

ISSN 0031-031X

Номер 1

Январь - Февраль 2023



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Номер 1, 2023

Позднемеловые планктонные фораминиферы Горного Крыма из коллекции
Музея земледования МГУ

Н. О. Гречихина 3

Новый род *Aleksialeks* gen. nov. и новые виды радиолярий ранней перми
Южного Урала России

М. С. Афанасьева 13

Новые данные о сарматских *Aglajidae* (Gastropoda)

А. В. Гужов 32

Первая находка представителя рода *Atsabites Haniel* (Paragastrioceratidae, Ammonoidea)
в нижнепермских отложениях Памира

Т. Б. Леонова 37

Обзор триасовых ручейников (Insecta: Trichoptera) с описанием новых видов
из триаса Киргизии (местонахождение Джайляучо)

И. Д. Сукачева, Н. Д. Синиченкова 42

Electrocoryssopini – новая триба подсемейства *Conoderinae* (Coleoptera: Curculionidae)
из балтийского янтаря

А. А. Легалов 49

Вид *Palmatolepis tatarica* Ovnatanova et Gatovsky, 2020: история его выделения
и интерпретации в мировой литературе по конодонтам позднего девона

Н. С. Овнатанова, Л. И. Кононова 54

Новые данные о неоплейстоценовой фауне млекопитающих района
природного парка “Ленские столбы” (бассейн Средней Лены, Якутия)

*Г. Г. Боескорров, Е. Н. Мащенко, И. В. Пономарев, Н. Г. Соломонов, П. Р. Ноговицын,
М. В. Щелкова, А. Д. Степанов, О. Б. Олейников* 63

Первая находка овцебыка рода *Megalovis* (Artiodactyla, Bovidae) в нижнем плейстоцене
пещеры Таврида в Крыму

И. А. Вислобокова 74

Новые находки рукокрылых (Chiroptera, Mammalia) в плейстоценовом
местонахождении Эль-Аброн (Куба)

В. В. Росина, А. В. Лопатин, А. К. Агаджанян, С. Фиоль Гонсалес 84

Акантоморфные акритархи из отложений венда внутренних районов Сибирской платформы

Е. Ю. Голубкова 93

Новый представитель рода *Pinus* L. из юрских отложений Белгородской области, Россия

Н. В. Баженова, А. В. Баженов, М. В. Теклева, А. С. Резвый 102

Contents

No. 1, 2023

Late Cretaceous Planktonic Foraminifera of the Mountainous Crimea
in the MSU Earth Science Museum's Collection

N. O. Grechikhina 3

New Radiolarian Genus *Aleksialeks* gen. nov. and New Species from the Early Permian
of the South Urals of Russia

M. S. Afanasieva 13

New Data about Sarmatian Aglajidae (Gastropoda)

A. V. Guzhov 32

First Record of the Genus *Atsabites* Haniel (Paragastrioceratidae, Ammonoidea)
from the Lower Permian of the Pamirs

T. B. Leonova 37

A Review of the Triassic Caddisflies with a Description of New Species
from the Middle–Upper Triassic of Kyrgyzstan

I. D. Sukatsheva, N. D. Sinitshenkova 42

Electrocoryssopini—a New Tribe of the Subfamily Conoderinae (Coleoptera: Curculionidae)
from Baltic Amber

A. A. Legalov 49

The Species *Palmatolepis tatarica* Ovnatanova et Gatovsky, 2020: History of Its Separation
and Interpretation in the World Literature on Conodonts of the Late Devonian

N. S. Ovnatanova, L. I. Kononova 54

New Data on the Neopleistocene Mammal Fauna from the Region of the Natural Park “Lenskie Stolby”
(Middle Lena River Basin, Yakutia)

*G. G. Boeskorov, E. N. Maschenko, I. V. Ponomarev, N. G. Solomonov, P. R. Nogovitsyn,
M. V. Shchelchkova, A. D. Stepanov, O. B. Oleinikov* 63

The First Finding of the Genus *Megalovis* (Artiodactyla, Bovidae) in the Lower Pleistocene
of the Taurida Cave in the Crimea

I. A. Vislobokova 74

New Records of Bats (Chiroptera, Mammalia) from the Pleistocene El Abrón Locality (Cuba)

V. V. Rosina, A. V. Lopatin, A. K. Agadjanian, S. Fiol González 84

Acanthomorphic Acritarchs from the Vendian Deposits of Interior Areas of the Siberian Platform

E. Yu. Golubkova 93

New Representative of *Pinus* L. from Jurassic Deposits of Belgorod Region, Russia

N. V. Bazhenova, A. V. Bazhenov, M. V. Tekleva, A. S. Resvyi 102

УДК 551.763.3

ПОЗДНЕМЕЛОВЫЕ ПЛАНКТОННЫЕ ФОРАМИНИФЕРЫ ГОРНОГО КРЫМА ИЗ КОЛЛЕКЦИИ МУЗЕЯ ЗЕМЛЕВЕДЕНИЯ МГУ

© 2023 г. Н. О. Гречихина*

Геологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

*e-mail: grnatusik@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.06.2022 г.

После доработки 14.07.2022 г.

Принята к публикации 15.07.2022 г.

Планктонные фораминиферы широко распространены в верхнемеловых отложениях Горного Крыма. Маркирующие виды имеют большое значение для биостратиграфии и корреляции разрезов. Раковины *Globotruncanita stuarti* (De Lapparent, 1918) и *Pseudotextularia elegans* (Rzehak, 1891) используются в качестве видов-индексов для местных и региональных биостратиграфических шкал, а раковины рода *Rugoglobigerina* Brönnimann, 1952 — для слоев с фауной. В статье приведено систематическое описание биостратиграфически значимых видов: *Pseudotextularia elegans* (Rzehak, 1891), *Rugoglobigerina rugosa* (Plummer, 1927), *R. hexacamerata* Brönnimann, 1952, *R. milamensis* Smith et Pessagno, 1973, *R. macrocephala* Brönnimann, 1952 и *Globotruncanita stuarti* (De Lapparent, 1918).

