистрофея.

## ОБСУЖДЕНИЕ

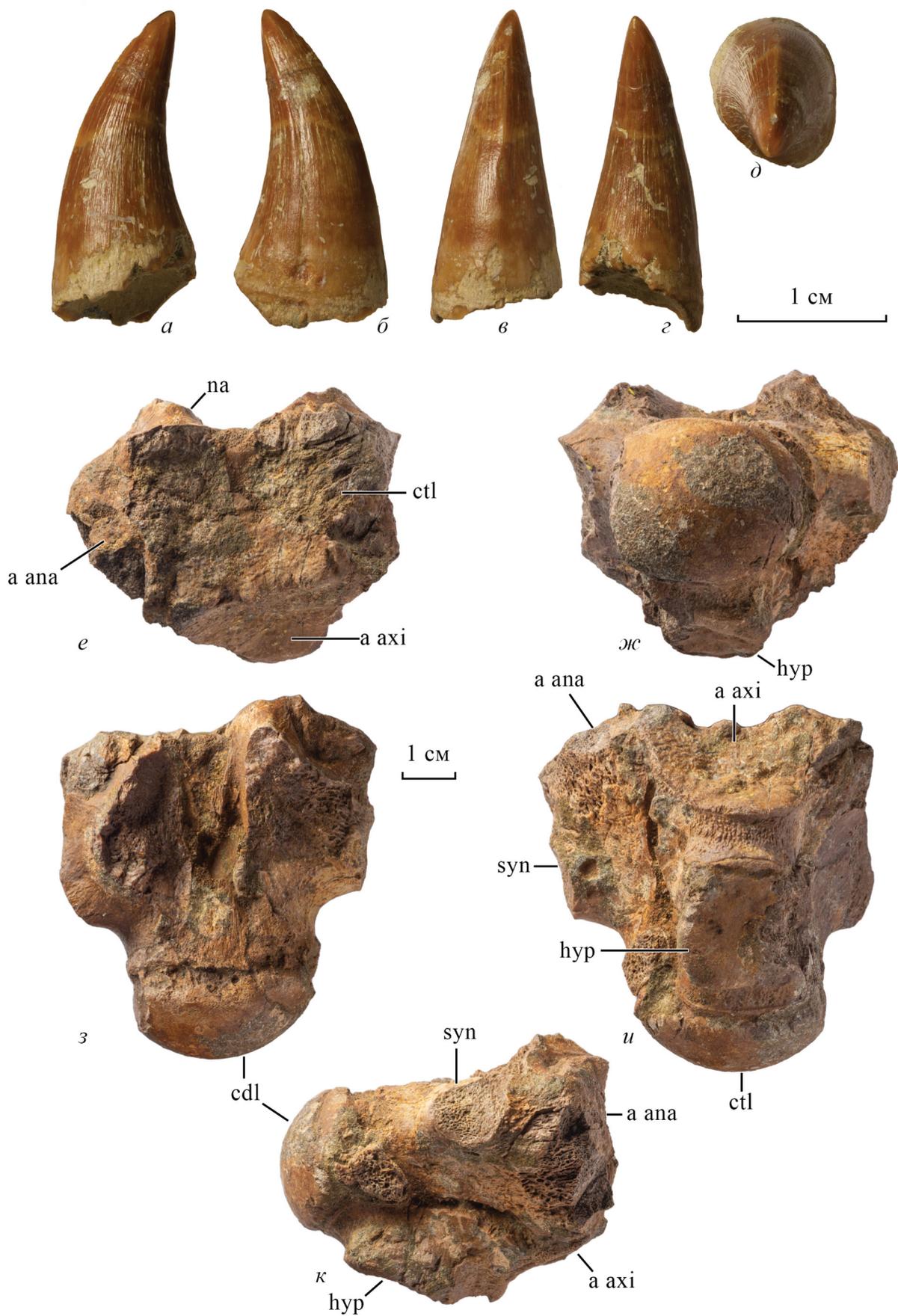
Впервые для территории России по зубным коронкам установлено присутствие рода *Taniwhasaurus*. Изначально этот род был описан из нижнего—среднего кампана Новой Зеландии (*T. oweni*) (Caldwell et al., 2005) и верхнего кампана Антарктиды (*T. antarcticus*) (Novas et al., 2002) (рис. 14). Дж. Мартин и М. Фернандес (Martin, Fernández, 2007) предполагали, что *Taniwhasaurus* был эндемичным для Уэдделлевы провинции южного полушария (Zinsmeister, 1982; Martin, Fernández, 2007), однако это предположение не подтвердилось после описания *T. mikasaensis* из верхнего сантона — нижнего кампана Японии (Caldwell et al., 2008) и переопределения *Tylosaurus capensis* как *Taniwhasaurus* sp. из сантона Южной Африки (Jiménez-Huidobro, Caldwell, 2019). Материал из Ижбердинского карьера также свидетельствует о широком распространении этого таксона.

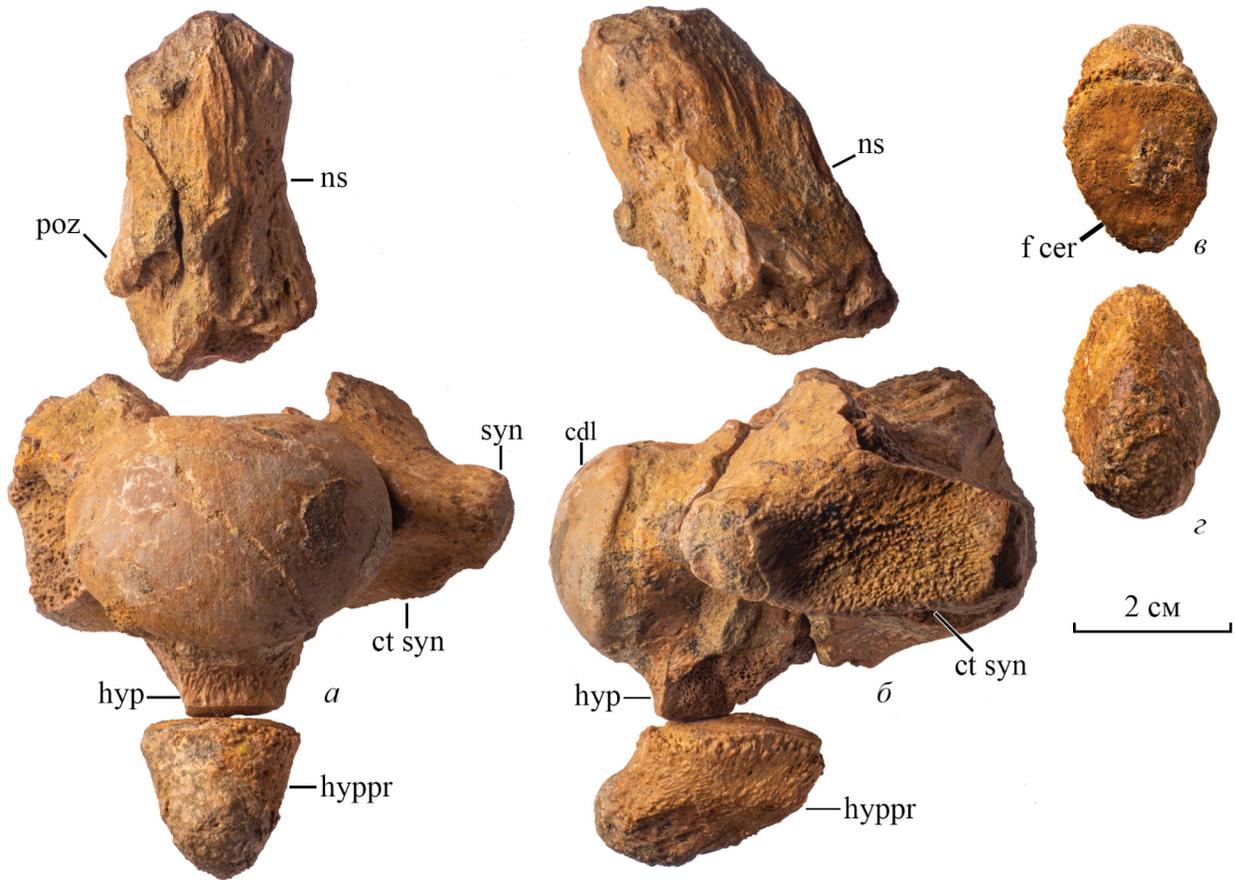
Среди всего собранного материала не были идентифицированы остатки, которые могли бы принадлежать гораздо более распространенному роду *Tylosaurus*. Весь материал из Ижбердинского карьера, отнесенный к *Tylosaurinae* indet. (предчелюстные кости, птеригойдный зуб и хвостовые позвонки) по имеющимся морфологическим признакам не противоречит морфологическому описанию рода *Taniwhasaurus*, но имеющихся признаков недостаточно для отнесения к данному роду.

Материал, состоящий из сочленовной кости, трех позвонков и лопатки, описанный Боголюбовым (1910) как новый вид *Liodon* (?) *rhiraeus*, вызвал сомнение в принадлежности к одному таксону еще у автора оригинальной статьи: “... Все кости мы условно относим к одному виду <...> описываемые нами остатки мозазавров, несмотря на большое количество их, быть может и не принадлежат одному виду или принадлежат экземплярам различных возрастов” (Боголюбов, 1910, с. 10).

Систематическое положение рода *Liodon* (= *Leiodon* Agassiz, 1846) на данный момент не до конца ясно. Одни исследователи считают его валидным (Palci et al., 2014), другие — синонимом рода *Mosasaurus* (Smith-Woodward, 1889; Dollo, 1924) или *Prognathodon* (Schulp et al., 2008). Однако, Боголюбов, судя по всему, имел

**Рис. 7.** *Tylosaurinae* indet.: *a–e* — птеригойдный зуб, экз. ОШММ № 104: *a* — лингвальный вид, *b* — буккальный вид, *c* — вид спереди, *d* — вид сзади, *e* — вид с апикальной стороны, *f* — вид на полость пульпы; *ж–к* — хвостовой постпигальный позвонок, экз. ОШММ № 6: *ж* — вид сзади, *з* — дорсальный вид, *и* — вентральный вид, *к* — латеральный вид; Россия, Оренбургская обл., Ижбердинский карьер; верхний мел, нижний кампан. Обозначения: *ctl* — передняя сочленовная поверхность позвонка, *ha* — гемальная дуга, *na* — невральная дуга, *tr* — поперечный отросток.





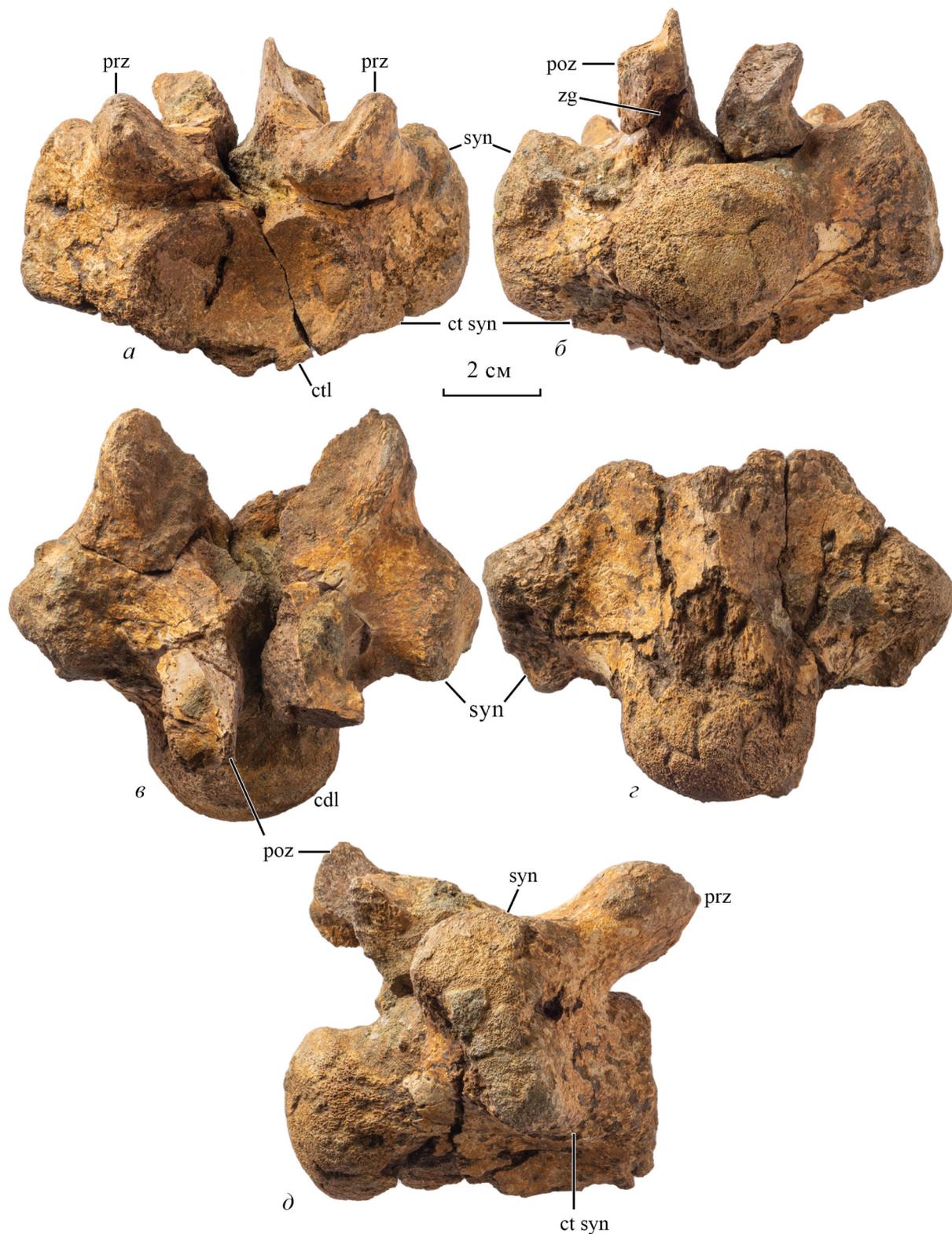
**Рис. 9.** Передний шейный позвонок *Plioplatecarpinae* indet., экз. ОШММ № 101: *a* – вид спереди, *б* – латеральный вид, *в* – дорсальный вид на ножку гипапофиза, *г* – вентральный вид на ножку гипапофиза; Россия, Оренбургская обл., Ижбердинский карьер; верхний мел, нижний кампан. Обозначения: *cdl* – задняя сочленовная поверхность позвонка, *ct syn* – гребень между передней сочленовной поверхностью позвонка и боковым отростком, *f cer* – фасетка для соединения с шейным позвонком, *hyp* – гипапофиз, *hyppr* – ножка гипапофиза, *roz* – задний сочленовный отросток позвонка, *syn* – боковой отросток позвонка.

в виду род *Tylosaurus*, поскольку в своей работе при сравнении ссылается на таксоны *Liodon dyspelor* Cope, 1871 и *L. peraeolicus* Cope, 1874. *Liodon dyspelor* в настоящее время считается синонимом *Tylosaurus profiger*, а *Liodon peraeolicus* – валидным видом рода *Tylosaurus* (Russell, 1967).

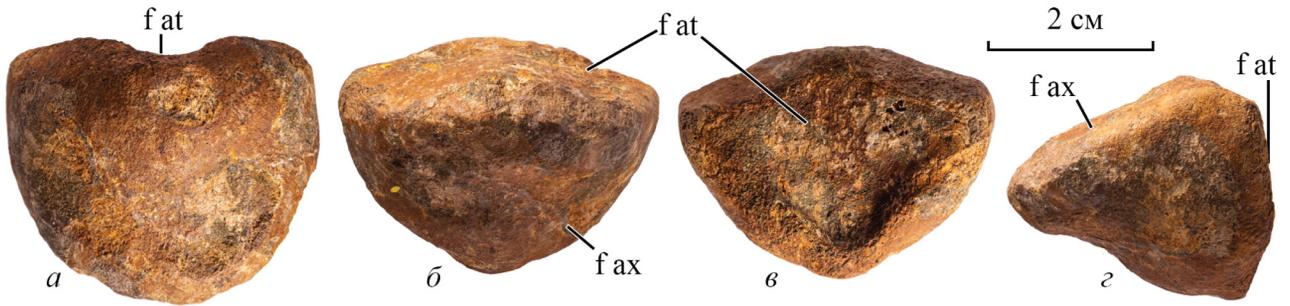
При изучении коллекции Назарова Боголюбов установил, что “мозазаврам принадлежит три позвонка и суставная часть обломанной широкой кости, которая может быть *scapula*” (Боголюбов, 1910, с. 9). Также он посчитал, что “по-видимому, к этой же коллекции из Орского

уезда принадлежит *articulare* мозазавра, находившаяся в Музее Геологического Кабинета среди костей из курского саморода и попавшая туда, я полагаю, по ошибке. Эта последняя кость довольно хорошей сохранности и по цвету несколько темнее других оренбургских костей” (Боголюбов, 1910, с. 9). Действительно, сохранность этой последней кости (ГГМ 1448-05) отличается от всех других костей из коллекции Назарова, но при этом она идентична костям из кампанского местонахождения Малая Сердоба (Пензенская обл.), материал из которого был описан В. Киприяновым наряду с коллекцией

**Рис. 8.** *Plioplatecarpinae* indet.: *a–d* – зубная коронка, экз. ОШММ № 107: *a* – лингвальный вид, *б* – буккальный вид, *в* – вид спереди, *г* – вид сзади, *д* – вид с апикальной стороны; *e–к* – второй шейный позвонок, экз. ОШММ № 156: *e* – вид спереди, *ж* – вид сзади, *з* – дорсальный вид, *и* – вентральный вид, *к* – латеральный вид; Россия, Оренбургская обл., Ижбердинский карьер; верхний мел, нижний кампан. Обозначения: *a apa* – фасетка для соединения с невралью дугой атланта, *a axi* – фасетка для соединения с интерцентром атланта, *cdl* – задняя сочленовная поверхность позвонка, *ctl* – передняя сочленовная поверхность позвонка, *hyp* – гипапофиз, *pa* – невральная дуга, *syn* – боковой отросток позвонка.