Ключевые слова: планктонные фораминиферы, биостратиграфия, верхний мел, маастрихт, Горный Крым, микропалеонтологическая коллекция

DOI: 10.31857/S0031031X23010063, **EDN:** FJJOYX

ВВЕДЕНИЕ

Фораминиферы — стратиграфически важная группа современных и ископаемых одноклеточных организмов, которая имеет большой ареал распространения. Комплекс фораминифер имеет большое значение для биостратиграфии, корреляции разновозрастных отложений, а также для палеогеографических реконструкций.

Некоторые группы фораминифер быстро эволюционировали, что дает возможность детально расчленять разрезы на стратоны различного ранга, как по комплексам, так и по появлению отдельных видов (Маслакова и др., 1995).

Микропалеонтологическая коллекция планктонных фораминифер № 145 Музея землеведения МГУ им. М.В. Ломоносова является основой кандидатской диссертации автора “Кампан—маастрихт Горного Крыма: биостратиграфия, палеогеография, условия формирования”. Проводилось исследование состава комплексов фораминифер и их статистическая обработка. В настоящей статье рассматривается часть коллекции, относящаяся к планктонным фораминиферам (ПФ). Из пяти изученных разрезов Горного Крыма для каждого образца были выбраны и подсчитаны раковины ПФ, проведен количественный и качественный анализ комплексов, сфотографированы раковины фораминифер и созданы фототаблицы (Гречихина, Крупина, 2021, 2022). Полученные дан-

ные позволили провести расчленение каждого разреза и определить возраст пород.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Образцы и описание разреза г. Беш-Кош были предоставлены А.Ю. Гужиковым (Барабошкин и др., 2020), однако данный разрез и содержащиеся в породах комплексы фораминифер были описаны ранее (Alekseev, Koraevich, 1997). Образцы из разреза горы близ с. Танковое, г. Кыз-Кермен, г. Кубалач и г. Куляба были предоставлены Е.В. Яковишиной (МГУ, геол. фак-т). Полное описание этих разрезов приведено в ее работе (Яковишина, 2006). При расчленении разрезов Горного Крыма (юго-западной и центральной части) использовалась схема расчленения (рис. 1) по планктонным фораминиферам, предложенная ранее (Маслакова, 1978; Копачевич, 2010; Вишневская и др., 2018) для Крым-Кавказского региона и Восточно-Европейской платформы (ВЕП). Планктонные фораминиферы, хоть малочисленны и таксономически однообразны, позволяют выделить слои и провести расчленение разреза. Это сближает условия формирования отложений с таковыми на ВЕП.

Микропалеонтологическая коллекция охватывает материал из двух районов Горного Крыма:

Система	Отдел	Ярус	Подъярус	Восточно-Европейская платформа Вишневская и др., 2018	Крым, С. Кавказ Копеевич, 2010	Юго-Западный Крым			Центральный Крым	
				Слои	Зоны	Гора близ села Танковое	г. Беш-Кош	г. Кыз-Кермен	г. Куляба	г. Кубалач
Меловая	Верхний	Маастрихтский	Верхний	<i>Pseudotextularia elegans</i>	<i>Abathomphalus mayaroensis</i>		<i>Pseudotextularia elegans</i>	<i>Pseudotextularia elegans</i>	<i>Pseudotextularia elegans</i>	
			Нижний	<i>Rugoglobigerina</i>	<i>Globotruncanites stuarti</i>	<i>Rugoglobigerina rugosa</i> <i>R. macrocephala</i> <i>R. milamensis</i>	<i>G. stuarti</i> <i>R. hexacamerata</i> <i>R. milamensis</i> <i>R. rugosa</i>	<i>R. milamensis</i> <i>R. rugosa</i>		<i>G. stuarti</i> <i>R. milamensis</i> <i>R. rugosa</i>

Рис. 1. Биостратиграфические шкалы для маастрихтских отложений ВЕП (Вишневская и др., 2018) и Крым-Кавказского региона (Копеевич, 2010) по планктонным фораминиферам.

Юго-Западного (разрез горы близ с. Танковое, г. Беш-Кош, г. Кыз-Кермен) и Центрального (г. Куляба и г. Кубалач). Коллекция содержит 121 камеру с планктонными фораминиферами (ПФ). Каждому образцу присвоен свой номер, который указан на камерке Франке вместе с названием разреза: 145-1 для образцов разреза близ с. Танковое (12 камерок), 145-2 — для г. Беш-Кош (62 камерки), 145-3 — для г. Кыз-Кермен (восемь камер), 145-4 — для г. Куляба (18 камер), 145-5 — для г. Кубалач (21 камера). Более подробная информация по каждому образцу содержится в отдельном файле с электронными этикетками. На этикетке указаны полевой и коллекционный номера образца, возраст, место отбора, а также полный список определений раковин фораминифер для данного образца и ссылка на фототаблицу с указанием страницы их изображения (Гречихина, Крупина, 2021).

Определение раковин ПФ проводилось с использованием определителей (Gawor-Biedowa, 1992; Georgescu, 2015), с уточнением по “Всемирной базе данных по современным фораминиферам”, представленной на сайте www.marinespecies.org/foraminifera, и по “Базе данных по планктонным фораминиферам мезозоя и кайнозоя” на сайте www.mikrotax.org/pforams.

Фотографирование фораминифер проводилось в разных лабораториях. На каф. петрологии геол. фак-та МГУ была произведена фотосъемка раковин фораминифер на микроскопе JEOL JSM-6480LV из разрезов г. Беш-Кош из т. н. (точка наблюдения) 3110, г. Кубалач и г. Кыз-Кермен. В лаборатории Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) фотосъемка раковин фораминифер была проведена Е.А. Жегалло на сканирующем электронном микроскопе TESCAN VEGA3 LMN из разреза горы близ с. Курское. В лаб. Геологического ин-та РАН (ГИН РАН) Н.В. Горькова произвела фотосъемку

раковин фораминифер из разрезов г. Беш-Кош т.н. 3136 и горы близ с. Танковое на СЭМ TESCAN VEGA3 LMN.

В пяти разрезах Горного Крыма среди ПФ было определено семь родов и 39 видов. Среди них было дано систематическое описание важных для биостратиграфии видов: *Pseudotextularia elegans* (Rzehak, 1891), *Rugoglobigerina rugosa* (Plummer, 1927), *R. hexacamerata* Brönnimann, 1952, *R. milamensis* Smith et Pessagno, 1973, *R. macrocephala* Brönnimann, 1952 и *Globotruncanites stuarti* (De Lapparent, 1918). На основе присутствия в образцах этих шести видов было дано определение возраста пород пяти разрезов Горного Крыма. В табл. I (см. вклейку) представлены фотографии раковин фораминифер из разрезов г. Кубалач, г. Куляба, г. Беш-Кош (т.н. 3110), г. Кыз-Кермен и горы близ с. Танковое.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Разрез близ с. Танковое расположен в Бахчисарайском р-не Юго-Западного Крыма. Он сложен карбонатными породами (мергелями и известняками) общей мощностью 45 м. Материал был отобран из 14 образцов. В каталоге коллекции им соответствуют номера с 145-1-1 до 145-1-12 (Гречихина, Крупина, 2022).

Таксономическое разнообразие ПФ разреза горы близ с. Танковое насчитывает 17 видов. Значительная их часть представлена формами со спирально-винтовой раковиной *Heterohelix pseudoglobulosa* (Ehrenberg, 1840), *H. striata* (Ehrenberg, 1840) и *H. varsoviensis* (Gawor-Biedowa, 1992). Глоботрунканиды и планомалиниды встречаются реже. Для биостратиграфических построений важным является присутствие в образцах раковин рода *Rugoglobigerina* Brönnimann, 1952 — *R. macrocephala*, *R. milamensis*, *R. rugosa*. В результате анализа систематического состава ПФ

весь интервал разреза близ с. Танковое (Юго-Западный Крым, долина р. Бельбек) отнесен к слоям с *Rugoglobigerina*, которые, согласно схеме (Вишневская и др., 2018), соответствуют нижнему маастрихту.

Разрез г. Беш-Кош расположен у восточной окраины Бахчисарая в юго-западной части Крыма. Разрез сложен мергелями и песчаниками. Мощность разреза составляет 135 м. Из двух т.н. был отобран 81 образец — из нижней т.н. 3110 (59 образцов) и средней т.н. 3136 (22 образца). В микропалеонтологической коллекции для ПФ им соответствуют номера из т.н. 3110: от 145-2-1 до 145-2-53; а из т.н. 3136 — от 145-2-54 до 145-2-62 (Гречихина, Крупина, 2022).

Таксономическое разнообразие ПФ из разреза г. Беш-Кош ограничено 12 видами, значительная часть которых принадлежит спирально-винтовым двурядным гетерохелицидам. Благодаря присутствию вида *Globotruncanella stuarti*, который, согласно схеме (Маслакова, 1978; Копаевич, 2010), является видом-индексом нижнемаастрихтских слоев Крымско-Кавказского региона, низы разреза г. Беш-Кош (Юго-Западный Крым) отнесены к слоям с *Globotruncanella stuarti*. По наличию многочисленных раковин рода *Rugoglobigerina*, которые встречаются чаще и представлены *R. hexacamerata*, *R. milamensis*, *R. rugosa*, данные слои можно коррелировать со слоями нижнего маастрихта с *Rugoglobigerina* в схеме расчленения ВЕП (Вишневская и др., 2018). В верхней половине разреза г. Беш-Кош встречаются находки раковин *Pseudotextularia elegans*, которые позволяют выделить эту часть разреза в слои с *Pseudotextularia elegans* и коррелировать их с одноименными слоями верхнего маастрихта ВЕП, согласно схеме (Вишневская и др., 2018).

Разрез г. Кыз-Кермен находится в северо-восточной части с. Машино (Юго-Западный Крым). Разрез мощностью 75 м представлен чередованием светло-серых мергелей и известняков, верхи разреза около границы с данием сложены песчаниками. На предмет микрофауны было просмотрено 10 образцов. В коллекции им соответствуют номера с 145-3-1 до 145-3-8 (Гречихина, Крупина, 2022).

Разнообразие ПФ разреза г. Кыз-Кермен представлено 15 видами. Основная их часть — спирально-винтовые раковины рода *Heterohelix* (*H. striata* и *H. varsoviensis*) и спирально-плоскостные — *Planohedbergella* — *P. aspera* (Ehrenberg, 1854), реже встречается *P. multispina* (Lalicker, 1948). Присутствие вида *Pseudotextularia elegans* в разрезе г. Кыз-Кермен (Юго-Западный Крым) позволяет установить слои с *P. elegans* и коррелировать их с одноименными верхнемаастрихтскими слоями ВЕП (Вишневская и др., 2018).

Разрез г. Куляба расположен на западной окраине с. Курское в центральной части Горного Крыма. Разрез мощностью 45 м сложен преимущественно известняками различной плотности, а в нижней части — темно-серыми мергелями (Гречихина, Крупина, 2022). В коллекции ПФ разреза г. Куляба присвоены номера с 145-4-1 до 145-4-18. Сохранность раковин хорошая, поэтому удалось сфотографировать практически все виды, которые встречались в разрезе (Гречихина, Крупина, 2021, 2022).

ПФ были выбраны из 18 образцов. В комплексе выделено 36 видов, основная часть которых характеризуется спирально-коническими раковинами видов родов *Globotruncana* и *Globotruncanella*. Наиболее многочисленны из них *Globotruncana arca* (Cushman, 1926), *G. bulloides* (Vogler, 1941), *G. falsostuarti* (Sigal, 1952), *G. gansseri* (Bolli, 1951), *G. ventricosa* (White, 1928), реже — *G. linneiana* (d'Orbigny, 1839). Часто в образцах наблюдаются раковины *Globotruncanella minuta* (Caron et Gonzales Donoso, 1984), *G. petaloidea* (Gandolfi, 1955) и *G. pschadae* (Keller, 1946). Для биостратиграфии важны находки раковин *Globotruncanella stuarti* и *Rugoglobigerina hexacamerata*, *R. milamensis*, *R. macrocephala*, *R. rugosa*. Видовой состав данного комплекса, согласно схемам расчленения верхнемеловых отложений (Маслакова, 1978; Копаевич, 2010; Вишневская и др., 2018), соответствует нижнемаастрихтским слоям. Однако с самых низов разреза (обр. 1) в образцах присутствуют раковины *Pseudotextularia elegans*. Данные слои можно коррелировать с одноименными слоями верхнего маастрихта в схеме (Вишневская и др., 2018). Для верхнемаастрихтской зоны *Abathomhalus mayaroensis* (Копаевич, 2010) характерно присутствие *Gansserina gansseri*, *Globotruncanella stuarti*, *Rugoglobigerina hexacamerata*, *R. macrocephala*. Таким образом, весь интервал разреза г. Куляба отнесен к слоям с *Pseudotextularia elegans*, которые, согласно схеме (Вишневская и др., 2018), соответствуют верхнему маастрихту.