**Рис. 10.** Задний шейный позвонок *Plioplatecarpinae* indet., экз. ОШММ № 153: *а* – вид спереди, *б* – вид сзади, *в* – дорсальный вид, *з* – вентральный вид, *д* – латеральный вид; Россия, Оренбургская обл., Ижбердинский карьер; верхний мел, нижний кампан. Обозначения: *prz* – передний сочленовный отросток позвонка; остальные см. рис. 3, 9.



**Рис. 11.** Интерцентр атланта Mosasauridae indet., экз. ОШММ № 158: *a* – вид с вентральной стороны, *б* – вид с дорсальной стороны, *в* – вид спереди, *г* – вид справа; Россия, Оренбургская обл., Ижбердинский карьер; верхний мел, нижний кампан. Обозначения: *f at* – фасетка для соединения с атлантом, *f ax* – фасетка для соединения с эпистрофеем.



**Рис. 12.** Спинальный позвонок Mosasauridae indet., экз. ОШММ № 17: *a* – вид спереди, *б* – вид сзади, *в* – дорсальный вид, *г* – вентральный вид, *д*, *е* – латеральные виды; Россия, Оренбургская обл., Ижбердинский карьер; верхний мел, нижний кампан.



**Рис. 13.** Mosasauridae indet.: *a–д* – хвостовой постпигальный позвонок, экз. ОШММ № 157: *a* – вид спереди, *б* – вид сзади, *в* – вид с вентральной стороны, *г* – вид с дорсальной стороны, *д* – вид с латеральной стороны; *e–к* – хвостовой терминальный позвонок, экз. ОШММ № 156: *e* – вид спереди, *ж* – вид сзади, *з* – вид с вентральной стороны, *и* – вид с дорсальной стороны, *к* – вид с латеральной стороны; Россия, Оренбургская обл., Ижбердинский карьер; верхний мел, нижний кампан.

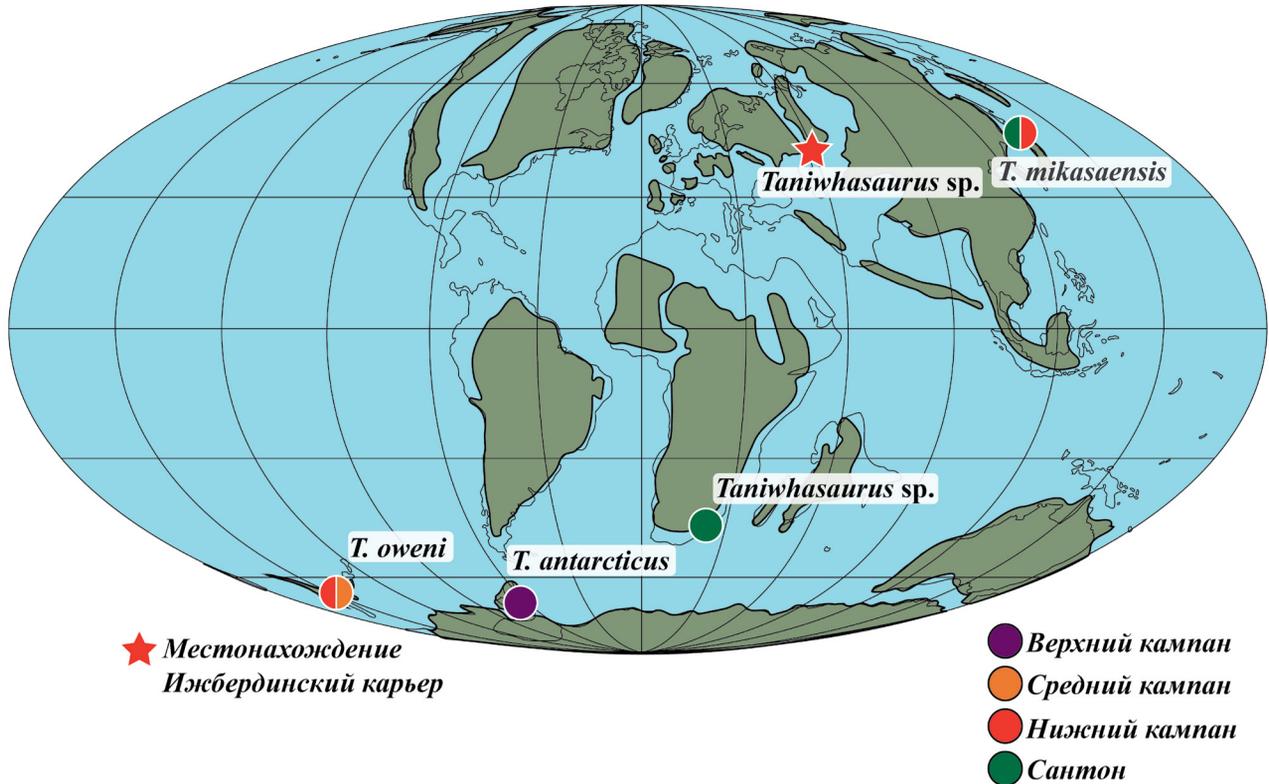


Рис. 14. Палеогеографическая карта для кампанского времени, показывающая известные находки представителей рода *Taniwhasaurus* (по: Caldwell et al., 2008, с изменениями).

из “курского саморода” (Kirgijanoff, 1882). Таким образом, мы склонны считать, что Боголюбов ошибочно допустил принадлежность этого экземпляра коллекции Назарова и что в действительности он является частью монографической коллекции Киприянова, в составе которой и был изначально найден Боголюбовым. Стоит также отметить, что данный экземпляр представляет собой не сочленовную кость мозазавра, а фрагмент задней части нижней челюсти плезиозавра сем. *Polycotyliidae*, состоящий из сросшихся сочленовной, угловой и надугловой костей. К данному семейству этот экземпляр можно уверенно отнести благодаря наличию вырезки на заднем крае гленоидной впадины (Ketchum, Benson, 2010).

Элемент (ГГМ 1448-01), с долей условности определенный Боголюбовым как лопатка мозазавра, в действительности является седалищной костью плезиозавра, о чем говорит характерная форма его головки, несущей три фасетки — передняя для лобковой кости, средняя, составлявшая часть вертлужной впадины, и задняя для подвздошной кости. Поверхности фасеток для лобковой и седалищной костей бугристые, тогда как у вертлужной впадины она

сравнительно гладкая. Все эти поверхности пронизаны многочисленными крупными отверстиями для сосудов — подобный характер суставных поверхностей не наблюдается у мозазавров, но типичен для плезиозавров. Таким образом, из материала, отнесенного Боголюбовым к мозазавридам, остаются только три позвонка из верховьев р. Киндерля, два из которых определимы лишь как *Mosasauridae* indet. (ГГМ 1448-02 и 1448-04), и хвостовой постпигальный позвонок ГГМ 1448-03, принадлежавший представителю *Tylosaurinae* indet. Это лишь частично согласуется с определением Боголюбова.

В связи с тем, что материал, отнесенный Боголюбовым к *Liodon rhiraeus*, относится к разным таксонам, мы предлагаем рассматривать вид *L. rhiraeus* в качестве *nomen dubium*. Т.к. Боголюбовым не были обозначены типовые экземпляры, а типовая серия включает в себя материал, относящийся к различным таксонам, то в качестве лектотипа мы выделяем здесь хвостовой постпигальный позвонок ГГМ 1448-03, определимый как *Tylosaurinae* indet.

\* \* \*

Авторы благодарят за помощь в проведении раскопок руководителей и участников Орского клуба юных геологов-экологов им. Сопочко, в особенности О.С. Чуманову, А. Мизецкую, И. Поветкина, Р. Сеньтина, В. Фиюгалееву, участников Палеонтологического кружка при Палеонтологическом музее им. Ю.А. Орлова и его руководителей — А.С. Шмакова и Л.В. Кулагину. Также авторы выражают признательность за сбор костного материала И.А. Мелешину, О.В. Расторгуевой и волонтерам Русского географического об-ва, принимавшим участие в раскопках в 2022 и 2023 гг.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского Научного Фонда, проект 23-27-00042.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликтов интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянов А.О., Зверьков Н.Г., Никифоров А.В.* Находка динозавра на Южном Урале // Докл. Росс. Акад. Наук. Науки о Земле. 2021а. Т. 498. № 2. С. 121–123.
- Аверьянов А.О., Зверьков Н.Г., Никифоров А.В.* Первая находка птерозавра в верхнем мелу Южного Урала // Палеонтол. журн. 2021б. № 6. С. 91–97.
- Аверьянов А.О., Зверьков Н.Г., Никифоров А.В.* Новая находка птерозавра на Южном Урале // Докл. Росс. Акад. Наук. Науки о Земле. 2022. Т. 503. № 2. С. 62–65.
- Боголюбов Н.Н.* Об остатках мозазавров из Оренбургской губернии // Ежегодн. по геологии и минералогии России. 1910. Т. 12. Вып. 1–2. С. 8–14.
- Боголюбов Н.Н.* Из истории плезиозавров в России // Учен. Зап. Импер. Моск. Ун-та. Отд. Естеств.-Истор. 1911. Т. 29. 412 с.
- Боголюбов Н.Н.* О нахождении *Elasmosaurus* и *Polycotylus* в русских отложениях // Ежегодн. по геол. и минерал. России. 1912. Т. 14. Вып. 3. С. 174–176.
- Григорьев Д.В.* Семейство Mosasauridae // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 4 / Ред. А.В. Лопатин, Н.В. Зеленков. М.: ГЕОС, 2017. С. 5–26.
- Григорьев Д.В., Архангельский М.С., Меркулов С.М.* О находке *Clidastes propython* (Squamata, Mosasauridae) в верхнем мелу Саратовской области // Палеонтол. журн. 2015. № 5. С. 60–68.
- Ефимов В.М., Мелешин И.А., Никифоров А.В.* Новый вид плезиозавров рода *Polycotylus* в позднем мелу Южного Урала // Палеонтол. журн. 2016. № 5. С. 62–72.
- Левинсон-Лессинг Ф.Ю.* Геологические исследования в Губерлинских горах. Предварительный отчет // Зап. С.-Петерб. Минералогич. об-ва. 1891. Т. 28. С. 277–291.
- Лисов А.С., Кваснюк Л.Н., Игошкина Н.Н.* Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1 : 200 000. Изд. второе. Серия Южно-Уральская. Лист М-40-V (Гай). Объяснительная записка. М.: Моск. филиал ФГБУ “ВСЕГЕИ”, 2017а. 128 с.
- Лисов А.С., Кваснюк Л.Н., Шмельков Н.Т.* Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1 : 200 000. Изд. второе. Серия Южно-Уральская. Лист М-40-X (Ильинка). Объяснительная записка. М.: Моск. филиал ФГБУ “ВСЕГЕИ”, 2017б. 101 с.
- Лисов А.С., Кваснюк Л.Н., Шмельков Н.Т.* Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1 : 200 000. Изд. второе. Серия Южно-Уральская. Лист М-40-XI (Орск). Объяснительная записка. М.: Моск. филиал ФГБУ “ВСЕГЕИ”, 2017в. 101 с.
- Никифоров А.В., Чуманова О.С., Бусыгин К. и др.* Новое местонахождение позднемеловой фауны “Ижберда” // Горная промышленность юниор. 2020. № 1. С. 44–45.
- Первушов Е.М., Иванов А.В., Попов Е.В.* Местная стратиграфическая схема верхнемеловых отложений правобережного Поволжья // Тр. н.-и. ин-та геологии Саратовского гос. ун-та. 1999. Т. 1. С. 85–94.
- Скучас П.П., Бапинаев Р.А., Сичинава Е.А. и др.* Новые данные о динозаврах в позднемеловых отложениях на территории Южного Урала // Докл. Росс. Акад. Наук. Науки о Земле. 2022. Т. 505. № 2. С. 181–184.
- Хабаков А.В.* (ред). Объяснительная записка. Геологическая карта СССР. Масштаб 1 : 200000. Серия Южно-Уральская. Лист М-40-IV. М., 1959.
- Ярков А.А.* История изучения мозазавров в России и некоторые замечания по их систематике // Вопросы стратиграфии палеозоя, мезозоя и кайнозоя. Межвузовский научный сборник. 1993. Вып. 7. С. 26–40.
- Bardet N., Pereda Suberbiola X., Corral J.C.* A Tylosaurine Mosasauridae (Squamata) from the Late Cretaceous of the Basque-Cantabrian Region // *Estud. Geol.* 2006. V. 62. № 1. P. 213–218.
- Bell G.L.* A phylogenetic revision of North American and Adriatic Mosasauridae // *Ancient Marine Reptiles* / Eds. Callaway J.M., Nicholls E.L. San Diego: Acad. Press, 1997. P. 293–332.
- Bell G.L., Polcyn M.J.* *Dallasaurus turneri*, a new primitive mosasaurid from the middle Turonian of Texas and comments on the polyphyly of Mosasauridae (Squamata) // *Netherl. J. Geosci.* 2005. V. 84. P. 174–194.
- Bullard T.S., Caldwell M.W.* Redescription and rediagnosis of the tylosaurine mosasaur *Hainosaurus pembinensis* Nicholls, 1988, as *Tylosaurus pembinensis* (Nicholls, 1988) // *J. Vertebr. Paleontol.* 2010. V. 30. Iss. 2. P. 416–426.