Разрез юго-восточного склона г. Кубалач близ с. Тополевка находится в центральной части Крыма. Он представлен в основном ритмично карбонатной толщей, мощностью около 85 м. Из 26 образцов были отобраны и определены фораминиферы. В микропалеонтологической коллекции им соответствуют номера с 145-5-1 до 145-5-21 (Гречихина, Крупина, 2021, 2022).

Комплекс ПФ г. Кубалач насчитывает 11 видов, основная часть которых представлена спирально-коническими формами. Благодаря присутствию вида-индекса нижнемаастрихтских слоев Крым-Кавказского региона *Globotruncanella stuarti* (Маслакова, 1978), в разрезе юго-восточного склона горы Кубалач можно выделить слои ниж-

него маастрихта с *Globotruncanita stuarti*. Бескилевые виды представлены многочисленными раковинами *Rugoglobigerina rugosa* и *R. milamensis*, наличие которых позволяет соотносить эту часть разреза юго-восточного склона горы Кубалач близ с. Тополевка (Центральный Крым) с нижнемаастрихтскими слоями с *Rugoglobigerina* ВЕП, согласно схеме (Вишневская и др., 2018). Присутствие килевых раковин ПФ *Globotruncana arca*, *G. bulloides*, а также *G. linneiana* и *G. ventricosa*, которые встречаются реже, подтверждает раннемаастрихтский возраст разреза г. Кубалач.

* * *

Автор благодарит своего научного руководителя Л.Ф. Копаевич, В.С. Вишневскую и Я.С. Овсепяна за ценные советы и замечания при написании статьи, Н.В. Горькову и Е.А. Жегалло — за фотосъемку раковин фораминифер, Н.И. Крупину — за помощь в оформлении коллекции.

Работа выполнена по теме госзадания ГИН РАН № 0114-2021-0003.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

СЕМЕЙСТВО HETERONELICIDAE CUSHMAN, 1927

ПОДСЕМЕЙСТВО HETERONELICINAE CUSHMAN, 1927

Род *Pseudotextularia* Rzehak, 1886

Pseudotextularia elegans (Rzehak, 1891)

Табл. I, фиг. 1–4

Cuneolina elegans: Rzehak, 1891, с. 2, рис. 14.

Pseudotextularia varians: Rzehak, 1895, с. 218, табл. 7, фиг. 1a, b, 2, 3.

Textularia biarrizensis: Halkyard, 1919, с. 34, табл. 2, фиг. 6.

Pseudotextularia trilocula: Marie, 1941, табл. 28, фиг. 278a–d.

Pseudotextularia koslovi: Keller, 1946, табл. 3, фиг. 2.

Guembelina striata deformis: Kikoine, 1948, табл. 1, фиг. 8a–c.

Guembelina striata compressa: Nakkady, 1950, табл. 89, фиг. 19.

Pseudotextularia bronnimanni: Seiglie, 1959, с. 65, табл. 1, фиг. 5–8.

Pseudotextularia elegans: Seiglie, 1959, с. 55, 56, табл. 1, фиг. 1a, b, 3a, b; Loeblich, Tappan, 1964, с. 656, фиг. 525: 7a–c; Pessagno, 1967, с. 415, табл. 75, фиг. 12–17, с. 425, табл. 85, фиг. 10, 11, табл. 88, фиг. 14–16, табл. 89, фиг. 10, 11, табл. 97, фиг. 18, табл. 98, фиг. 19, 20; Smith, Pessagno, 1973, с. 28, табл. 9, фиг. 5–15, табл. 10, фиг. 2–6; Caron, 1985, с. 55, табл. 24, фиг. 20, 21; Gawor-Biedowa, 1992, табл. 11, фиг. 10, 11; Premoli Silva, Verga, 2004, с. 264, табл. 34, фиг. 6–13; Coccioni, Premoli Silva, 2015, с. 56, табл. 2, фиг. 1a–c, 2a–c; Ovechkina et al., 2021, с. 138, табл. 37, фиг. F; Гречишина, Крупина, 2021, с. 64, табл. 1, фиг. 10, 11.

Pseudotextularia pecki: Kavary, Frizzell, 1964, табл. 13, фиг. 5, 6.

Неотип — Музей естественной истории, г. Вена, № MI-465 [выделен С. Нэшем из типового местонахождения в кампан-маастрихте Австрии (Nash, 1981, с. 74, табл. 1, фиг. 1, 2)].

Описание (по Rzehak, 1891, с добавлениями). Раковина двурядная, при виде сбоку часто

слегка изогнута. Начальные камеры нелопастные, от уплощенных до слабо вздутых, больше по ширине, чем по высоте, постепенно увеличиваются в размерах по мере навивания. Конечные две или три пары камер переходят от шаровидных к почти округлым, отчетливо лопастные. Конечная камера иногда смещена к срединной линии раковины от нормального двойного последовательного навивания. У устья начальные камеры шаровидные, быстро увеличивающиеся в толщине по сравнению с высотой. Одна или две конечные камеры дугообразные, сильно лопастные, часто толщина более чем вдвое превышает высоту. Швы сначала плоские, затем становятся сильно вдавленными, при виде сбоку прямые или слегка изогнутые, перпендикулярные к срединной линии раковины. В устьевой части швы изначально прямые. Швы и септы становятся изогнутыми и сильно дугообразными в задней части. Поверхность камер орнаментирована ребрами, близко расположенными, прерывистыми, которые обычно повторяют контур камер. Устье межкраевое, губа низкая и широкая, заходящая на предпоследнюю камеру.

Размеры (в мкм): длина 450–700, ширина 200–300, толщина 350.

Сравнение. Наблюдается сходство с *P. cushmani* (Brown, 1969), который имеет более крупную и утолщенную раковину, чем *P. elegans*.

Замечания. Различия с *Guembelina plummerae* (Loetterle, 1937) заключаются в сильно изогнутом устье, в отличие от низкого и широкого у *Pseudotextularia elegans*, а также увеличивается ширина конечной камеры данного вида. *P. elegans* демонстрирует довольно большую степень изменчивости морфологии раковины. При виде сбоку форма раковины варьирует от равномерно двурядной вокруг прямой срединной линии до широко дугообразной. Конечная камера иногда смещена к срединной линии раковины. Устьевая часть раковины варьирует от узкой формы за счет прогрессивного и постепенного увеличения толщины камеры до толстой и широкоугольной формы, камеры которой быстро увеличиваются в толщину. Очень редкие особи демонстрируют дополнительную вариацию в изменении поверхности камер (от ребристой до гладкой), но при этом сохраняют диагностические признаки этого вида.

Распространение. Верхний кампан-маастрихт Австрии (Rzehak, 1891); сланцы Мендес в Мексике (White, 1929; Pessagno, 1967, 1969); весь кампан и маастрихт Техаса и Арканзаса (Pessagno, 1969), Пуэрто-Рико (Pessagno, 1960, 1962), Кубы (Seiglie, 1959), Западного Казахстана (Акимец и др., 1991), Восточной Польши (Gawor-Biedowa, 1992), Восточно-Европейской платформы (Ovechkina et al., 2021).

М а т е р и а л. 18 экз. в трех образцах из разреза г. Кубалач (близ с. Тополевка, Центральный Крым); один экз. в одном образце из разреза г. Беш-Кош, т.н. 3136 (Юго-Западный Крым); 23 экз. в семи образцах из разреза г. Куляба (близ с. Курское, Центральный Крым); четыре экз. в трех образцах из разреза г. Кыз-Кермен (Юго-Западный Крым).

СЕМЕЙСТВО GLOBOTRUNCANIDAE BROTZEN, 1942

ПОДСЕМЕЙСТВО GLOBOTRUNCANINAE BROTZEN, 1942

Род *Globotruncanita* Reuss, 1957

Globotruncanita stuarti (De Lapparent, 1918)

Табл. I, фиг. 5–9

Rosalina stuarti: De Lapparent, 1918, с. 12, рис. 4, фиг. а–с; табл. 1, фиг. 5–7, табл. 4, 5.

Globotruncanita stuarti parva: Gandolfi, 1955, с. 65, табл. 5, фиг. 7а–с.

Globotruncanita stuarti: Pessagno, 1967, с. 421, табл. 81, фиг. 1–6, табл. 93, фиг. 9–11, табл. 94, фиг. 7; Salaj, 1983, с. 191, табл. 1, фиг. 9–15, табл. 7, фиг. 1, 2; Robaszynski et al., 1984, с. 234, табл. 30, фиг. 1–3, табл. 31, фиг. 1–3; Caron, 1985, с. 54, табл. 23, фиг. 1–3; Almogi-Labin et al., 1986, с. 888, табл. 8, фиг. 9–11, табл. 11, фиг. 31–33; Premoli Silva, Verga, 2004, с. 118, табл. 48, фиг. 3, 4, табл. 49, фиг. 1; Georgescu, 2015, с. 315; Гречихина, Крупина, 2022, с. 87, табл. 1, фиг. 4–6.

Голотип – экз., изображенный в: De Lapparent, 1918, табл. 1, фиг. 5–7; табл. 4; табл. 5; Франция, Западные Пиренеи, регион Андай, Ла-Пуэнт Сент-Анн; маастрихт.

О п и с а н и е (по De Lapparent, 1918, с добавлениями). Раковина симметрично или слегка асимметрично двояковыпуклая, с угловатым краем. Более ранние камеры от шаровидной до миндалевидной формы, а последние обороты сжатые субпрямоугольные или, реже, субтреугольные на спиральной стороне. Швы со спиральной стороны прямые, наклонены к предыдущему обороту и орнаментированы хорошо развитыми гребнями, являющимися продолжениями периферического кия. С умбиликальной стороны швы изогнуты в сторону закручивания и орнаментированы хорошо развитыми гребнями, соединяющимися периферический киль и околопупочные гребни. На всех камерах последнего оборота имеется один периферический киль. Устье одиночное, арочное, средней высоты, в пупочно-внепупочном положении и окаймлено портиком (асимметричная устьевая складка у раковины). Периапертурные структуры следующих друг за другом камер могут сливаться в околопупочной области. Поверхность камер в основном гладкая. Над начальными камерами с умбиликальной стороны встречаются редкие рассеянные пустулы небольшого размера. Стенка кальцитовая, гиалиновая, от простой до ребристой.

Р а з м е р ы (в мкм): ширина 500, толщина 370.

С р а в н е н и е. Отличается от *G. stuartiformis* (Dalbiez) и *G. conica* (White) трапецевидной формой последних камер на спиральной стороне и воронкообразными валиками, а также почти симметричным двояковыпуклым профилем.

З а м е ч а н и я. Экземпляры из Израиля, как правило, меньше и имеют меньше камер (около шести), чем экземпляры из Юго-Западной Европы или Туниса. Периферия также слаболопастная (Almogi-Labin et al., 1986).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний кампан–маастрихт сланцев Мендес в Мексике (Pessagno, 1967), Техаса, Тринидада; маастрихт Франции, Швейцарии, Дании, Египта, Туниса, Алжира, Ливии (Pessagno, 1967).

М а т е р и а л. 18 экз. в семи образцах из разреза г. Кубалач (близ с. Тополевка, Центральный Крым); три экз. в одном обр. из разреза г. Беш-Кош, т.н. 3110 (Юго-Западный Крым); 109 экз. в шести обр. из разреза г. Куляба (близ с. Курское, Центральный Крым).