- Caldwell M.W., Bell G.L.* Halisaurus sp. (Mosasauridae) from the Upper Cretaceous (?Santonian) of east-central Peru, and the taxonomic utility of mosasaur cervical vertebrae // *J. Vertebr. Paleontol.* 1995. V. 15. P. 532–544.
- Caldwell M.W., Konishi T., Obata I., Muramoto K.* A new species of Taniwhasaurus (Mosasauridae, Tylosaurinae) from the Upper Santonian-Lower Campanian (Upper Cretaceous) of Hokkaido, Japan // *J. Vertebr. Paleontol.* 2008. V. 28. Iss. 2. P. 339–348.
- Dollo L.* Globidens alabamaensis, mosasaurien américain retrouvé dans le Craie d'Obourg du Hainaut, et les mosasauriens de la Belgique en general // *Archives de Biol.* 1924. V. 34. P. 167–213.
- Fernández M., Martin J.E.* Description and phylogenetic relationships of Taniwhasaurus antarcticus (Mosasauridae, Tylosaurinae) from the upper Campanian (Cretaceous) of Antarctica // *Cret. Res.* 2009. V. 30. P. 717–726.
- Jagt J.W.M., Lindgren J., Machalski M., Radwański A.* New records of the tylosaurine mosasaur Hainosaurus from the Campanian-Maastrichtian (Late Cretaceous) of central Poland // *Netherl. J. Geosci.* 2005. V. 84. № 3. P. 303–306.
- Holmes R.* Plioplatecarpus primaevus (Mosasauridae) from the Bearpaw Formation (Campanian, Upper Cretaceous) of the North American Western Interior Seaway // *J. Vertebr. Paleontol.* 1996. V. 16. № 4. P. 673–687.
- Jiménez-Huidobro P., Caldwell M.W.* Reassessment and reassignment of the early Maastrichtian mosasaur Hainosaurus bernardi Dollo, 1885, to Tylosaurus Marsh, 1872 // *J. Vertebr. Paleontol.* 2016. V. 36. № 3. e1096275. <https://doi.org/10.1080/02724634.2016.1096275>
- Jiménez-Huidobro P., Caldwell M.W.* A new hypothesis of the phylogenetic relationships of the Tylosaurinae (Squamata: Mosasauridae) // *Frontiers in Earth Sci.* 2019. V. 7. Art. 47. <https://doi.org/10.3389/feart.2019.00047>
- Jiménez-Huidobro P., Caldwell M.W., Paparella I., Bullard T.S.* A new species of tylosaurine mosasaur from the upper Campanian Bearpaw Formation of Saskatchewan, Canada // *J. Vertebr. Paleontol.* 2018. V. 17. Iss. 10. P. 849–864.
- Jiménez-Huidobro P., Simões T.R., Caldwell M.W.* Re-characterization of Tylosaurus nepaeolicus (Cope, 1874) and Tylosaurus kansasensis Everhart, 2005: Ontogeny or sympatry? // *Cret. Res.* 2016. V. 65. P. 68–81.
- Ketchum H.F., Benson R.B.J.* Global interrelationships of Plesiosauria (Reptilia, Sauropterygia) and the pivotal role of taxon sampling in determining the outcome of phylogenetic analyses // *Biol. Rev.* 2010. V. 85. P. 361–392.
- Kiprijanoff W.* Studien über die fossilen Reptilien Russlands. Theil 2. Gattung Plesiosaurus Conybeare aus dem severischen Sandstein oder Osteolith der Kreidegruppe // *Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Petersbourg.* 1882. V. 30. Iss. 7. P. 1–55.
- Konishi T., Caldwell M.W.* Two new plioplatecarpine (Squamata, Mosasauridae) genera from the Upper Cretaceous of North America, and a global phylogenetic analysis of plioplatecarpines // *J. Vertebr. Paleontol.* 2011. V. 31. № 4. P. 754–783.
- Konishi T., Caldwell M.W., Bell G.L.* Redescription of the holotype of Platecarpus tympaniticus (Mosasauridae: Plioplatecarpinae), and its implications for the alpha taxonomy of the genus // *J. Vertebr. Paleontol.* 2010. V. 30. № 5. P. 1410–1421.
- Leblanc A.R.H., Caldwell M.W., Bardet N.* A new mosasaurine from the Maastrichtian (Upper Cretaceous) phosphates of Morocco and its implications for mosasaurine systematics // *J. Vertebr. Paleontol.* 2012. V. 32. P. 82–104.
- Lindgren J.* The first record of Hainosaurus (Reptilia: Mosasauridae) from Sweden // *J. Paleontol.* 2005. V. 79. P. 1157–1165.
- Lindgren J., Siverson M.* The first record of the mosasaurs Clidastes from Europe and its palaeogeographical implications // *Acta Palaeontol. Pol.* 2004. V. 49. № 2. P. 219–234.
- Lindgren J., Siverson M.* Tylosaurus ivoensis: a giant mosasaur from the early Campanian of Sweden // *Trans. Roy. Soc. Edinb.: Earth Sci.* 2007. V. 93. P. 73–93.
- Lingham-Soliar T.* Anatomy and functional morphology of the largest marine reptile known, Mosasaurus hoffmanni (Mosasauridae, Reptilia) from the Upper Cretaceous, Upper Maastrichtian of The Netherlands // *Phil. Trans. Roy. Soc. London.* 1995. V. 347. P. 155–180.
- Martin J.E., Fernández M.* The synonymy of the Late Cretaceous mosasaur (Squamata) genus Lakumasaurus from Antarctica with Taniwhasaurus from New Zealand and its bearing upon faunal similarity within the Weddellian Province // *Geol. J.* 2007. V. 42. Iss. 2. P. 203–211.
- Novas F.E., Fernández M.S., Gasparini Z. et al.* Lakumasaurus antarcticus, n. gen. et sp., a new mosasaur (Reptilia, Squamata) from the Upper Cretaceous of Antarctica // *Ameghiniana.* 2012. V. 39. P. 245–249.
- Palci A., Caldwell M.W., Papazzoni C.A., Fornaciari E.* Mosasaurine mosasaurs (Squamata, Mosasauridae) from Northern Italy // *J. Vertebr. Paleontol.* 2014. V. 34. № 3. P. 549–559.
- Polcyn M.J., Bell G.L. Jr.* Russellosaurus coheni n. gen., n. sp., a 92 million-year-old mosasaur from Texas (USA), and the definition of the parafamily Russellosaurina // *Netherl. J. Geosci.* 2005. V. 84. № 3. P. 321–333.
- Polcyn M.J., Jacobs L.L., Araújo R. et al.* Physical drivers of mosasaur evolution // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2014. V. 400. P. 17–27.
- Russell D.A.* Systematics and morphology of American mosasaurs // *Bull. Peabody Mus. Natur. Hist. Yale Univ.* 1967. V. 23. 242 p.
- Schulp A.S., Polcyn M.J., Mateus O. et al.* A new species of Prognathodon (Squamata, Mosasauridae) from the Maastrichtian of Angola, and the affinities of the mosasaur genus Liodon // *Proceedings of the Second Mosasaur Meeting, Hays, Kansas, 3–6 May, 2008* / Ed. Everhart M.J. (Fort Hays Studies, Spec. Iss. 3. P. 1–12).

*Smith-Woodward A.* A synopsis of the vertebrate fossils of the English Chalk // *Proc. Geol. Soc. London.* 1889. V. 10. P. 273–338.

*Storrs G.W., Arkhangel'skii M.S., Efimov V.M.* Mesozoic marine reptiles of Russia and other former Soviet republics // *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia* / Eds. Benton M.J., Shishkin M.A., Unwin D.M., Kurochkin E.N. Cambridge: Univ. Press, 2000. P. 187–210.

*Williston S.W.* Mosasaurs. Part 5 // *Univ. Geol. Surv. Kansas.* 1898. V. 4. P. 81–222.

*Zinsmeister W.J.* Late Cretaceous-early Tertiary molluscan biogeography of the southern circum-Pacific // *J. Paleontol.* 1982. V. 56. P. 84–102.

*Zverkov N.G., Grigoriev D.V., Meleshin I.A., Nikiforov A.V.* Revision of the plesiosaur *Polycotylus sopolzkoii* from the Southern Urals (Russia) confirms the wide distribution of *Polycotylus* in the Late Cretaceous of the Northern Hemisphere // *Cret. Res.* 2024. Submitted.

*Zverkov N.G., Grigoriev D.V., Nikiforov A.V.* A unique locality of Late Cretaceous marine reptiles in between Europe and Asia // 2nd Asian Palaeontological Congress, Tokyo. Proceedings. 2023. P. 340.

## Mosasaurs (Squamata: Mosasauridae) from the Upper Cretaceous of the Southern Urals

D. V. Grigoriev<sup>1,2</sup>, N. G. Zverkov<sup>3</sup>, A. V. Nikiforov<sup>4</sup>

<sup>1</sup>*Saint Petersburg State University, St. Petersburg, 199034 Russia*

<sup>2</sup>*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia*

<sup>3</sup>*Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119017 Russia*

<sup>4</sup>*Club of Young Geologists and Ecologists named after G.A. Sopotsko, Orsk, 462404 Russia*

The study of new finds of mosasaurids from the Izhberda locality (Southern Urals, Orenburg Region) allowed to identify for the first time for the Upper Cretaceous of the Orenburg Region the presence of mosasaurs from the subfamilies Mosasaurinae, Tylosaurinae and Plioplatecarpinae, including representatives of the genera *Mosasaurus*, *Prognathodon* and *Clidastes* known from the Upper Cretaceous of North America and Western Europe. Of interest is the discovery of the tylosaurine *Taniwhasaurus*, previously known from New Zealand, Antarctica, South Africa and Japan. Thus, the Campanian mosasaurid fauna of the Southern Urals is intermediate, including North American–European and Asia–Pacific taxa. However, all finds of mosasaurs from the Izhberda locality can be identified only in open nomenclature, making detailed comparisons of faunas difficult. Revision of material to the article of N.N. Bogolyubov (1910), who first described the remains of mosasaurs from the Southern Urals collected by P.S. Nazarov, allowed us to conclude that the type series of the mosasaur *Liodon rhipaeus* Bogolyubov, 1910, in addition to three mosasaurian vertebrae, includes the ischium and the posterior fragment of the mandible of a plesiosaur. *Liodon rhipaeus* is clearly a nomen dubium and the vertebrae of its type series cannot be identified more precisely than Tylosaurinae indet.

*Keywords:* Mosasauridae, *Taniwhasaurus*, Upper Cretaceous, Campanian, Southern Urals

УДК 551.792:568.279.2:598.279.23

## ГРИФ РОДА *TORGOS* (AVES: ACCIPITRIDAE) В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ АЗЕРБАЙДЖАНА

© 2024 г. В. О. Горбачева<sup>а,\*</sup>, Н. В. Зеленков<sup>а,\*\*</sup>

<sup>а</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

\*e-mail: varyg588@gmail.com

\*\*e-mail: nzelen@paleo.ru

Поступила в редакцию 06.02.2024 г.

После доработки 09.02.2024 г.

Принята к публикации 09.02.2024 г.

Грифы Старого Света (Aves: Accipitridae: Gypini) — крупные дневные хищные птицы, характерные обитатели открытых биотопов Африки и южной части Евразии. Ископаемые остатки грифов довольно редки; эволюция группы изучена слабо. В статье описаны череп и тарсометатарсус крупного грифа *Torgos platycephalus* sp. nov. из верхнего плейстоцена местонахождения Бинагады (Азербайджан). Это первая ископаемая находка рода на Кавказе и вторая подтвержденная — за пределами его современного ареала (*Torgos* sp. также известен из среднего плейстоцена Китая). Сосуществование трех видов крупных падальщиков в позднем плейстоцене Апшеронского п-ова (кроме *Torgos platycephalus*, из бинагадинского местонахождения также известны *Aegypius monachus* и *Gyps fulvus*) может объясняться богатством кормовой базы, включавшей в себя заметное разнообразие крупных млекопитающих.

**Ключевые слова:** ископаемые птицы, новый вид, Accipitriformes, Кавказ, плейстоцен

**DOI:** 10.31857/S0031031X24040109, **EDN:** SCXDRO

### ВВЕДЕНИЕ

Грифы Старого Света (триба Gypini; семейство Accipitridae; отряд Accipitriformes) — очень крупные дневные хищные птицы, высокоспециализированные к падальедению и характерные для открытых (в т.ч. горных) биотопов Африки и южной половины Евразии (на север до Северной Монголии). В современной фауне евразийского континента группа представлена широко распространенным черным грифом (*Aegypius monachus* L., 1766), южноазиатским ушастым грифом (*Sarcogyps calvus* Scopoli, 1786) и несколькими видами рода сипов (*Gyps*), один из которых (обыкновенный сип *G. fulvus* Hablizl, 1783) также имеет самое широкое распространение. В Африке группа представлена еще рядом видов рода *Gyps*, а также родами *Necrosyrtes*, *Trigonosaps* и *Torgos*. Ареалы африканских и евроазиатских видов почти не пересекаются; только на Аравийском п-ове в настоящее время, наряду с черным грифом, обитает африканский ушастый гриф (*Torgos tracheliotus* Forster, 1796).

Молекулярные данные датируют происхождение клады грифов Старого Света началом миоцена, но дивергенция современных родов приурочена к позднему миоцену — раннему плиоцену (Nagy, Tökölyi, 2014; Mindell et al., 2018; Catanach et al., 2024). Таким образом, время интенсивной родовой диверсификации грифов совпадает с расцветом саванных ассоциаций млекопитающих, широко распространившихся в Евразии и Африке, начиная с позднего миоцена (Kaya et al., 2018). Это объясняется тем, что грифы как крупные падальщики, полагающиеся при поиске пищи исключительно на зрение, могут успешно существовать лишь в условиях открытых ландшафтов. Будучи крупными парильщиками, грифы нуждаются в восходящих потоках прогретого воздуха, что, по-видимому, ограничивает их распространение на север.

В ископаемом состоянии грифы известны, начиная с раннего миоцена, при этом ископаемые остатки этих птиц довольно редки (см. обзор: Manegold et al., 2014). Из нижнего миоцена провинции Шаньдун в Китае по неполному скелету описан *Qiluornis taishanensis* Hou et al., 2000,

относимый к стволовым Gypini (“Aegyupinae”; Manegold et al., 2014). *Gansugyps linxiaensis* Zhang et al., 2010 из верхнего миоцена Ганьсу (Китай), известный по двум практически полным скелетам (Zhang et al., 2010), также отнесен к стволовым Gypini (“Aegyupinae”; Manegold et al., 2014). Подсемейственная принадлежность еще одной крупной ястребиной птицы, *Mioaegyrius gui* Hou, 1984, описанной по тарсометатарсусу из среднего миоцена провинции Цзянсу (Hou, 1984), остается неясной (Manegold et al., 2014).

Древнейший ископаемый представитель кроновой группы Gypini – *Aegyrius varswaterensis* Manegold et al., 2014 из нижнего плиоцена ЮАР (местонахождение Лангебаанвег), описанный по неполному скелету (Manegold et al., 2014). Из нижнего плиоцена Молдовы (местонахождение Пелинеи) по тарсометатарсусу описан *A. tugari-novi* Manegold et Zelenkov, 2015 – более крупный, чем современный черный гриф; это самая древняя находка рода *Aegyrius* в Евразии (Manegold, Zelenkov, 2015). Древнейший представитель рода *Gyps*, *G. bochenskii* Voev, 2010, остатки которого представлены фрагментарной грудной и коракоидом, описан из верхнего плиоцена Болгарии (Voev, 2010a). К ископаемому виду *G. melitensis* Lydekker, 1890 отнесен ряд находок из среднего и позднего плейстоцена Европы (Lydekker, 1890; Bocheński, 1997; Turberg, 1998; Louchart, 2002; Voev, 2010a). Из среднего плейстоцена Китая (пещера Цзиньнюшань; провинция Ляонин) известны сразу два крупных грифа (Zhang et al., 2012), представленные родами *Torgos* и *Aegyrius*; по черепу описан ископаемый вид *A. jinniushanensis* Zhang et al., 2012. Примечательно, что данная находка рода *Torgos* – далеко за пределами его современного ареала в Северной Африке и на юге Ближнего Востока. Из позднего плейстоцена Испании по локтевой кости описан *A. prerygenicus* Hernández, 2001 – крупнейший представитель рода *Aegyrius* (Carrasquilla, 2001), на данный момент считаемый *nomen dubium* (Sánchez Marco, 2007; см. также: Manegold, Hutterer, 2021). Стоит также отметить крупного хищника *Cryptogyps lacertosus* de Vis, 1905 из верхов среднего плейстоцена Австралии, ранее относимого к орлам (de Vis, 1905), однако на данный момент включаемого в состав Gypini (“Aegyupinae”; Mather et al., 2022); это единственный представитель группы на континенте. В верхнем плейстоцене Индонезии отмечена находка костей представителя рода *Trigonoseps* (Meijer et al., 2013), в наши дни этот род – эндемик Африки.

Современные виды Gypini известны, начиная с плейстоцена (Turberg, 1998). Древнейшая

находка *A. monachus* относится к раннему плейстоцену Испании, *G. fulvus* – к среднему плейстоцену Израиля (Turberg, 1998). Ископаемые остатки *T. tracheliotus* единичны и представлены плечевой костью и тибиотарсусом из нижнего плейстоцена формации Консо в Эфиопии (Louchart, 2014). Ископаемый *T. tracheliotus todei* (Kleinschmidt, 1953) из верхнего плейстоцена Германии, по-видимому, представляет *A. monachus* (Mlíkovský, 1998).

В настоящей работе описаны костные остатки грифа из местонахождения Бинагады в Азербайджане. Бинагадинское местонахождение ископаемой фауны – одно из богатейших местонахождений ископаемых птиц в Евразии, ценное как с точки зрения количества материала, так и с точки зрения его сохранности (Серебровский, 1948; Burchak-Abramovich, 1975; Voev, 2010b). Из него до настоящего времени было известно в общей сложности 109 видов птиц, в т.ч. четыре ископаемых (Voev, 2010b); недавние находки удода (*Upupa epops* L., 1758) и пискульки (*Anser erythropus* L., 1758) доводят это число до 111 (Эйбатов и др., 2015; Мустафаев, 2016). При этом стоит отметить, что видовая принадлежность остатков, отнесенных к *Anser erythropus*, сомнительна. Местонахождение расположено на Апшеронском п-ве, в окрестностях пос. Бинагады (Бинагади), и датируется около 120–96 тыс. л. (Baryshnikov, 2002; Voev, 2010b). Описанный в этой работе материал происходит из небольшой коллекции ископаемых птиц из бинагадинского местонахождения, хранящейся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) и до настоящего времени оставшейся неисследованной.

Ранее из бинагадинского местонахождения были описаны остатки как *A. monachus*, так и *G. fulvus* (Серебровский, 1948). В результате исследования коллекции, хранящейся в ПИН РАН, были обнаружены полный тарсометатарсус и фрагментарный череп, принадлежащие очень крупной хищной птице, по размерам несколько превышающей черного грифа и морфологически от него отличающейся. Сопоставление с описанными материалами по *T. tracheliotus* позволило отнести эти остатки к роду *Torgos*. Данная находка ушастых грифов – первая в ископаемом состоянии на Кавказе и вторая подтвержденная в плейстоцене Евразии в целом. Она обогащает и без того разнообразную фауну птиц бинагадинского местонахождения и подтверждает более широкое распространение ушастых грифов в плейстоцене, указывая на реликтовость современного ареала рода *Torgos*. Общее

число видов местонахождения теперь составляет 112, из которых пять относятся к ископаемым.

Для сравнения были использованы материалы сравнительной остеологической коллекции ПИН (три черепа и два тарсометатарсуса *A. monachus*, один череп и два тарсометатарсуса *G. fulvus*, один череп и один тарсометатарсус *Necrosyrtes monachus* Temminck, 1823), а также изображения черепов и тарсометатарсусов *Torgos* (Jollie, 1977; Zhang et al., 2012; Mather et al., 2022; фотографии с сайта skullsite.com). Номенклатура морфологии скелета приведена в соответствии с “*Nomina anatomica avium*” (Baumel, Witmer, 1993; см. также: Зеленков, 2015).

## КЛАСС AVES

### ОТРЯД ACCIPITRIFORMES

#### СЕМЕЙСТВО ACCIPITRIDAE VIGORS, 1824

#### Триба *Gypini* Blyth, 1851

#### Род *Torgos* Kaup, 1828

Типовой вид — *Vultur tracheliotus* Forster, 1791; современный.

**Сравнительный диагноз.** Череп по размерам и общим очертаниям сходен с таковым у *Aegyrius* и заметно уплощен по сравнению с *Gyps*. От *Aegyrius* отличается угловатыми очертаниями при виде с каудальной стороны — за счет того, что боковые края черепа отходят от крыши заметно более круто, чем у *Aegyrius*, а также из-за сильнее выступающих при виде с каудальной стороны височных гребней. Височная яма у *Torgos* выглядит несколько более узкой, чем у *Aegyrius*; у основания скулового отростка со стороны глазницы присутствует вырост, направленный рострально. Этот вырост также хорошо выражен у рода *Aegyrius* и практически отсутствует у *Necrosyrtes* и *Gyps*. Височный гребень выражен четко, в отличие от *Necrosyrtes*. Череп *Necrosyrtes* также более гладкий, чем у *Torgos*, и отличается меньшим размером. Поперечные выйные гребни имеют угловатую форму, что у *Aegyrius* выражено в меньшей степени. При виде снизу на пластинке парасфеноида у *Torgos* имеются бугорки: два на боковых вершинах (медиальные отростки парасфеноида) и два крупных выроста по бокам от не крупного центрального, расположенного на уровне затылочного мышцелка. У *Aegyrius* упомянутые бугорки по бокам от центрального не выражены, а центральный — крупнее, чем у *Torgos*. Медиальные отростки парасфеноида у *Torgos* короткие, у *Aegyrius* — длинные.

**Состав.** Кроме типового вида, *T. platycephalus* sp. nov.

**Замечания.** *Torgos tracheliotus* — единственный современный представитель рода — долгое время включался в род *Aegyrius* (Amdon et al., 1979) и трактовался как *A. tracheliotus* (Manegold et al., 2014). Выделение *A. tracheliotus* в отдельный род *Torgos*, принятое в настоящее время (Zhang et al., 2012; Dickinson, Remsen, 2013), согласуется с указанными выше отличиями в строении черепа, а также тарсометатарсуса (см. ниже).

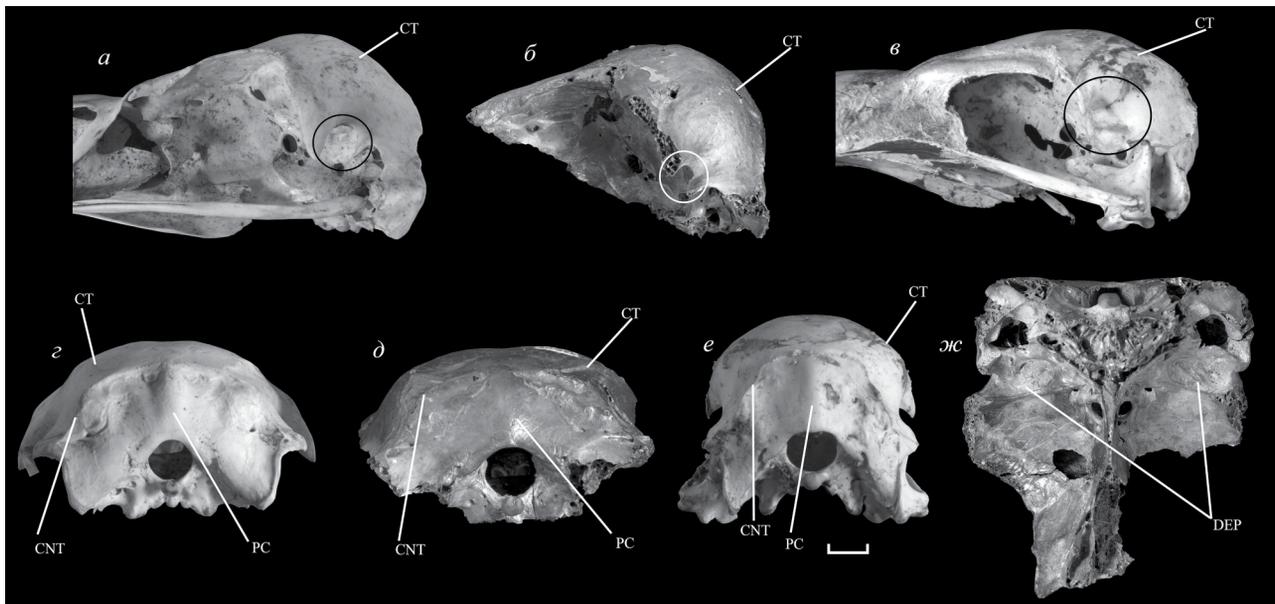
Череп и тарсометатарсус из бинагадинского местонахождения, описанные в этой работе, отнесены к роду *Torgos* на основании крупных размеров, морфологических отличий от *Aegyrius monachus* и морфологического сходства с современным *T. tracheliotus*. Череп заметно уплощен и характеризуется угловатым силуэтом при виде с каудальной стороны, а также узкой височной ямой. Поперечные выйные гребни угловатые (см. выше); височные гребни также выражены четко. Для тарсометатарсуса, как и у *T. tracheliotus*, характерен бугорок на медиальной стороне медиального гипотарсального гребня (заметно при виде с проксимальной стороны), который выражен сильнее, чем у *Necrosyrtes*. Отпечаток метатарсалии I имеет менее вытянутую форму, чем у *Aegyrius*, и не доходит до медиального плантарного гребня (что характерно для *Aegyrius*). Стоит отметить, что из бинагадинского местонахождения также известны кости очень крупных *A. monachus* (Серебровский, 1948; Воев, 2010b). Судя по приведенным изображениям (Воев, 2010b), они не отличаются от таковых у современного *A. monachus*; в изученной коллекции ПИН также имеется плечевая кость *A. monachus*.

#### *Torgos platycephalus* Gorbacheva et Zelenkov, sp. nov.

**Название вида** — от πλάτῦς *греч.* — плоский и κεφαλή *греч.* — череп.

**Голотип** — ПИН, № 395/219, фрагментарный череп; Азербайджан, Бинагадинский район г. Баку, местонахождение Бинагады; низы верхнего плейстоцена.

**Описание** (рис. 1, 2). Череп (голотип) сохранился частично; утрачены верхняя челюсть, основание затылочной части, скуловые дуги, небный аппарат, пластинка парасфеноида, частично межглазничная перегородка и заглазничные отростки, а также часть крыши черепа в лобной области. Общая форма черепа — несколько уплощенная и угловатая при виде с каудальной



**Рис. 1.** Сравнение черепов *Torgos platycephalus* sp. nov. и других Gypini: *a, г* — *Aegyptus monachus* (L., 1766), экз. остеологической коллекции ПИН, № 32-53-3, современный; *б, д, жс* — *Torgos platycephalus* sp. nov., голотип ПИН, № 395/219, Азербайджан, местонахождение Бинагады; верхний плейстоцен; *в, е* — *Gyps fulvus* (Hablizl, 1783), экз. остеологической коллекции ПИН, № 32-52-3, современный. *a, б, в* — вид с латеральной стороны; *г, д, е* — вид с каудальной стороны; *жс* — вид снизу. Обозначения: PC — мозжечковый выступ; CNT — поперечный зыгматический гребень; CT — височный гребень; DEP — впадины; окружностью выделена височная яма. Масштабный отрезок — 1 см.

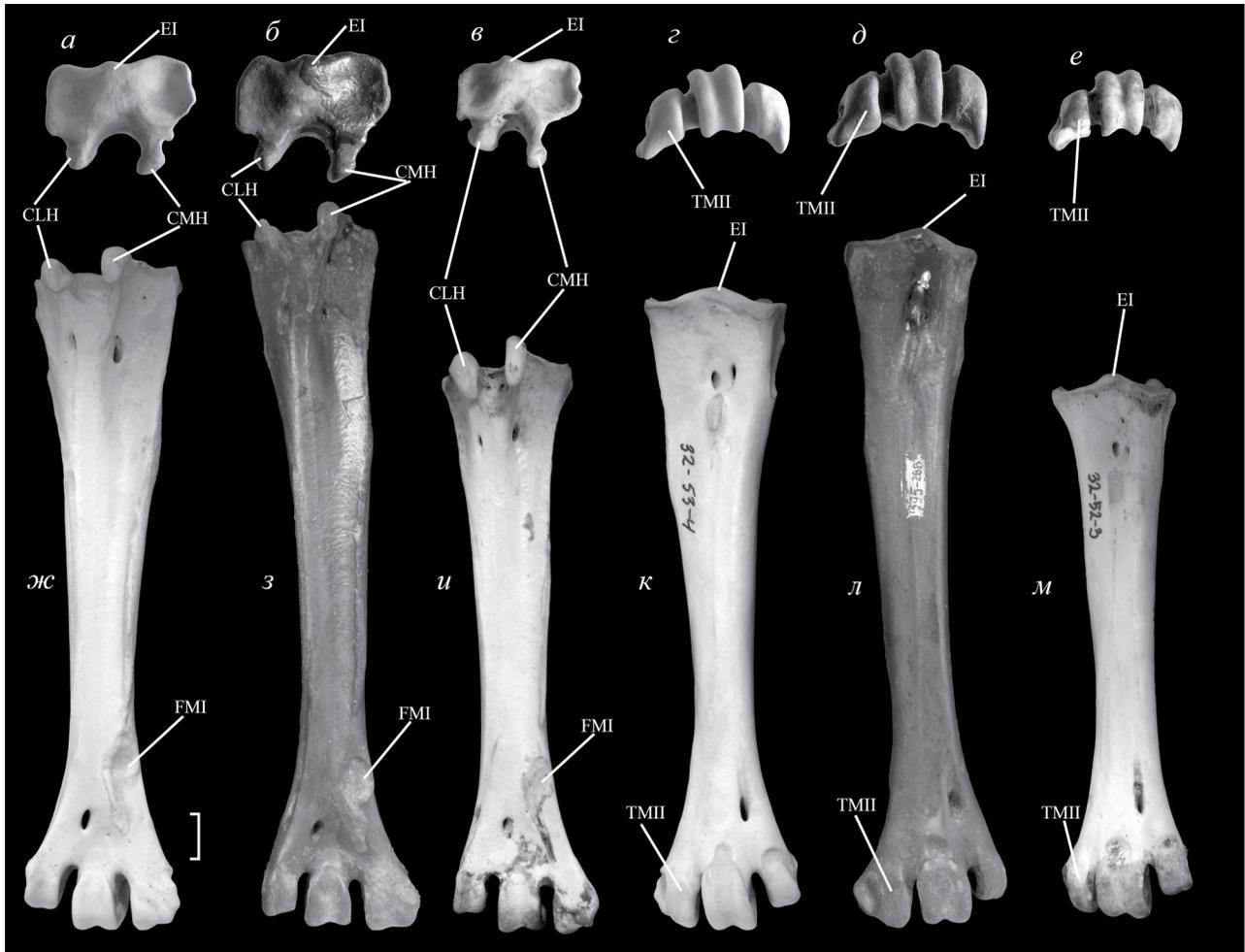
стороны, также при виде с каудальной стороны боковые края полого отходят от крыши черепа. Центр затылочной части неявно вогнутый. Расстояние между скуловым и заглазничным отростками очень небольшое (табл. 1); при виде снизу дорсальный край височной ямы, переходящий в основание заглазничного отростка, направлен практически строго латерально. На нижней поверхности черепа за глазницами заметны углубления овальной формы, несколько сужающиеся медиально, ограниченные с латеральной стороны краем височной ямы; от глазниц они отделены невысоким, но четко различимым гребнем. Мозжечковый выступ широкий, при виде с латеральной стороны слабовыраженно округлый. Поперечные зыгматические гребни имеют угловатую форму из-за наличия изгибов в средней части. От средней части поперечных зыгматических гребней в сторону заглазничных отростков отходят несколько менее четко выраженные височные гребни.

Левый тарсометатарсус (экз. ПИН, № 395/288) полный, практически без повреждений (рис. 2). Проксимальный эпифиз при виде с проксимальной стороны имеет вытянутую прямоугольную форму; межсуставной выступ несколько сдвинут к латеральной суставной ямке, на латероплантарном углу ямки выражен бугорок. Медиальная суставная ямка крупнее, субокруглой

формы. В дорсальной части межсуставной площадки имеется бугорок, примыкающий к межсуставному выступу. Еще один бугорок имеется на медиальной поверхности медиального гипотарсального гребня, в его основании. При виде с плантарной стороны медиальный гипотарсальный гребень несколько сильнее выступает в проксимальном направлении, чем латеральный; вершина латерального гребня гипотарсуса неправильной треугольной формы, вершина же медиального гребня гипотарсуса несколько больше и имеет вытянутую, овальную форму. Отпечаток метатарсалии I имеет овальную форму, своим проксимальным концом не достигает медиального плантарного гребня. На латеральной поверхности блока метатарсалии II имеется субпрямоугольный выступ (крыловидный фланг), в его основании присутствует каплевидная ямка. Медиальная межблоковая вырезка несколько шире, чем латеральная (табл. 2). Блок метатарсалии II выступает дистальнее, чем блок метатарсалии III.

Размеры. См. таблицы 1 и 2.

Сравнение. Череп *T. platycephalus* sp. nov. отличается от такового *T. tracheliotus* более округлой формой при виде с латеральной стороны, а также более узкой височной ямой. У *T. platycephalus* череп имеет несколько меньшую высоту по сравнению с *T. tracheliotus* и *Torgos* sp. из



**Рис. 2.** Сравнение тарсометатарсуса *Torgos platycephalus* sp. nov. и других Gypini: *a, ж, з, к* — *Aegyptius monachus* (L., 1766), экз. остеологической коллекции ПИН, № 32-53-4, современный; *б, з, д, л* — *Torgos platycephalus* sp. nov., экз. ПИН, № 395/288, Азербайджан, местонахождение Бинагады; верхний плейстоцен; *в, и, е, м* — *Gyps fulvus* (Hablizl, 1783), экз. остеологической коллекции ПИН, № 32-52-3, современный. *a–в* — вид с проксимальной стороны; *г–е* — вид с дистальной стороны; *ж–и* — вид с вентральной стороны; *к–м* — вид с дорсальной стороны. Обозначения: FMI — отпечаток метатарсалии I; EI — межсуставной выступ; CMH — медиальный гребень гипотарсуса; CLH — латеральный гребень гипотарсуса; TMII — блок метатарсалии II. Масштабный отрезок — 1 см.

среднего плейстоцена Китая (а также с современным *A. monachus*) при схожей ширине, что во многом создает впечатление уплощенности (табл. 1). Центр затылочной части крыши черепа нового вида неявно вогнутый; по бокам от вогнутой области имеются две неявные выпуклости, чего не наблюдается у *T. tracheliotus*. При виде с каудальной стороны боковые стороны черепа *T. platycephalus* отходят от крыши черепа несколько более полого, при этом перегиб между крышей и боками черепа у *T. tracheliotus* более угловатый, что в основном обусловлено более четко выраженными височными гребнями. От *Torgos* sp. из среднего плейстоцена Китая (Zhang et al., 2012) *T. platycephalus* отличается более пологими краями черепа при виде с каудальной стороны, а также несколько более уплощенной

общей формой. При виде с латеральной стороны явно заметна разница в ширине височной ямы: у *T. platycephalus* она более узкая. Различается также и форма основания скулового отростка у границы с поперечным выйным гребнем: у *T. platycephalus* основание более ровное, практически без впадин или бугорков, в то время как у *Torgos* sp. у основания скулового отростка заметна впадина (Zhang et al., 2012, рис. 3). У *T. platycephalus* овальные выемки на нижней стороне черепа более узкие в латеральной части. Основания заглазничных отростков у *T. platycephalus* направлены более латерально.

Тарсометатарсус отличается от современных *T. tracheliotus* крупными размерами (табл. 2). Крыловидный фланг на блоке метатарсалии II у *T. platycephalus* имеет неправильную

**Таблица 1.** Размеры (в мм) черепа *Torgos platycephalus* sp. nov. в сравнении с современными *Gurini*

Вид	Максимальная длина	Максимальная ширина	Высота	Расстояние между заглазничным и скуловым отростками	Расстояние между височными ямами
<i>Torgos platycephalus</i> sp. nov., голотип ПИН, № 395/219	70.9*	83*	>41.6*	4.0	59.9
<i>Aegyptus monachus</i> (n = 3) <sup>2</sup>	67.5–69.1	83.5–86.3	45.9–49.7	6.9–7.4	55.4–58.3
<i>Gyps fulvus</i> (n = 1) <sup>2</sup>	70.3	54.6	43.6	8.7	44.0
<i>Torgos tracheliotus</i> <sup>1</sup>	64.5–73.4	76.4–83.5	46.5–49.7	–	56.4–61.0
<i>Torgos</i> sp. <sup>1</sup>	72.6	>72.7	46.8	–	56.4

Обозначения: <sup>1</sup> – данные из работы: Zhang et al., 2012, <sup>2</sup> – коллекция ПИН; \* – реконструированный показатель. Максимальная длина – расстояние от мозжечкового выступа до основания предчелюстного симфиза.

**Таблица 2.** Размеры (в мм) тарсометатарсуса *Torgos platycephalus* sp. nov. в сравнении с современными *Gurini*

Вид	Максимальная длина	Проксимальная ширина	Минимальная ширина стержня	Дистальная ширина	Ширина медиальной/латеральной межблоковой вырезки
<i>Torgos platycephalus</i> sp. nov., экз. ПИН, № 395/219	147.2	28.2	13.2	32.0	3.3/2.9
<i>Torgos tracheliotus</i> <sup>1</sup>	133.0–139.0	25.0–27.5	12.1–15.0	28.5–31.2	–
<i>Aegyptus monachus</i> (n = 2) <sup>3</sup>	129.9–137.2	26.35–30.5	10.8–13.34	28.5–32.3	3.3/3.4 3.2/3.2
<i>Aegyptus monachus</i> <sup>2</sup>	123.1–140.4	25.7–28.7	11.4–13.5	24.2–30.9	–
<i>Gyps fulvus</i> (n = 2) <sup>3</sup>	117.7–118.8	25.9–26.5	13.5–13.8	29.2–30.4	2.3/3.1 3.25/3.3
<i>Gyps fulvus</i> <sup>2</sup>	105.3–114.2	23.6–27.2	13.9–14.9	25.4–30.1	–

Источники данных: <sup>1</sup> – Manegold, Zelenkov (2014), <sup>2</sup> – Manegold, Zelenkov (2014), Sanchez Marco (2007); <sup>3</sup> – коллекция ПИН.