СЕМЕЙСТВО RUGOGLOBIGERINIDAE SUBBOTINA, 1959

Род *Rugoglobigerina* Brönnimann, 1952

Rugoglobigerina hexacamerata Brönnimann, 1952

Табл. I, фиг. 10–14

Rugoglobigerina reicheli hexacamerata: Brönnimann, 1952, с. 23, табл. 2, фиг. 10–12.

Globotruncanita (*Rugoglobigerina*) *hexacamerata subhexacamerata*: Gandolfi, 1955, с. 34, табл. 1, фиг. 11.

Rugoglobigerina hexacamerata: Pessagno, 1967, с. 414, табл. 74, фиг. 4, рис. 5–7; Smith, Pessagno, 1973, с. 54, табл. 23, фиг. 4–6; Salaj, 1983, с. 195, табл. 3, фиг. 1–3, 7–12; Caron, 1985, с. 74, табл. 34, фиг. 1, 2; Gawor-Biedowa, 1992, табл. 17, фиг. 10–12; Premoli Silva, Verga, 2004, с. 199, табл. 129, фиг. 1, 2; Dubicka, Peryt, 2012, с. 279, табл. 6, фиг. C1, C2; Ovechkina et al., 2021, с. 138, табл. 37, фиг. J–L.

Rugoglobigerina lobatula: Salaj, 1983, с. 195, табл. 3, фиг. 4–6.

Г о л о т и п – Национальный музей естественной истории, № USNM PAL 372604; юго-восток Тринидада, район Гуаягуайаре; поздний маастрихт.

О п и с а н и е (по Brönnimann, 1952, с добавлениями). Раковина малого и среднего размера представляет собой низкую трохоидную спираль. Раковина с шестью (редко семью) шаровидными или округлыми камерами на последнем обороте, которые медленно увеличиваются в размере по мере нарастания. Камеры обладают меридионально расположенными ребрами. Пупок широкий и глубокий.

Р а з м е р ы (в мкм): максимальный диаметр паратипов колеблется от 350 до 375. Голотип: максимальный диаметр 375, диаметр пупка 125, толщина конечной камеры – 175.

С р а в н е н и е. От морфологически близкого подвида *R. pennyi* (Brönnimann, 1952) из группы

rugosa (0.4–0.425 мм) его отличает меньший размер и более тонкая орнаментация.

Распространение. Кампан–маастрихт. Данный вид описан из верхней части слоев Гуаягуайаре (поздний маастрихт) из Юго-Восточного Тринидада (Brönnimann, 1952); из маастрихтских сланцев Колон на северо-востоке Колумбии (Gandolfi, 1955, с. 33, 34); позднего маастрихта Ливии (Bagg, 1972, с. 28–30); среднего и позднего маастрихта долины Нила, Египет (El-Naggar, 1971); позднемаастрихтской части сланцев Мендеса (Pessagno, 1967, с. 365), среднемаастрихтской части сланцев Папагаллос в Мексике; Корсиканских мергелей и Кемпских глин (средний маастрихт) Техаса; мергелей Аркадельфии (средний маастрихт) Арканзаса; нижнемаастрихтских отложений Восточной Польши (Gawor-Biedowa, 1992) и Восточно-Европейской платформы (Ovechkina et al., 2021).

Материал. 21 экз. в восьми образцах из разреза г. Беш-Кош, т.н. 3110 (Юго-Западный Крым); восемь экз. в двух обр. из разреза г. Куляба (близ с. Курское, Центральный Крым).

Rugoglobigerina macrocephala Brönnimann, 1952

Rugoglobigerina macrocephala macrocephala: Brönnimann, 1952, с. 23, табл. 2, фиг. 1–3.

Rugoglobigerina macrocephala ornata: Brönnimann, 1952, с. 23, табл. 2, фиг. 4–6.

Globotruncana (*Rugoglobigerina*) *macrocephala submacrocephala*: Gandolfi, 1955, с. 46, табл. 2, фиг. 11а–с.

Rugoglobigerina macrocephala: Pessagno, 1967, табл. 66, фиг. 1, 2; Smith, Pessagno, 1973, с. 54, табл. 23, фиг. 1–3, 7–10; Salaj, 1983, с. 191, табл. 1, фиг. 7; Caron, 1985, с. 74, табл. 34, фиг. 3, 4; Premoli Silva, Verga, 2004, с. 200, табл. 130, фиг. 1–4.

Голотип — Национальный музей естественной истории, № USNM PAL 371324; юго-восток Тринидада, район Гуаягуайаре; поздний маастрихт.

Описание (по Brönnimann, 1952, с добавлениями). Раковина представляет собой низкую трохоспиральную спираль. Четыре (редко пять) камер в последнем обороте, которые быстро увеличиваются в размере по мере нарастания. Большая конечная камера обычно составляет около половины общего размера раковины. Пупок глубокий и узкий.

Размеры (в мкм): максимальный диаметр голотипа составляет 325, максимальный диаметр паратипов колеблется от 275 до 350. Диаметр устья — 10 мкм. Толщина конечных камер — 225.

Сравнение. Отличается от подвида *R. tasocerphala ornata* (Brönnimann, 1952) сравнительно небольшой раковиной, а также грубо и неравномерно орнаментированными ранними камерами последнего оборота. Только две последние камеры несут меридиональную структуру.

Замечания. Характерна крупная конечная камера.

Распространение. Верхний кампан–маастрихт типового местонахождения, а также маастрихт сланцев Колон на северо-востоке Колумбии (Gandolfi, 1955); сланцев Шарауна, регион Эсна-Идфу, Египет (El-Naggar, 1971, с. 486, 487); формации Корсикана в Техасе; мергелей Аркадельфии возле Макнаба, графство Хемпстед, Арканзас; сланцев Папагаллос в Мексике; позднемаастрихтская часть сланцев Мендес в Мексике (Smith, Pessagno, 1973).

Материал. Два экз. в одном обр. из разреза близ с. Танковое (Юго-Западный Крым); три экз. в одном обр. из разреза г. Куляба (близ с. Курское, Центральный Крым).