прямоугольную форму при виде с дорсальной стороны, в то время как у *T. tracheliotus* он субтреугольный. Суставная поверхность блока метатарсалии IV у *T. tracheliotus* более округлая, в то же время у *T. platycephalus* при виде с дорсальной стороны она сравнительно плоская и несколько скошенная: ее латеральная часть выступает более дистально, чем медиальная. Вершина латерального гипотарсального гребня у *T. platycephalus* короче, а медиального – длиннее, чем у *T. tracheliotus*; основание медиального гипотарсального гребня значительно заметнее.

Замечания. К новому виду здесь также отнесен полный тарсометатарсус (экз. ПИН, № 395/288) из типового местонахождения. По общей морфологии и пропорциям он сопоставим с таковым *Aegyptus*, однако отличается крупными размерами, рядом анатомических деталей (см. выше) и выглядит несколько более узким и длинным, чем у *A. monachus* и *T. tracheliotus* (табл. 2; рис. 2). По пропорциям экз. ПИН, № 395/288 заметно отличается от такового у *Gyps* (рис. 2). От *Necrosyrtes* отличается наличием

бугорка на латеральной поверхности стержня вблизи проксимального эпифиза и крупными размерами. В то же время, у *Aegyptus* этот бугорок еще крупнее, а кроме того, сильнее выражен другой бугорок у латерального края латеральной суставной ямки.

Примечательно, что при большей длине тарсометатарсуса ширина эпифизов у экз. ПИН, № 395/288 практически не отличается от таковой у *A. monachus* и *T. tracheliotus* (табл. 2) – то есть цевка была относительно уже. Также при большей длине у изучаемого тарсометатарсуса сравнительно уже межблоковые вырезки. У изученных *Gurini* медиальная межблоковая вырезка обычно уже, чем латеральная (при этом имеется некоторая индивидуальная изменчивость). У *T. platycephalus* разница в ширине вырезок хорошо выражена, при этом латеральная межблоковая вырезка, напротив, уже медиальной.

Материал. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 395/288 из типового местонахождения.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Эволюционная история и палеоразнообразие грифов старого света (*Gypini*) остаются слабо изученными. В связи с этим примечательны недавние неожиданные плейстоценовые находки представителей этой группы за пределами современного ареала – в континентальной Азии, на Малайском архипелаге и в Австралии (Zhang et al., 2012; Mejer et al., 2013; Mather et al., 2022). Таксономическое разнообразие грифов в плейстоцене Евразии, несомненно, было выше – по костным остаткам описано несколько ископаемых видов (см. Введение). Находка грифа рода *Torgos* в низах верхнего плейстоцена Азербайджана, описанная в этой работе, дополняет картину распространения грифов в Азии в прошлом. С учетом присутствия *Torgos* в среднем плейстоцене Китая (Zhang et al., 2012) теперь можно утверждать, что эти грифы некогда имели заметно более широкое распространение, чем в современности.

В бинагадинском местонахождении *T. platycephalus* sp. nov. присутствует вместе с черным грифом *A. monachus*. Совместное существование этих двух родов также характерно для среднего плейстоцена Китая (Zhang et al., 2012) и отмечено для современности южной части Ближнего Востока (Kemp et al., 2020). Кроме того, в фауне бинагадинского местонахождения присутствует сип *Gyps fulvus*, также обитающий совместно с *A. monachus* на значительной части своего современного ареала. Присутствие трех видов крупных падальщиков в составе одной фауны, несомненно, объясняется (по меньшей мере, частично) различием в их кормовом поведении. Показано, что современные *A. monachus*, как правило, предпочитают объедать с туши остатки шкуры и жилы, в то время как *G. fulvus* – мягкие ткани (Böhmer et al., 2020). Современные *T. tracheliotus* по типу питания в целом схожи с *A. monachus* (Zhang et al., 2012), однако детали их кормовой стратегии остаются неизученными (Kemp et al., 2020). Примечательны различия между *T. platycephalus* и *A. monachus* в строении метатарсо-фаланговых суставов (что связано с несколько разным устройством стопы), а также черепа. Выразительно узкая височная яма у *T. platycephalus* свидетельствует об особой специализации аддукторной мускулатуры, что наряду с общей уплощенной формой черепа указывает на пищевые адаптации, отличные от таковых у *A. monachus*; нельзя исключить, что эти два вида могли иметь несколько различную кормовую базу. Уплощенная форма черепа *T. platycephalus* может говорить о способности

заглатывать более крупные куски пищи (низкий череп имеет *Gypaetus barbatus*, специализированный к потреблению костей) или быть приспособлением для более легкого прокалывания шкуры туши.

Вымирание грифов рода *Torgos* в Азии может быть связано с угасанием плейстоценовой мегафауны млекопитающих; примечательно, что эти птицы сохранились в Африке, где современное таксономическое разнообразие крупных травоядных богаче. Репрезентативная фауна млекопитающих, известная из бинагадинского местонахождения (Baryshnikov, 2002), свидетельствует о наличии сложной экосистемы, значительно расширявшей кормовую базу падальщиков, и тем самым позволявшей сосуществовать трем видам крупных грифов. В то же время, у нас нет прямых данных о том, присутствовали ли черный гриф и *T. platycephalus* sp. nov. одновременно в районе местонахождения – нельзя исключить и того, что они посещали регион местонахождения в различные периоды года или же были разнесены хронологически.

\* \* \*

Авторы выражают благодарность З. Боеву (Национальный естественно-исторический музей Болгарской академии наук) и А.Б. Савинцеву (Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН) за рецензирование данной работы и ценные замечания.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование поддержано грантом Российского научного фонда № 18-74-10081, <https://rscf.ru/project/18-74-10081>.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зеленков Н.В. Номенклатура скелета птиц // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3 / Ред. Курочкин Е.Н., Лопатин А.В., Зеленков Н.В. М.: ГЕОС, 2015. С. 61–85.
- Мустафаев И.М. Бинагадинский удод (*Ururopus L.*) из бинагадинских плейстоценовых отложений Азербайджана // Изв. НАН Азерб. Науки о Земле. 2016. № 1–2. С. 85–87.

- Серебровский П.В.* Птицы бинагадинских кировых отложений // Тр. Естеств.-ист. муз. 1948. Вып. 1–2. С. 21–68.
- Эйбатов Т.М., Зейниев О.А., Мустафаев И.М. и др.* Новые находки *Anser erythropus* L. в плейстоценовых бинагадинских кировых отложениях Азербайджана // Изв. НАН Азерб. Науки о Земле. 2015. № 1–2. С. 43–47.
- Amadon D.E., Mayr D.W., Snow M.A. et al.* Check-list of Birds of the World: a Continuation of the Work of James L. Peters. Vol. 8. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1979. 365 p.
- Baryshnikov G.* Local biochronology of Middle and Late Pleistocene mammals from the Caucasus // Russ. J. Theriol. 2002. V. 1. № 1. P. 61–67.
- Baumel J.J., Witmer L.M.* Osteologia // Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium. 2nd ed. / Ed. Baumel J.J. Cambridge: Nuttall Ornithological Club, 1993. P. 45–132.
- Bocheński Z.* List of European fossil bird species // Acta Zool. Cracov. 1997. V. 40. № 2. P. 293–333.
- Boev Z.N.* Gyps bochenski sp. n. (Aves: Falconiformes) from the Late Pliocene of Varshets (NW Bulgaria) // Acta Zool. Bulg. 2010a. V. 62. № 2. P. 211–242.
- Boev Z.N.* Prof. Nikolay Burchak–Abramovich’s private collection of Late Pleistocene birds from Binagada (Azerbaijan) – a lost treasure of avian paleontology: general review of the exploration of the site and its scientific value // Proc. 5th Intern. Meet. Eur. Bird Curat. Mon. Vertebr. Aves. Natur. Hist. Mus. Vienna. 2010b. V. 37. P. 169–198.
- Böhmer C., PrevotEAU J., Doriez O., Abourachid A.* Gulper, ripper and scrapper: anatomy of the neck in three species of vultures // J. Anat. 2020. V. 236. № 4. P. 701–723.
- Burchak–Abramovich N.Y.* Die Pleistozäne Vogelfauna der Ud SSR // Quartarpaläontologie. Berlin. 1975. Bd 1. S. 87–195.
- Carrasquilla F.H.* A new species of vulture (Aves, Aegypiinae) from the upper Pleistocene of Spain // Ardeola. 2001. V. 48. №1. P. 47–53.
- Catanach T.A., Halley M.R., Pirro S.* Enigmas no longer: using ultraconserved elements to place several unusual hawk taxa and adress the non-monophyly of the genus *Accipiter* (Accipitriformes: Accipitridae) // Biol. J. Linn. Soc. 2024.  
<https://doi.org/10.1093/biolinnean/blae028>
- de Vis C.W.* A contribution to the knowledge of the extinct avifauna of Australia // Ann. Queensl. Mus. 1905. V. 6. P. 3–25.
- Dickinson E.C., Remsen J.V.* (Eds.). The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 4<sup>th</sup> Ed. Vol. 1. Non-passerines. U.K.: Eastbourne: Aves Press, 2013.
- Hou L.* The Aragonian vertebrate fauna of Xiacaowan, Jangsu – 2. Aegypinae (Falconiformes, Aves) // Vertebr. PalAsiat. 1984. V. 22. № 1. P. 14–20.
- Hou L., Zhou Z., Zhang F., Li J.* A new vulture from the Miocene of Shandong, Eastern China // Vertebr. PalAsiat. 2000. V. 38. № 2. P. 104–110.
- Jollie M.* A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes (part II) // Evol. Theory. 1997. V. 2. P. 115–208.
- Kaya F., Bibi F., Zliobaite I. et al.* The rise and fall of the Old World savannah fauna and the origins of the African savannah biome // Natur. Ecol. Evol. 2018. V. 2. P. 241–246.
- Kemp A.C., Christie D.A., Sharpe C.J.* Lappet-faced Vulture (*Torgos tracheliotos*), version 1.0 // Birds of the World / Eds. del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J. et al. USA: Ithaca: Cornell Lab. Ornithol., 2020.  
<https://doi.org/10.2173/bow.lafvul1.01>
- Kleinschmidt A.* *Torgos tracheliotos todei* Forma Nova ein Mitteleuropäischer Fossiler Ohrngeier aus dem Diluvium von Salzgitter-Lebenstedt // Bonner Zool. Beitr. 1953. Bd 4. S. 21–30.
- Louchart A.* Les oiseaux du Pleistocène de Corse de quelques localités sardes. Ecologie, evolution, biogeographie et extinctions // Doc. Lab. Géol. Lyon. 2002. V. 155. P. 1–287.
- Louchart A.* Fossil birds of the Konso Formation // Bull. Univ. Mus. Univ. Tokyo. 2014. V. 47. P. 25–39.
- Lydekker R.* On the remains of some large extinct birds from the Cavern-deposits of Malta // Proc. Zool. Soc. London. 1890. V. 28. P. 403–411.
- Manegold A., Hutterer R.* First substantial evidence for Old World vultures (Aegypiinae, Accipitridae) from the early Palaeolithic and Iberomaurusian of Morocco // Paläontol. Z. 2021. V. 95. № 3. P. 503–514.
- Manegold A., Pavia M., Haarhoff P.* A new species of Aegypius vulture (Aegypiinae, Accipitridae) from the Early Pliocene of South Africa // J. Vertebr. Paleontol. 2014. V. 34. № 6. P. 1394–1407.
- Manegold A., Zelenkov N.V.* A new species of Aegypius vulture from the early Pliocene of Moldova is the earliest unequivocal evidence of Aegypiinae in Europe // Paläontol. Z. 2015. V. 89. № 3. P. 529–534.
- Mather E.K., Lee M.S., Worthy T.H.* A new look at an old Australian raptor places “*Taphaetus*” lacertosus de Vis 1905 in the Old World vultures (Accipitridae: Aegypiinae) // Zootaxa. 2022. V. 5168. № 1. P. 1–23.
- Mayr G.* Avian Evolution: the Fossil Record of Birds and Its Paleobiological Significance. Chichester: Wiley, 2017. 293 p.
- Meijer H.J.M., Sutikna T., Saptomo W.E. et al.* Late Pleistocene–Holocene non-passerine avifauna of Liang Bua (Flores, Indonesia) // J. Vertebr. Paleontol. 2013. V. 33. № 4. P. 877–894.
- Mindell D.P., Fuchs J., Johnson J.A.* Phylogeny, taxonomy, and geographic diversity of diurnal raptors: Falconiformes, Accipitriformes, and Cathartiformes // Birds of Prey. Biology and Conservation in the XXI Century / Eds. Sarasola J.H., Grande J.M., Negro J.J. Cham, Switzerland: Springer, 2018. P. 3–32.
- Mlíkovský J.* Taxonomic comments on the Quaternary vultures (Aves: Accipitridae, Aegypiinae) of Central Europe // Buteo. 1998. V. 10. P. 23–30.

- Nagy J., Tökölyi J. Phylogeny, historical biogeography and the evolution of migration in accipitrid birds of prey (Aves: Accipitriformes) // Ornithol. Hungar. 2014. V. 22. № 1. P. 15–35.
- Sánchez Marco A. New occurrences of the extinct vulture *Gyps melitensis* (Falconiformes, Aves) and a reappraisal of the paleospecies // J. Vertebr. Paleontol. 2007. V. 27. № 4. P. 1057–1061.
- Tyrberg T. Pleistocene Birds of the Palearctic, A Catalogue. Cambridge, Massachusetts, 1998. 720 p. (Publ. Nuttall Ornithol. Club. V. 27).
- Zhang Z., Huang Y., James H.F., Hou L. Two Old World vultures from the Middle Pleistocene of northeastern China and their implications for interspecific competition and biogeography of Aegypiinae // J. Vertebr. Paleontol. 2012. V. 32. № 1. P. 117–124.
- Zhang Z., Xiaoting Z., Zheng G., Hou L. A new Old World vulture (Falconiformes: Accipitridae) from the Miocene of Gansu Province, northwest China // J. Ornithol. 2010. V. 151. № 2. P. 401–408.

## A Vulture of the Genus *Torgos* (Aves: Accipitridae) in the Late Pleistocene of Azerbaijan

V. O. Gorbatcheva<sup>1</sup>, N. V. Zelenkov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

Old World vultures (Gypini) are large diurnal birds of prey, the characteristic inhabitants of open biotopes in Africa and southern Eurasia. Fossil remains of vultures are quite rare; the evolution of the group is poorly studied. This article describes the skull and tarsometatarsus of the large vulture *Torgos platycephalus* sp. nov. from the Upper Pleistocene of the Binagadi locality (Azerbaijan). This is the first fossil record of the genus in the Caucasus and the second confirmed one outside its modern range (*Torgos* sp. is also known from the Middle Pleistocene of China). The coexistence of three species of large scavengers in the Late Pleistocene of the Absheron Peninsula (in addition to *Torgos platycephalus*, *Aegypius monachus* and *Gyps fulvus* are also known from the Binagadi locality) can be explained by the richness of the food supply, which included a noticeable diversity of large mammals.

*Keywords:* fossil birds, new species, Accipitriformes, Caucasus, Pleistocene

УДК 569:551.793(477.75)

## EUCLADOCEROS ORIENTALIS (ARTIODACTYLA, CERVIDAE) ИЗ НИЖНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА ПЕЩЕРЫ ТАВРИДА В КРЫМУ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ВИДА

© 2024 г. И. А. Вислобокова\*

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

\*e-mail: ivisl@paleo.ru

Поступила в редакцию 01.02.2024 г.

После доработки 27.02.2024 г.

Принята к публикации 29.02.2024 г.

Установлено присутствие сложнорогого оленя *Eucladoceros orientalis* (Radulesco et Samson, 1967) в раннеплейстоценовой фауне пещеры Таврида в Крыму, возраст которой, по данным биохронологии, 1.8–1.5 млн лет. Дано описание проксимальных частей двух рогов, нижней челюсти, верхне- и нижнечелюстных зубов, а также плюсневой кости. Вид был выделен по материалам из местонахождения Псекупс в Предкавказье. Новые данные о морфологии этого вида подтверждают его принадлежность к роду *Eucladoceros*. *E. orientalis*, автохтонный вид раннеплейстоценовой фауны Северного Причерноморья, характерен для псекупского фаунистического комплекса юга Восточной Европы.

*Ключевые слова:* *Eucladoceros orientalis*, Cervinae, ранний плейстоцен, Крым, пещера Таврида

DOI: 10.31857/S0031031X24040119, EDN: SCUSQB

### ВВЕДЕНИЕ

Настоящие олени (подсемейство Cervinae) — одна из доминирующих групп млекопитающих позднего кайнозоя. Они хорошие индикаторы климата и ландшафтов, и данные их изучения с успехом используются для палеобиогеографических реконструкций и в биостратиграфии. В раннем плейстоцене Евразии родовое и видовое разнообразие этих оленей значительно превышало современное. Одной из доминирующих групп были олени рода *Eucladoceros* Falconer, 1868 (сложнорогие олени).

Среди материалов раскопок 2019–2023 гг. в пещере Таврида у пос. Зуя к востоку от Симферополя (Крым) присутствуют остатки нескольких раннеплейстоценовых цервин, в т.ч. крупных. Они найдены в основном слое с фауной псекупского териокомплекса, возраст которой, по биостратиграфическим данным, — 1.8–1.5 млн лет. Часть остатков принадлежит представителю трибы *Megacerini* — большерогому оленю *Arvernoceros verestchagini* David, 1992 (Вислобокова и др., 2019). Не меньший интерес

представляет первая находка в Крыму ископаемых остатков крупного оленя трибы *Cervini* (настоящих оленей), которого я отношу к виду *Eucladoceros orientalis* (Radulesco et Samson, 1967), ранее выделенному по материалам из Псекупса (Бакинская) (MNQ18).

Род *Eucladoceros* был распространен в Палеарктике в позднем плиоцене и раннем плейстоцене, с максимумом видового разнообразия в позднем виллафранке в зоне MNQ18, в интервале примерно от 2.2 до 1.5 млн л. н. Состав рода остается дискуссионным (см. Heintz, 1970; Azzaroli, Mazza, 1992, 1993; Spaan, 1992; Vos et al., 1995; Baygusheva, Titov, 2013; Van der Made, Dimitrijević, 2015; Tong, Zhang, 2019; Breda et al., 2020). Часть из 15 описанных европейских видов являются младшими синонимами ранее выделенных видов рода или принадлежат к другим родам. Систематическое положение некоторых видов остается не очень ясным из-за недостаточности ископаемых материалов или их освещения в литературе. Для зарубежных исследователей одним из таких видов оказался *E. orientalis*.

В состав рода *Eucladoceros* включают от пяти до девяти европейских видов: *E. dicranios* (Nesti, 1841) (типовой вид) и *E. stenoides* (Nesti, 1841) [= *E. tegulensis* (Dubois, 1904); Kahlke, 1997] с типовым местонахождением Верхнее Вальдарно в Италии; *E. sedgwicki* (Falconer, 1868) (= *E. dicranios*; Vos et al., 1995; *E. dicranios sedgwicki*; Baygusheva, Titov, 2013) из Бэктона (Норфолк) и *E. falconeri* (Dawkins, 1868) из Норвич-Крэга в Великобритании, *E. tetraceros* (Dawkins, 1878) из Пейроля и *E. senezensis* Deperet, 1910 (= *E. tegulensis*; Azzaroli, Mazza, 1992; *E. stenoides*; Vos et al., 1995) из Сенеза во Франции; *E. orientalis* (Radulesco et Samson, 1967) из Псекупса в России; *E. giulii* Kahlke, 1997 из Унтермассфельда в Германии; *E. montenegrensis* Made et Dimitrijevič, 2015 из Трлицы в Черногории. К этому роду также относятся два азиатских вида: *E. boulei* Teilhard de Chardin et Piveteau, 1930 из бассейна Нихэвань и *E. proboulei* Dong et Ye, 1996 из бассейна Юше в Китае. Для всех этих видов характерны рога с четырьмя–шестью длинными отростками, отходящими от переднего края ствола почти под прямым углом и часто дихотомически ветвящимися. Европейские *Eucladoceros* из виллафранка Франции, Испании и Нидерландов (Тегелена) по морфологии и морфометрическим показателям рогов, зубной системы и костей конечностей довольно сходны, и некоторые виды, по-видимому, конспецифичны (Heintz, 1970; Spaan, 1992; Vos et al., 1995).

Диагностика видов рода *Eucladoceros* основана на особенностях строения рогов и на общих размерах. Остаются нерешенными вопросы индивидуальной изменчивости многих видов, из-за чего не все таксономические проблемы могут быть решены. Параллелизмы в развитии рогов оленей широко распространены. Они нередко затрудняют диагностику и требуют очень тщательного изучения всего ископаемого материала. Систематическое положение некоторых видов оценивается неоднозначно и из-за того, что их рога имеют сходство с рогами оленей трибы *Megacerini*.

Представленность видов *Eucladoceros* в ископаемом состоянии разная, и сведения об их распространении неравномерны. Вид *E. orientalis* был известен лишь по полному рогу от черепа из Псекупса, найденного в начале 30-х гг. XX в., и верхней челюсти. Принадлежность к этому виду остатков из других местонахождений не достоверна.

Изучение материалов из Тавриды позволяет получить дополнительную информацию о морфологии *E. orientalis*, подтверждающую его систематическую принадлежность, а также уточняет данные о распространении этого вида.

Автор выражает благодарность всем участникам раскопок за сбор материалов, С.В. Багирову [Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН)] за фотографии образцов; К.К. Тарасенко, хранителю Палеонтологического музея им. Ю.А. Орлова, за помощь с фотографированием и измерением голотипа *E. orientalis* в витрине “Олени” этого музея; д-ру Л. Беллуччи (Ун-т Флоренции) за присланные фотографии голотипа *E. dicranios* IGF 270 из экспозиции Музея геологии и палеонтологии; и проф. В. Димитриевич (Ун-т Белграда) за информацию о находках в Трлице.

## ОПИСАНИЕ И СРАВНЕНИЕ МАТЕРИАЛА

### СЕМЕЙСТВО CERVIDAE GRAY, 1821

#### ПОДСЕМЕЙСТВО CERVINAE GRAY, 1821

#### Род *Eucladoceros* Falconer, 1868

##### *Eucladoceros orientalis* (Radulesco et Samson, 1967)

*Cervus* cf. *pliotarandoides*: Громов, 1948, с. 53.

*Eucladoceros pliotarandoides*: Верещагин, 1959, с. 60–62, рис. 30; Флеров, 1962, с. 373–374, рис. 492, 493.

*Psekupsoceros orientalis*: Radulesco, Samson, 1967, с. 332, рис. 5.

*Eucladoceros* sp.: Алексеева, 1977, с. 127, рис. 24а.

*Eucladoceros orientalis*: Вислобокова, 1990, с. 158; 2008, с. 81; Vislobokova, 2013, с. 885; Байгушева, 2010, с. 459–461; Baygusheva, Titov, 2013, с. 115, рис. 3, 4а.

*Megaceroides orientalis*: Azzaroli, Mazza, 1992, с. 127, рис. 3; 1993, с. 6, рис. 3.

*Praemegaceros pliotarandoides*: Croitor, Kostopoulos, 2004, с. 144, рис. 14, 16а; Croitor, 2006, с. 107, рис. 15; 2018, с. 90, рис. 37В.

Голотип — ПИН, № 4378/1, правый рог; Россия, Краснодарский край, местонахождение станица Бакинская на р. Псекупс; нижний плейстоцен, псекупский комплекс [впервые изображен Н.К. Верещагиным (1959, рис. 30); находится в экспозиции Палеонтологического музея им. Ю.А. Орлова].

Описание (рис. 1–3; 4, а–в). Проксимальные части двух сброшенных рогов, экз. ПИН, №№ 5644/3356 и 5644/3357, с частью первого отростка, обломаны выше первого разветвления и имеют следы погрызов (рис. 1). Медиальная сторона первого отростка и первого разветвления экз. ПИН, № 5644/3356 частично разрушены. Рога крупные, с очень высоко расположенным первым отростком. Розетка



**Рис. 1.** *Eucladoceros orientalis* (Radulesco et Samson, 1967): *a, б* – экз. ПИН, № 5644/3356, основание правого рога с частью ствола; *в, з* – экз. ПИН, № 5644/3357, основание правого рога с частью первого отростка; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен; *д, е* – голотип ПИН, № 4378/1, правый рог (его основание); Предкавказье, Псекупс; нижний плейстоцен; *a, в, д* – с медиальной стороны, *б, з, е* – спереди.

хорошо развита, почти округлая у экз. ПИН, № 5644/3356 и слегка уплощенная у экз. ПИН, № 5644/3357. Плоскость розетки почти перпендикулярна продольной оси ствола. Ствол выше первого разветвления немного разворачивается наружу и слегка отгибается назад; он почти округлый в основании и слабо уплощен выше первого разветвления. Первый отросток отходит от переднего края ствола вперед и слегка уплощен в поперечном направлении. У экз. ПИН, № 5644/3357 сохранилась значительная часть этого отростка. Отросток отклоняется сначала

немного наружу, а затем внутрь (передне-задняя ось отростка в его основании совпадает с продольной осью ствола, как у экз. ПИН, № 5644/3356), а на конце верхний край отростка отклоняется наружу примерно на  $20^\circ$ . Сечение первого отростка слабо овальное. Угол первого разветвления у экз. ПИН, № 5644/3356 –  $105^\circ$ , а у экз. ПИН, № 5644/3357, по-видимому, был близок к  $90^\circ$ . Промеры рогов и индексы приведены в табл. 1.

На фрагменте левой верхнечелюстной кости с  $P^2-M^1$ , экз. ПИН, № 5644/3359, сохранилась

**Таблица 1.** Параметры рогов *Eucladoceros orientalis*. DAP – передне-задний диаметр, DT – поперечный диаметр, DAPb – передне-задний диаметр основания рога, DTb – поперечный диаметр основания рога, Нехт – высота первого разветвления на внешней стороне. Данные в скобках приблизительные

Измерения, mm Индексы, %	ПИН 5644/3356	ПИН 5644/3357	ПИН 4378/1	
	Пещера Таврида		Псекупс	Псекупс (Baygusheva, Titov, 2013)
Полная длина	197.9+	–	1190	1080.0
DT пенька	–	–	(49)	(49)
DAP пенька	–	–	55.2	55.5
DT розетки (1)	67.1	–	53.7	60.0
DAP розетки (2)	69.5	54.4	61.9	67.5
DTb (3)	54	46.5	53.8	47.2
DAPb (4)	59	53	57	53.0
DT ствола над первым отростком (5)	46.5	–	47.4	52.0
DAP ствола над первым отростком (6)	59	–	59.5	60.7
DT основания первого отростка (7)	(42)	31.14	41.7	41.0
DAP основания первого отростка (8)	54	–	47.9	48.3
Длина первого отростка	–	–	–	>164
Угол первого разветвления	105	–	105	85
Угол отклонения ствола назад на уровне первого разветвления	45	–	40	–
Задний угол	155	–	140	–
Нехт (9)	142.8	130.6	137.1	? 131
Длина второго сегмента (10)	–	–	395	(363)
Длина третьего сегмента	–	–	186.4	230
Индекс уплощения розетки (1/2)	97	88	87	90
Индекс уплощения основания рога (3/4)	92	94	94	90
Индекс уплощения ствола над первым отростком (5/6)	78	–	80	90
Индекс уплощения основания первого отростка (7/8)	0.8	–	87	85
Индекс высоты первого разветвления (9/4)	242	246	241	(247)
Индекс длины второго разветвления (10/9)	–	–	288	(277)

часть узкого подглазничного желоба. Подглазничное отверстие, foramen infraorbitale, находилось на уровне переднего края P<sup>2</sup> (как у *E. giulii*; Breda et al., 2020), на расстоянии около 2 мм от основания коронки этого зуба.

Правая ветвь нижнечелюстной кости с P<sub>2</sub>–M<sub>3</sub>, экз. ПИН, № 5644/3358, со сравнительно низким, не утолщенным телом и не очень длинной диастемой. Маленькое нижнечелюстное отверстие лежит под P<sub>2</sub>, а крупное подбородочное отверстие около симфиза находится на расстоянии 6 см от зубного ряда.

Коронки зубов средней высоты. Верхние премоляры, экз. ПИН, №№ 5644/3359 и 5644/3360, со срединной вертикальной бороздкой на лингвальной стороне. Эта бороздка на P<sup>2</sup> разделяет протокон и гипокон почти до середины

коронки и едва выражена на P<sup>4</sup>. Внутренние долинки на премолярах с хорошо развитыми шпорами. На P<sup>4</sup>, экз. ПИН, № 5644/3359, у задней стенки коронки в основании шпоры образовался островок эмали (рис. 2). Моляры M<sup>1</sup> и M<sup>2</sup> экз. ПИН, № 5644/3360 с едва заметной складкой протокона на заднелингвальной стенке протокона, со слабым, двураздельным (билопостным) энтостилем на лингвальной стороне коронки между протоконом и гипоконем, а также с небольшими шпорами в долинках. Очень слабый базальный цингулум присутствует в основании передней стороны коронки.

Ряд нижних премоляров экз. ПИН, № 5644/3358 относительно длинный. Индекс длины премоляров равен 68%. Коронка P<sub>2</sub> сравнительно небольшая (как у *E. senecensis*; Heintz,

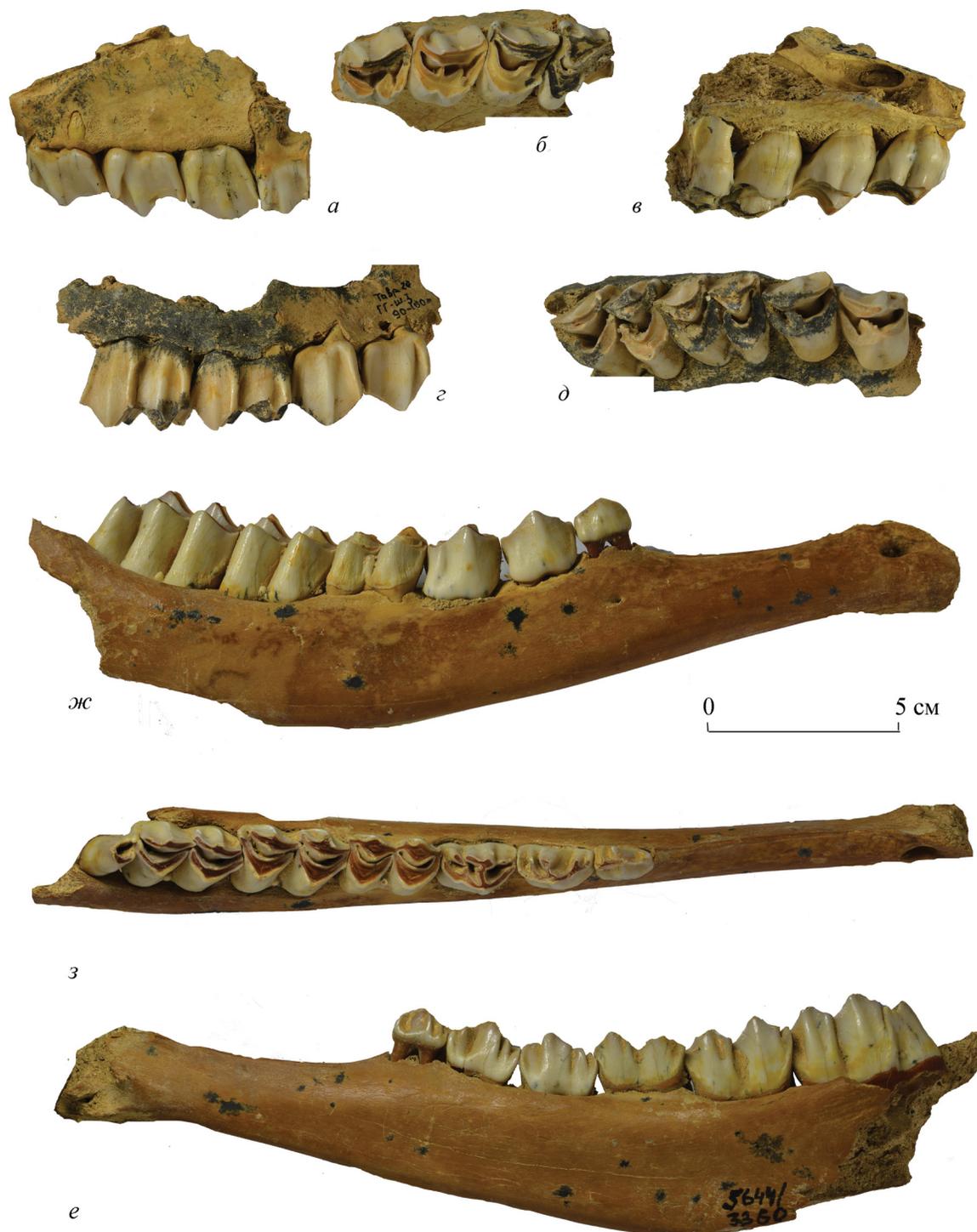


Рис. 2. *Eucladoceros orientalis* (Radulesco et Samson, 1967); а–в – экз. ПИН, № 5644/3359, фрагмент левой верхнечелюстной кости с  $P^2$ – $P^4$  и частью  $M^1$ ; г, д – экз. ПИН, № 5644/3360, фрагмент правой верхнечелюстной кости с  $P^3$ – $M^2$ ; ж–е – экз. ПИН, № 5644/3358, неполная правая ветвь нижнечелюстной кости с  $P^2$ – $M^3$ ; а, г, ж – с буккальной, б, д, з – с окклюзиальной, в, е – с лингвальной сторон; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

1970, табл. 31). На  $P_2$  и  $P_3$  метаконид не расширен, слегка сдвинут кзади; крылья энтокониды и гипокониды почти перпендикулярны передне-задней оси зуба. На  $P_4$  метаконид расширен спереди назад, но не сливается ни с параконидом, ни

с энтоконидом. На буккальной стороне  $P_4$  между гипоконидом и протоконидом (протопосткристидом) хорошо выражена вертикальная бороздка. На молярах эктостилид двулопастной в основании коронок; он высокий, столбикообразный

на  $M_1$  и очень небольшой на  $M_2$  и  $M_3$ . Слабый базальный цингулум развит лишь в основании передней стороны коронок. Лингвальная стенка третьей доли на  $M_3$  немного скошена относительно передне-задней оси зуба.