Rugoglobigerina milamensis Smith et Pessagno, 1973

Табл. 1, фиг. 9–12

Rugoglobigerina milamensis: Smith, Pessagno, 1973, с. 56, табл. 24, фиг. 4–7; Robaszynski et al., 1984, с. 284, табл. 50, фиг. 3; Gawor-Biedowa, 1992, табл. 17, фиг. 13–15; Premoli Silva, Verga, 2004, с. 201, табл. 131, фиг. 1; Dubicka, Peryt, 2012, с. 279, табл. 6, фиг. B1, B2.

Голотип — Национальный музей естественной истории, № USNM PAL 170545; США, Техас, округ Милам; маастрихт.

Описание (по Smith, Pessagno, 1973, с добавлениями). Раковина трохоспиральная, сильно спирально выпуклая, ранние обороты навиваются в более высокой плоскости, чем последний оборот. Периферический край почти круглый, лопастной. Пять–шесть камер в последнем обороте от шаровидных до субсферических. Конечная камера слабо смещена в умбиликальную сторону. Начальные камеры на спиральной стороне быстро увеличиваются в размерах по мере нарастания, камеры последнего оборота увеличиваются незначительно. Швы радиальные, изогнутые и сильно вдавленные. Камеры конечного оборота сильно ребристые, ребра расположены близко друг к другу, выравнены в меридиональном направлении; последняя камера обычно более мелкокоробристая. Пупок большой, глубокий; первичное устье краевое, умбиликальное.

Размеры (в мкм): голотип — длина 435, ширина 415, максимальная толщина 340.

Сравнение. Отличается от *R. rugosa* более сильной трохоспиральностью, а также небольшим увеличением размера камер. Отличается от *R. rotundata* более трохоспиральной формой, а также наличием камер, которые в области устья не сильно вытянуты в осевом направлении. У *R. milamensis* наблюдается грубая и хорошо развитая орнаментация, а также наличие большого, а не маленького пупка, как у представителей *R. rotundata*. От *R. tradinghousensis* Pessagno (= ? *R. pilula* Bedford) отличается сильно развитой меридиональной ребристостью и наличием ребер на всех каме-

рах последнего оборота, а также гораздо более крупным пупком.

Распространение. Маастрихт Дании (Berggren, 1962) и Австрии (van Hinte, 1963); формации Редбэнк и Маунт-Лорел (маастрихт) Нью-Джерси (Olsson, 1964); формация Марш-Крик Калифорнии (Douglas, Sliter, 1966); Корсиканская формация (средний маастрихт) Техаса; сланцы Папагаллоса (средний маастрихт) и сланцы Мендеса (верхний маастрихт) Мексики; формация Гуаягуай (верхний маастрихт) Тринидада (Smith, Pessagno, 1973); верхний маастрихт Восточной Польши (Gawor-Biedowa, 1992).

Материал. 189 экз. в 11 образцах из разреза г. Кубалач (близ с. Тополевка, Центральный Крым); 11 экз. в семи обр. из разреза г. Беш-Кош, т.н. 3110 (Юго-Западный Крым); один экз. в одном обр. из разреза г. Беш-Кош, т.н. 3136 (Юго-Западный Крым); один экз. в одном обр. из разреза горы близ с. Танковое (Юго-Западный Крым); 15 экз. в шести обр. из разреза г. Куляба (близ с. Курское, Центральный Крым); пять экз. в трех обр. из разреза г. Кыз-Кермен (Юго-Западный Крым).

Rugoglobigerina rugosa (Plummer, 1926)

Табл. I, фиг. 23–28

Globigerina rugosa: Plummer, 1926, с. 38, табл. 2, фиг. 10.

Rugoglobigerina reicheli pustulata: Brönnimann, 1952, с. 23, табл. 2, фиг. 7–9.

Globotruncana (*Rugoglobigerina*) *glaessneri subglaessneri*: Gandolfi, 1955, с. 51, табл. 3, фиг. 9a–c.

Globotruncana (*Rugoglobigerina*) *glaessneri glaessneri*: Gandolfi, 1955, с. 50, табл. 3, фиг. 10a–c.

Rugoglobigerina tradinghousensis: Pessagno, 1967, табл. 64, фиг. 1–8.

Rugoglobigerina rugosa: Pessagno, 1967, с. 415, табл. 75, фиг. 2, 3, табл. 101, фиг. 8, 9; Smith, Pessagno, 1973, с. 58, табл. 25, фиг. 1–4; Robaszynski et al., 1984, с. 288, табл. 49, фиг. 4–6; Caron, 1985, с. 74, табл. 34, фиг. 9, 10; Gawor-Biedowa, 1992, табл. 17, фиг. 8, 9; Premoli Silva, Verga, 2004, с. 202, табл. 132, фиг. 1–3; Dubicka, Peryt, 2012, с. 279, табл. 6, фиг. A1, A2; Georgescu, 2015, с. 217; Ovechkina et al., 2021, с. 138, табл. 37, фиг. G–I; Гречихина, Крупина, 2022, с. 87, табл. 1, фиг. 1–3.

Rugoglobigerina (*Rugoglobigerina*) *arwae*: El Naggag, 1971, с. 481, табл. 15, фиг. 2, 3, 5–9.

Rugoglobigerina (*Rugoglobigerina*) *badryi*: El Naggag, 1971, с. 482, табл. 14, фиг. 1, 2, 5, 6, 9, 10; табл. 16, фиг. 1–13; табл. 17, фиг. 11.

Rugoglobigerina (*Rugoglobigerina*) *browni*: El Naggag, 1971, с. 484, табл. 17, фиг. 1–10, 13.

Голотип — Филдовский музей естественной истории, Чикаго, № 33367; Техас, округ Милан, юж. берег Уокерс-Крик; маастрихт, верхняя часть Корсиканской формации.

Описание (по Plummer, 1926, с добавлениями). Раковина с круто навивающейся спиралью с пятью быстро увеличивающимися шаровидными камерами, которые орнаментированы неравно-

мерно развитыми ребрами. Большой и глубокий пупок.

Размеры (в мкм): максимальный диаметр 312–375, минимальный диаметр 210–336, толщина 100–180. Ширина от 0.24 мм до 0.28 мм.

Сравнение. *R. rugosa* отличается от *R. hexacamerata* большими размерами, а также утолщенной раковиной. Это наблюдается за счет наличия больших камер, которые быстрее увеличиваются в размерах по мере добавления. *R. pennyi* отличается от *R. rugosa* более высоко спиральной раковиной, состоящей обычно из шести камер в последнем обороте, которые медленно увеличиваются или не увеличиваются в размере.