Плюсневая кость, экз. ПИН, № 5644/3362, обломана чуть выше замыкания продольного желоба на дорсальной (передней) поверхности, sulcus longitudinalis dorsalis. Кость с многочисленными следами погрызов. На задней поверхности латеральный край кости сбит, начиная от проксимального эпифиза и почти до середины диафиза. Кость стройная, ее полная длина, по-видимому, была около 31 см.

Размеры в мм, индексы в %. Экз. ПИН, № 5644/3359, фрагмент левой верхнечелюстной кости с  $P^2-M^1$ : длина  $P^2-P^4$  – 55.82; длина и ширина ( $L \times W$ ) зубов:  $P^2$  – 17.87 × 17.02;  $P^3$  – 18.23 × 21.41;  $P^4$  – 15.54 × 21.78; экз. ПИН, № 5644/3361:  $P^2$  – 17.84 × 18.27.

Экз. ПИН, № 5644/3360, фрагмент правой верхнечелюстной кости с  $P^3-M^2$ , длина и ширина ( $L \times W$ ) зубов:  $P^3$  – 18.93 × 23.65;  $P^4$  – 21.66 × 22.81;  $M^1$  – 26.5 × 24.21;  $M^2$  – 29.2 × 27.70.

Экз. ПИН, № 5644/3358, неполная правая ветвь нижнечелюстной кости с  $P_2-M_3$ : длина  $P_2-M_3$  – 144; длина  $P_2-P_4$  – 55.9 (57.9 по основаниям коронок); длина  $M_1-M_3$  – 82 (88 по основаниям коронок); зубы ( $L \times W$ ):  $P_2$  – 14.48 × 9.34;  $P_3$  – 19.12 × 11.63;  $P_4$  – 21.00 × 13.36;  $M_1$  – 24.31 × 15.16;  $M_2$  – 27.64 × 17.1;  $M_3$  – 34.6 × 17.24; экз. ПИН, № 5644/3362:  $M_3$  – 37.61 × 18.2; индекс  $P_2-P_4/M_1-M_3$  66; 68.

Экз. ПИН, № 5644/3362, левая плюсневая кость без дистального конца: неполная длина – 274, DT верхнего конца – 48.60, DAP верхнего конца – 53.95.

Сравнение. Строение рогов оленя из пещеры Таврида, морфологические особенности его нижней челюсти, зубной системы и плюсневой кости соответствуют таковым у видов рода *Eucladoceros*. Характерными для этого рода, в частности, являются ответвление длинного первого отростка от переднего края ствола почти перпендикулярно ему и его положение на некотором расстоянии от розетки (Teilhard de Chardin, Piveteau, 1930; Heintz, 1970; Vos et al., 1995). Уточненный диагноз рода, в частности, включает в себя сравнительно длинный ряд нижних премоляров, слабую степень моляризации  $P_4$ , уменьшение высоты эктостилидов от  $M_1$  к  $M_3$ , довольно стройные метаподии (Heintz, 1970; Azzaroli, Mazza, 1992; Tong, Zhang, 2019). В комплекс признаков *Eucladoceros* также



Рис. 3. *Eucladoceros orientalis* (Radulesco et Samson, 1967), экз. ПИН, № 5644/3363, левая плюсневая кость без дистального конца, *a* – сверху, *б* – спереди, *в* – сзади; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.



**Рис. 4.** Виды *Eucladoceros*: *а–в* – *E. orientalis* (Radulesco et Samson, 1967), голотип ПИН, № 4378/1, правый рог: *а* – передне-немедиальный вид, *б* – вид с медиальной стороны, *в* – реконструкция постановки рогов; Предкавказье, Псекупс; нижний плейстоцен; *г, д* – *E. dicranios* (Nesti, 1841), голотип IGF 270, череп с рогами: *г* – вид сбоку (без левого рога), *д* – вид спереди; Италия, Верхнее Вальдарно; нижний плейстоцен.

входят присутствие вертикальной бороздки на лингвальной стороне верхних премоляров и ее ослабление от  $P^2$  к  $P^4$  (Breda et al., 2020), очень слабые энтостили на лингвальной стороне моляров между протоконом и гипоконом, слабый базальный цингулум на передней стороне коронок верхних и нижних моляров (Teilhard de Chardin, Piveteau, 1930; Heintz, 1970). Все эти признаки выражены на образцах из пещеры Таврида.

Рога из пещеры Таврида по морфологии и размерам соответствуют голотипу *E. orientalis* из Псекупса. Высокое положение первого отростка (индекс 242–246%), как у голотипа, отличает оленя из Тавриды от всех других европейских видов рода (кроме '*E. montenegrensis*'). По данным Я. Ван дер Мада и В. Димитриевич, индекс высоты первого разветвления (100Next/DAPb) у европейских *Eucladoceros* из Норфолка, Верхнего Вальдарно, Сенеза, Пейроля и Тегелена (группа "*E. tegulensis/dicranios/tetraceros*") меньше 150% и обычно не выше 100%, у *E. giulii* из Унтермассфельда этот индекс в пределах 125–150% (Van der Made, Dimitrijević, 2015, рис. 5).

Олень из Тавриды отличается от *E. dicranios* (Nesti, 1841) из Верхнего Вальдарно (MNQ18) в Италии и местонахождения Ливенцовка (MNQ17) в Приазовье не разветвленным первым отростком, большей длиной второго сегмента и более крупными размерами (см. Azzaroli, 1979; Azzaroli, Mazza, 1992, 1993; Baygusheva, Titov, 2015).

От *E. senezensis* из Сенеза (MNQ18), Франция, отличается высоким положением первого отростка. Голотип этого вида – полный скелет самца, находится в экспозиции музея Ун-та Лиона (Faculté de Science). Размеры зубных рядов и плюсневой кости оленя из Тавриды попадают в диапазон этих параметров у *E. senezensis*. Индекс зубных сегментов  $P_2-P_4/M_1-M_3$  близок к верхнему значению у оленя из Сенеза (61.0–69.2%,  $m = 65.15\%$ ) (см. Heintz, 1970).

От *E. giulii* из Унтермассфельда (MNQ20), Германия, отличается более высоким положением первого отростка и, по-видимому, меньшими общими размерами. Длина зубного ряда  $P_2-M_3$  у оленя из Тавриды и индекс зубных сегментов близки к верхним значениям у *E. giulii* (128.5–146.7 мм и 61–67%,  $m = 64.79\%$ ), но длина плюсневых костей у него меньше, чем у *E. giulii* (352.2–387.8 мм) (см. Kahlke, 1997). Кроме того, олень из Тавриды отличается от *E. giulii* отсутствием пахиостоза нижней челюсти и более передним положением нижнечелюстного отверстия под зубным рядом, а также

более косой ориентировкой энтокониды на  $P_4$ . У *E. giulii* нижнечелюстное отверстие расположено на уровне  $P_2/P_3$ , а направление энтокониды часто совпадает с передне-задней осью зуба (см. Kahlke, 1997, 2001; Breda et al., 2020).

От *E. montenegrensis* Made et Dimitrijevič, 2015 (= ?*Praemegaceros montenegrensis*) из нижнего (или низов среднего, MIS19) плейстоцена Трлицы, Черногория, олень из Тавриды отличается более мелкими размерами, меньшей степенью моляризации  $P_4$ , а также, возможно, менее высоким положением первого разветвления. Его индекс у голотипа этого вида (основание рога TRL 90/31/1 из слоя 1, по данным В. Димитриевич) немного меньше 300% (Van der Made, Dimitrijević, 2015).

От *E. boulei* из нижнего плейстоцена Китая отличается меньшей высотой первого разветвления. Индекс этого параметра у *E. boulei* из бассейна Нихэвань, по данным Ван дер Мада, лежит в пределах 276–325%. Кроме того, олень из Тавриды отличается от китайского вида отсутствием пахиостоза нижней челюсти (см. Teilhard de Chardin, Piveteau, 1930; Tong, Zhang, 2019).

Замечания. У голотипа ПИН, № 4378/1 из Псекупса/Бакинской концы отростков и часть ствола сзади (ниже второго разветвления) обломаны. Образцом для реконструкции ствола и появления небольшого крючковатого заднего отростка, очевидно, послужили рога вида '*Cervus*' *pliotarandoides* (= *Praemegaceros pliotarandoides*) из Кортильоне-Монферрато, Италия, к которому он и был первоначально отнесен. В литературе, по-прежнему, часто можно встретить упоминания о близком родстве *E. orientalis* из Псекупса и оленя из Кортильоне-Монферрато.

Новый род и вид *Psekupsoceros orientalis* был выделен К. Радулеско и П. Самсоном по рисунку этого реконструированного рога, приведенному в "Основах палеонтологии" (Флеров, 1962, рис. 492), и отнесен ими к трибе *Megacerini* (Radulesco, Samson, 1967, рис. 5). На рисунке в "Основах ..." не было указано, с какой стороны рог изображен и правый он или левый. Этот рисунок не дает полного представления о реальной форме рога, из-за чего, в значительной мере, возникли разногласия в оценке таксономического положения вида. На основе этого рисунка часть исследователей относит оленя из Псекупса к мегацеринам, либо как *Megaceroides orientalis* (Azzaroli, Mazza, 1992, 1993), либо как *Praemegaceros pliotarandoides* (Croitor, Kostopoulos, 2004; Croitor, 2006).

Российские исследователи, изучавшие голотип ПИН, № 4378/1, считают оленя из Псекупса представителем рода *Eucladoceros* (Верещагин, 1959; Флеров, 1962; Алексеева, 1977; Вислобокова, 1990; Байгушева, 1994, 2010; Baygusheva, Titov, 2013).

По данным В.И. Громова (1948), в станице Бакинской (Псекупсе) был найден череп с одним рогом. Череп не сохранился, но некоторые его морфологические особенности и измерения приведены К.К. Флеровым в его рукописи и опубликованы в статьях В.С. Байгушевой и В.В. Титова (Байгушева, 1994; Baygusheva, Titov, 2013). Контурный рисунок-реконструкция черепа с двумя рогами из монографии Л.И. Алексеевой (1977, рис. 24а) продублирован в ряде работ других авторов. К сожалению, реконструированное положение рогов на нем не согласуется с голотипом ПИН, № 4378/1. Выводы о систематическом положении оленя из Псекупса, сделанные на основе этого рисунка, также некорректны.

Материал. Из пещеры Таврида: проксимальные части правых рогов, экз. ПИН, №№ 5644/3356 и 5644/3357; фрагмент левой верхнечелюстной кости с  $P^2-M^1$ , экз. ПИН, № 5644/3359; фрагмент правой верхнечелюстной кости с  $P^3-M^2$ , экз. ПИН, № 5644/3360; неполная правая ветвь нижнечелюстной кости с  $P_2-M_3$ , экз. ПИН, № 5644/3358; левый  $M_3$ , экз. ПИН, № 5644/3362; левая плюсневая кость без дистального конца, экз. ПИН, № 5644/3363.

#### О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ, РОДСТВЕННЫХ СВЯЗЯХ И РАСПРОСТРАНЕНИИ *EUCLADOCEROS ORIENTALIS*

Олени рода *Eucladoceros* были характерным элементом раннеплейстоценовых фаун Палеарктики. Ареал рода простирался от Западной Европы до восточных районов Азии. В Европе и на Кавказе они были распространены в позднем плиоцене (пьяченции) – раннем плейстоцене (гелазии–калабрии), в течение виллафранка и эпивиллафранка (зоны млекопитающих MN16b–MNQ20), в интервале примерно от 3.2 до 0.8 млн л. н. (до начала среднего плейстоцена). Эволюция и распространение этих оленей были тесно сопряжены с глобальными ландшафтно-климатическими изменениями.

Представители рода *Eucladoceros* по морфологии черепа и положению отростков на передней стороне ствола сходны с другими *Cervini*, в т.ч. с благородным оленем *Cervus elaphus* L. Сходство с этим видом выявлено и в строении костного

лабиринта каменистой кости у *E. senezensis* из Сенеза (= *E. stenoides*; Mennecart et al., 2017). Почти все виды *Eucladoceros* сначала (их авторами) относились к роду *Cervus*.

**О систематическом положении *E. orientalis*.** В описании черепа оленя из Псекупса присутствуют признаки, характерные для *Eucladoceros*; в частности, равные мастоидная и посторбитальная ширина, сравнительно небольшая высота затылка, крупные этмоидальные щели и хорошо выраженные предглазничные ямки (см. Байгушева, 1994; Baygusheva, Titov, 2013). Морфология и размеры рога голотипа ПИН, № 4378/1 и рогов из Тавриды также соответствуют *Eucladoceros*. У голотипа ПИН, № 4378/1 дистальные отростки (второй и выше) длинные, слабо уплощенные, дихотомически ветвящиеся (как бы слитые в основаниях). Первый отросток расположен на передней стороне ствола и на расстоянии от розетки; он отходит вперед и немного в сторону, а на конце слегка отгибается вверх; его сечение овально-округлое (субокруглое). Угол первого разветвления  $105^\circ$  попадает в диапазон  $65-145^\circ$  у *E. senezensis* (см. Heintz, 1970, с. 197). Обломанная задняя часть ствола этого рога, очевидно, могла быть довольно длинной и ветвистой, похожей на дистальную часть ствола у голотипа *E. dicranios* из Верхнего Вальдарно или у *Eucladoceros dicranios tanaitensis* из Ливенцовки (см. Baygusheva, Titov, 2013, рис. 2с). На втором отростке у *E. orientalis* есть небольшой дополнительный отросток. Присутствие вторичных отростков на заднем крае дистальных отростков (второго и выше) отмечено и у других видов *Eucladoceros* (Heintz, 1970; Vos et al., 1995). Длина рога у *E. orientalis* (до конца пятого отростка) примерно на 20 см больше, чем у *E. senezensis* (800 мм; Heintz, 1970).

Голотип *E. orientalis* имел характерную для *Eucladoceros* ориентировку рогов (виды спереди и сбоку) (рис. 4). По типу она сходна с ориентировкой ствола, первого и дистальных отростков у голотипа *E. dicranios* (IGF 270) из Верхнего Вальдарно (Италия) из экспозиции Музея геологии и палеонтологии Ун-та Флоренции. Спереди сходство проявляется: 1) в дугообразном изгибе ствола и небольшом развороте наружу его дистальной части; 2) в ответвлении первого отростка от передней стороны ствола, его направлении в сторону-вперед, небольшом изгибе и развороте; 3) в ответвлении дистальных отростков от передней стороны ствола и их направлении в сторону-вверх. Виды сбоку у голотипов этих видов также похожи: 1) продольные оси пенька и основания ствола совпадают; 2) на

уровне первого отростка ствол отгибается назад; 3) выше первого разветвления ствол дугообразно изогнут; его верхний край выпуклый, а нижний вогнутый; 4) дистальные отростки слиты в основании, отходят от ствола почти под прямым углом, направлены наружу. При этом расстояние между первым и вторым разветвлениями (длина второго сегмента) на рогах *E. orientalis* значительно больше, чем у *E. dicranios*. У *E. orientalis* второй сегмент почти в три раза длиннее первого сегмента, индекс его длины 288% (табл. 1).

Новые данные из Тавриды дополняют имеющуюся информацию о морфологии *E. orientalis* и подтверждают принадлежность выделенного румынскими палеонтологами вида к роду *Eucladoceros*. Морфология нижней челюсти и зубов оленя из Тавриды, а также его плюсневой кости, соответствует роду *Eucladoceros*.

От мегацерин рода *Praemegaceros* (в т.ч. *P. pliotarandoides* = *Megaceroides pliotarandoides*, = *M. verticornis*: Azzaroli, 1979) олень из Тавриды хорошо отличается отсутствием диагностических признаков этого рода в строении рогов (угловатости ствола, заднего отростка), а также по строению нижней челюсти и зубной системы.

Кроме того, рога *E. orientalis* и *P. pliotarandoides* хорошо различаются положением и направлением первого (надглазничного, дорсального) отростка и ориентировкой дистальной половины рога. У *P. pliotarandoides*, в отличие от *E. orientalis*, первый отросток отходит от внутреннего края ствола и резко загибается наружу и часто вниз, а дистальная часть рогов нередко занимает почти вертикальное положение, параллельное сагиттальной плоскости черепа. Эти признаки хорошо выражены у голотипа из Кортильоне-Монферрато и у *P. pliotarandoides* (= *Orthogonoceros verticornis*: Melentis, 1967) из Альякмона в Греции (Athassiou, 2022, рис. 7). Байгушева и Титов понизили таксономический статус этого вида до подвидового, *Eucladoceros orientalis pliotarandoides*, и относят к нему не только оленя из Монферрато, но и ископаемые остатки из местонахождений таманского комплекса (Семибалки и Цимбал) в Предкавказье, а также из Мариуполя в Северном Приазовье (Байгушева, 2010; Baygusheva, Titov, 2013, рис. 4b, c). По моим представлениям, сходство *E. orientalis* из Псекупса и оленя из Кортильоне-Монферрато является отражением параллелизма в эволюции рогов этих крупных оленей (особенностей их морфогенеза и биомеханики), в т.ч. обусловленного сходными адаптациями к сходной среде обитания.

Гипотеза о том, что олень из Псекупса представлял собой промежуточную стадию от *Eucladoceros* к *Megaceroides* (= *Praemegaceros*) (Azzaroli, 1979; Azzaroli, Mazza, 1992, 1993), основанная на предполагаемом сходстве с *P. pliotarandoides*, не согласуется с новыми сведениями о строении и ориентировке его рогов, а также с имеющимися данными по истории мегацерин. Род *Praemegaceros* появился в Азии, и его предком был *Orthogonoceros* из позднеплиоценовых фаун Шамара в Монголии и Удунги в Забайкалье, возраст которых около 3.5–3.0 млн лет (MN16a) (Вислобокова, 1990, 2012; Vislobokova, 2013).

**О родственных связях *E. orientalis*.** Ранняя история *Eucladoceros* почти не отражена в ископаемой летописи. Древнейшим *Eucladoceros*, по-видимому, является *E. proboulei* Dong et Ye, 1996 из плиоцена бассейна Юше, местонахождение YS115 (Lou Hong Gou, ca. 5 млн л. н.) в Китае. Этот вид выделен по единственному рогу, имеющему определенное сходство с *Cervavitus*. Род *Cervavitus* мог стоять в основании адаптивной радиации *Cervinae* и быть предковой формой для *Eucladoceros* и других родов трибы *Cervini*, а также *Megacerini* (Флеров, 1952; Вислобокова, 1990; Petronio et al., 2007; Vislobokova, 2013). Ряд сходных морфологических особенностей рогов (в т.ч. связанных с уплощением и дихотомическим ветвлением отростков) у *Eucladoceros* и некоторых мегацерин может быть обусловлен общностью предка и сходством эволюционного развития.

Основные направления онтогенетического и эволюционного развития рогов у *Eucladoceros* – увеличение размера, удлинение ствола и умеренное усиление его изгиба, увеличение угла первого разветвления, развитие и усиление дихотомии отростков, удлинение второго сегмента, удлинение первого отростка и усиление его дихотомии. Эволюционные изменения зубной системы, в частности, связаны с сокращением относительной длины зубного ряда, уменьшением размеров первых и вторых премоляров, усилением моляризации  $P_4$ .

Несмотря на значительное сходство и близкий геологический возраст видов *E. stenoides*, *E. tegulensis* и *E. senecensis* с простым типом рогов, считать их конспецифичными и сводить в синонимику *E. stenoides*, как это предлагалось Й. Восом и его коллегами (Vos et al., 1995), пока надежных оснований нет. Онтогенез европейских видов почти не изучен. Не исключено, что молодые особи видов со сложным, дихотомически ветвящимся типом рогов, имели рога

простого типа, и *E. stenoides* представлял лишь онтогенетическую стадию *E. dicranios* (Van der Made, Dimitrijević, 2015). Оба вида описаны по материалам из Верхнего Вальдарно (Италия).

По морфологии дистальной части рогов *E. orientalis* сходен с группой европейских видов с дихотомически ветвящимися (bi- или trifurcated) отростками, *E. sedgwicki*, *E. dicranios* и *E. giulii*, но отличается от них не разветвленным первым (надглазничным) отростком, как у других европейских видов, *E. senezensis*, *E. stenoides*, *E. tegulensis* и *E. tetraceros*.

Такое же сочетание морфологических признаков рогов, как у *E. orientalis*, присутствует у *E. boulei*, характерного для нихэваньского века млекопитающих (2.2–1.7 млн л. н., MNQ18) Китая. Общие признаки в строении рогов у *E. orientalis* и *E. boulei* (высокое положение первого отростка и особенности дихотомического ветвления отростков дистальной части рога) отражают общее направление эволюции, характерное в целом для рода *Eucladoceros*, а не их близкое родство. Судя по материалам из Тавриды, *E. orientalis* был меньше по размерам, с менее длинными метаподиями и, в отличие от *E. boulei*, без пахиостога нижней челюсти (см. Teilhard de Chardin, Piveteau, 1930; Tong, Zhang, 2019). Различия между этими видами свидетельствуют об их принадлежности к разным, рано разошедшимся ветвям. Китайские исследователи предполагают, что, несмотря на явное сходство с европейскими видами, *E. boulei*, скорее всего, относился к отдельной ветви (a divergent clade) (Tong, Zhang, 2019).

Высокое положение первого разветвления и ориентировка плоскости розетки сближают *E. orientalis* с *E. montenegrensis* из Трлицы в Черногории. Форма основания ствола (положение плоскости розетки относительно ствола), высокое положение и строение первого отростка, а также маленькие первый и второй премоляры отличают этого оленя, по мнению авторов вида, от *Megaceroides* (= *Pragemaceros*) (Van der Made, Dimitrijević, 2015, рис. 13, 15). По размерам олень из Черногории превосходил *E. orientalis* и *E. giulii* из Унтермассфельда (ca. 1 млн л. н.) в Германии. Этот олень, как и *E. giulii*, мог относиться к позднейшим европейским популяциям рода, обитавшим в Европе. Предполагается, что *E. giulii* присутствует не только в Унтермассфельде, но и в ряде других местонахождений Европы в интервале примерно 1.4/1.3–0.8 млн л. н., а также в Закавказье, и что этот вид был

последним представителем рода *Eucladoceros* (Kahlke, 1997, 2001; Breda et al., 2020).

По общим размерам и уровню эволюционно-го развития зубной системы *E. orientalis* ближе к видам из позднего виллафранка (2.2–1.5 млн л. н.) Европы (*E. senezensis* и др.) и немного прогрессивнее *E. dicranios* из фаун хапровского комплекса (2.6–2.2 млн л. н.) Северного Приазовья. По сравнению с *E. dicranios*, его рога крупнее, с большей высотой первого разветвления и менее уплощенным стволом.

**О распространении *Eucladoceros* и *E. orientalis*.** В Западную Палеарктику первые *Eucladoceros* распространились из Восточной Палеарктики в конце плиоцена. Древнейшие *Eucladoceros* известны из раннего виллафранка (MNQ16b, 3.1–2.6 млн л. н.) Украины, Азербайджана (Кушкун) и Грузии (Квабеби) (Векуа, 1972; Вислобокова, 2008). Последние популяции этого рода, по-видимому, исчезли на рубеже раннего и среднего плейстоцена (Van der Made, Dimitrijević, 2015; Breda et al., 2020).

Увеличение разнообразия *Eucladoceros* и изменения основных эволюционных линий прослеживаются в конце гелазия – начале калабрия примерно на уровне палеомагнитного субхрона Олдувей, 1.95–1.77 млн л. н., до и вскоре после него. В это время в Западной Европе на смену *E. senezensis* приходит *E. tetraceros*, и впервые появляются *E. dicranios*, *E. stenoides* и *E. tegulensis*, а на юге Восточной Европы *E. dicranios* сменяется видом *E. orientalis*. Значительные колебания климата планеты и ландшафтные перестройки могли способствовать разрывам ареалов и видообразованию, в т.ч. по периферии ареала рода.

Картина распространения видов *Eucladoceros* и морфологическая преемственность *E. dicranios* и *E. orientalis* позволяют предполагать, что *E. orientalis* был автохтонным видом Северного Причерноморья и возможным потомком *E. dicranios*. В Восточной Европе *E. dicranios* характерен для хапровского фаунистического комплекса (2.6–2.2 млн л. н., MNQ17). Остатки этого вида найдены в Хапрах, Ливенцовке и Морской-1 (Байгушева, 1971; Титов, 2008; Baygusheva, Titov, 2015). Вид *E. orientalis* характерен для псекупского фаунистического комплекса (2.2–1.5 млн л. н.). Кроме фаун Псекупс/Бакинская в Предкавказье и Таврида в Крыму, *E. orientalis*, возможно, присутствует и в других местонахождениях этого возраста на территории Украины и Молдавии (см. Алексеева, 1977; Croitor, 2018), но данный

вопрос требует специального изучения и ревизии имеющегося ископаемого материала.

**Экология *E. orientalis*.** Олени вида *E. orientalis*, по-видимому, были обитателями разреженных лесов, экотонов на границах лесов, пространств, подобных лесным саваннам. Сравнительно небольшой размах рогов оленя из Псекупса был удобен при передвижении в разреженных лесах, а небольшой разворот дистальной половины рога наружу связан с демонстрационным поведением на открытых пространствах. Олени вида *E. orientalis* были браузерами, как и другие виды рода *Eucladoceros* (см. Valli, Palombo, 2005; Breda et al., 2020). Об этом говорят особенности морфологии нижней челюсти, зубной системы и характера стирания (мезоизноса) зубов оленя из Тавриды.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение материалов из пещеры Тавриды позволило установить присутствие второго вида крупного оленя в составе раннеплейстоценовой фауны из пещеры Тавриды и отнести его к *Eucladoceros orientalis* из местонахождения Псекупс в Предкавказье. На основе анализа строения рогов голотипа, с учетом новых сведений из Тавриды, уточнено систематическое положение этого вида и подтверждена его родовая и видовая принадлежность. Особенности строения черепа, рогов, зубной системы и плюсневой кости этого оленя соответствуют роду *Eucladoceros*. Вид *E. orientalis* характерен для псекупского фаунистического комплекса (MNQ18). В фауне Тавриды он сосуществовал с большерогим оленем *Arvernoceros verestchagini*.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-14-00214, <https://rscf.ru/project/22-14-00214/>.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у нее нет конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Алексеева Л.И.* Териофауна раннего антропогена Восточной Европы. М.: Наука, 1977. 216 с.  
*Байгушева В.С.* Ископаемая териофауна Ливенцовского карьера (Северо-Восточное Приазовье) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1971. Т. 69. Вып. 49. С. 5–29.

*Байгушева В.С.* К строению черепа крупных оленей хазровского комплекса // Палеотериология. М.: Наука, 1994. С. 236–252.

*Байгушева В.С.* Сложнорогие олени р. *Eucladoceros* псекупского и таманского комплексов Приазовья // Историко-археологические исследования в Азове и на Нижнем Дону в 2007–2008 г. Вып. 24. Азов: Изд-во Азовского музея-заповедника, 2010. С. 458–470.

*Верещагин Н.К.* Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 704 с.

*Векуа А.К.* Квабевская фауна акчагыльских позвоночных. М.: Наука, 1972. 352 с.

*Вислобокова И.А.* Ископаемые олени Евразии. М.: Наука, 1990. 208 с.

*Вислобокова И.А.* Основные этапы эволюции сообществ парнопалых Северной Евразии в плиоцене – начале среднего плейстоцена. Часть 1 // Палеонтол. журн. 2008. № 3. С. 76–91.

*Вислобокова И.А.* История большерогих оленей (*Megacerosini*, *Cervidae*, *Artiodactyla*). М.: ГЕОС, 2012. 103 с.

*Вислобокова И.А., Титов В.В., Лавров А.В. и др.* О находке большерогого оленя рода *Arvernoceros* в пещере Тавриды в Крыму // Док. Акад. наук. 2019. Т. 487. № 5. С. 596–599.

*Громов В.И.* Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР (Млекопитающие, Палеолит). М.: Изд-во АН СССР, 1948. 522 с.

*Титов В.В.* Крупные млекопитающие позднего плиоцена Северо-Восточного Приазовья. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2008. 262 с.

*Флеров К.К.* Кабарги и олени. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 225 с.

*Флеров К.К.* Семейство *Cervidae* Gray, 1821 – олени // Основы палеонтологии. Т. 13. М.: Гос. Науч.-тех. изд-во лит.-ры по геол. и охране недр, 1962. С. 368–378.

*Athanassiou A.* The fossil record of continental fossil deer (Mammalia: Artiodactyla: Cervidae) in Greece // Fossil Vertebrates of Greece Vol. 2 / Ed. Vlachos E. Springer, 2022. P. 205–247.

*Azzaroli A.* Critical remarks on some giant deer (genus *Megaceros* Owen) from the Pleistocene of Europe // *Palaeontogr. Ital.* 1979. V. 71. P. 5–16.

*Azzaroli A., Mazza P.* On the possible origin of the Giant deer genus *Megaceroides* // *Rend. Accad. Lincei.* 1992. V. 9. № 3. P. 23–32.

*Azzaroli A., Mazza P.* Large early Pleistocene deer from Pietrafitta lignite mine, Central Italy // *Palaeontogr. Ital.* 1993. V. 80. P. 1–24.

*Baygusheva V.S., Titov V.V.* Large deer from the Villafranchian of Eastern Europe (Sea of Azov Region):

- Evolution and paleoecology // Quatern. Intern. 2013. V. 284. P. 110–122.
- Breda M., Kahlke R.-D., Lister A.M.* New results on cervids from the Early Pleistocene site of Untermassfeld // The Pleistocene of Untermassfeld near Meiningen (Thüringen, Germany), Part 4 / Ed. Kahlke R.-D. Monogr. Röm.-German. Zentralmuseums. 2020. Bd 40. H. 4. P. 1197–1249.
- Croitor R.* Taxonomy and systematics of large-sized deer of the genus *Præmegaceros* Portis, 1929 (Cervidae, Mammalia) // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 2006. V. 256. P. 91–116.
- Croitor R.* Plio-Pleistocene deer of Western Palearctic: taxonomy, systematics, phylogeny. Chişinău: Inst. Zool. Acad. Sci. Moldova, 2018. 140 p.
- Croitor R., Kostopoulos D.S.* On the systematic position of the large-sized deer from Apollonia, Early Pleistocene, Greece // Paläontol. Z. 2004. Bd 78. № 1. P. 137–159.
- Dong W., Ye J.* Two new cervid species from the Late Neogene of Yushe Basin, Shanxi Province, China // Vertebr. Palasiat. 1996. V. 34. № 2. P. 135–144.
- Heintz E.* Les cervidés villafranchiens de France et d'Espagne // Mém. Muséum Nat. Hist. Natur. Sér. C. 1970. T. 22. P. 1–303.
- Kahlke H.-D.* Die Cerviden-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld // Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). T. 1 / Ed. Kahlke R.-D. Monogr. Röm.-German. Zentralmuseums. 1997. Bd 40. H. 1. S. 181–275.
- Kahlke H.-D.* Neufunde von Cerviden-Resten aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld // Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). T. 2 / Ed. Kahlke R.-D. Monogr. Röm.-German. Zentralmuseums. 2001. Bd 40. H. 2. S. 461–482.
- Melentis J.K.* *Orthogonoceros verticornis* aus dem Altpleistozän des Beckens von Haliakmon (Griechenland) // Ann. Géol. Pays Hellén. 1967. V. 18. P. 447–455.
- Mennecart B., Demiguel D., Bibi F. et al.* Bony labyrinth morphology clarifies the origin and evolution of deer // Sci. Reports. 2017. № 13176. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12848-9>
- Petronio C., Krakhmalnaya T., Bellucci L., Di Stefano G.* Remarks on some Eurasian pliocervines: Characteristics, evolution, and relationships with the tribe Cervini // Geobios. 2007. V. 40. P. 113–130.
- Radulesco C., Samson P.* Sur un nouveau cerf megacerin du Pleistocene Moyen de la Depression de Brasov (Roumanie) // Geol. Romana. 1967. V. 6. P. 317–344.
- Spaan A.* A revision of the deer from Tegelen (province of Limburg, The Netherlands) // Scripta Geol. 1992. V. 98. P. 1–85.
- Teilhard de Chardin P., Piveteau J.* Les mammifères fossils de Nihowan (Chine) // Ann. Paléontol. 1930. V. 19. P. 1–134.
- Tong H.-W., Zhang B.* New fossils of *Eucladoceros boulei* (Artiodactyla, Mammalia) from Early Pleistocene Nihewan Beds, China // Palaeoworld. 2019. V. 28. № 3. P. 403–424.
- Valli A.M., Palombo M.R.* Le régime alimentaire du Cervidae (Mammalia) *Eucladoceros ctenoides* (Nesti 1841) reconstitute par la morphologie du crâne et par l'usure dentaire // Ecl. Geol. Helvet. 2005. V. 98. P. 133–143.
- Van der Made J., Dimitrijević V.* *Eucladoceros montenegrensis* n. sp. and other Cervidae from the Lower Pleistocene of Trlica (Montenegro) // Quatern. Intern. 2015. V. 389. P. 90–118.
- Vislobokova I.A.* Morphology, taxonomy, and phylogeny of megacerines (Megacerini, Cervidae, Artiodactyla) // Paleontol. J. 2013. V. 47. № 8. P. 833–950.
- Vos J., Mol D., Reumer J.W.F.* Early Pleistocene Cervidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Oosterschelde the Netherlands), with a revision of the cervid genus *Eucladoceros* Falconer, 1868 // Deinsea. 1995. V. 2. P. 95–121.

## ***Eucladoceros orientalis* (Artiodactyla, Cervidae) from the Lower Pleistocene of Taurida Cave in the Crimea and the Systematic Position of the Species**

**I. A. Vislobokova**

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

The presence of the large comb-antlered deer *Eucladoceros orientalis* (Radulesco et Samson, 1967) has been discovered in the Early Pleistocene fauna (1.8–1.5 Ma) of the Taurida Cave in the Crimea. The proximal parts of two antlers, two incomplete upper jaws, lower jaw, dentition, and metatarsal bone are described. New data on the morphology of this species confirm its assignment to the genus *Eucladoceros*. *E. orientalis*, an autochthonous species of the Early Pleistocene fauna of the Northern Black Sea region, is characteristic of the Psekupsian faunal complex of southern Eastern Europe.

*Keywords:* *Eucladoceros orientalis*, Cervinae, early Pleistocene, Crimea, Taurida Cave