Замечания. Четырехкамерные формы *R. rugosa* отличаются от пятикамерных тем, что имеют менее быстрое увеличение размера камер, более высоко трохоидную раковину и большую последнюю камеру.

Распространение. Типовое местонахождение в Техасе, а также в кампан–маастрихтских отложениях Памбергер Фолг в Австрии (van Hinte, 1963); в маастрихтских сланцах Эсны Египта (Said, Sabry, 1964; El-Naggag, 1971); в позднекампанских и маастрихтских отложениях Ливии (Barr, 1972); в верхнемеловых отложениях Южной Индии (Rasheed, Govindan, 1968); в смешанных фаунах от верхнего мела до современности с плосковершинных подводных гор средней части Тихого океана (Hamilton, 1953); в маастрихтских сланцах Колон Колумбии (Gandolfi, 1955); в позднемаастрихтских слоях Гуаягуайаре Тринидада (Brönnimann, 1952); в кампан–маастрихтских отложениях Пуэрто-Рико (Pessagno, 1960); в маастрихтских отложениях Кубы (Brönnimann, Rigassi, 1963); в маастрихтской формации Редбэнк в Нью-Джерси (Olsson, 1960); в верхнемеловой группе Монмут в Нью-Йорке (Perlmutter, Todd, 1965); в кампан–маастрихтских отложениях Арканзаса и Мексики (Pessagno, 1967); в верхнемаастрихтских отложениях Восточной Польши (Gawor-Biedowa, 1992) и Восточно-Европейской платформы (Ovechkina et al., 2021).

Материал. 180 экз. в восьми образцах из разреза г. Куляба (близ с. Курское, Центральный Крым); 14 экз. в пяти обр. из разреза горы близ с. Танковое (Юго-Западный Крым); 379 экз. в 15 обр. из разреза г. Кубалач (близ с. Тополевка, Центральный Крым); 280 экз. в 38 обр. из разреза г. Беш-Кош, т.н. 3110 (Юго-Западный Крым); два экз. в двух обр. из разреза г. Беш-Кош, т.н. 3136 (Юго-Западный Крым); 20 экз. в четырех обр. из разреза г. Кыз-Кермен (Юго-Западный Крым).

ВЫВОДЫ

Микропалеонтологическая коллекция № 145 Музея землеведения МГУ охватывает пять разре-

зов Горного Крыма и демонстрирует представительный комплекс планктонных фораминифер. Благодаря присутствию в образцах важных для биостратиграфии видов: *Globotruncanites stuarti*, *Pseudotextularia elegans*, *Rugoglobigerina rugosa*, *R. hexacamerata*, *R. milamensis*, *R. macrocephala*, удалось установить возраст каждого разреза. По наличию раковин *Rugoglobigerina* возраст отложений разреза близ с. Танковое можно определить как ранний маастрихт. В разрезах г. Беш-Кош и г. Кыз-Кермен присутствуют виды, характерные как для раннего маастрихта (*Globotruncanites stuarti*, род *Rugoglobigerina*), так и для позднего (*Pseudotextularia elegans*). Определение раковин *Pseudotextularia elegans* в разрезе г. Куляба позволило установить возраст отложений, как поздний маастрихт. Разрез г. Кубалач датируется ранним маастрихтом по присутствию раковин *Globotruncanites stuarti*, *Rugoglobigerina rugosa* и *R. milamensis*. Таким образом, по планктонным фораминиферам отложения Горного Крыма охватывают нижний и верхний маастрихт.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акимец В.С., Беньямовский В.Н., Копеевич Л.Ф. Запад европейской части СССР и Западный Казахстан // Практическое руководство по микрофауне СССР. Т. 5. Фораминиферы мезозоя. Л.: Недра, 1991. С. 161–191.
- Барабошкин Е.Ю., Гужиков А.Ю., Александрова Г.Н. и др. Новые седиментологические, магнитостратиграфические и палинологические данные по разрезу кампана–маастрихта горы Бешкош, Юго-Западный Крым // Стратигр. Геол. корреляция. 2020. Т. 28. № 6. С. 125–170.
- Вишневская В.С., Копеевич Л.Ф., Беньямовский В.Н., Овечкина М.Н. Корреляция верхнемеловых зональных схем Восточно-Европейской платформы по фораминиферам, радиоляриям и наннопланктону // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геол. 2018. № 1. С. 26–35.
- Гречихина Н.О., Крупина Н.И. Микропалеонтологическая коллекция бентосных и планктонных фораминифер из монографического фонда Музея землеведения МГУ // Наука в вузовском музее: Матер. ежегодной Всеросс. науч. конф. с международным участием: Москва, 23–25 ноября 2021 г. М.: МАКС Пресс, 2021. С. 63–66.
- Гречихина Н.О., Крупина Н.И. Коллекция фораминифер из верхнемеловых отложений Горного Крыма в монографическом фонде Музея землеведения МГУ // Жизнь Земли. 2022. Т. 44. № 1. С. 82–88.
- Копеевич Л.Ф. Зональная схема для верхнемеловых отложений Крымско-Кавказского региона по глоботрунканидам (планктонные фораминиферы) // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2010. Т. 85. № 5. С. 40–52.
- Маслакова Н.И. Глоботрунканиды юга европейской части СССР. М.: Наука, 1978. 165 с.
- Маслакова Н.И., Горбачик Т.Н., Алексеев А.С. и др. Микропалеонтология: Учебник. М.: Изд-во МГУ, 1995. 256 с.
- Яковичина Е.В. Строение и условия формирования карбонатных отложений верхнего маастрихта Крыма. Автореф. канд. дисс. М., 2006. 22 с.
- Alekseev A.S., Kopaevich L.F. Foraminiferal biostratigraphy of the uppermost Campanian–Maastrichtian in SW Crimea (Bakhchisaray and Chakhmakhly sections) // Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belg. Sci. Terre. 1997. V. 67. P. 103–118.
- Almogi-Labin A., Reiss Z., Caron M. Senonian Globotruncanidae from Israel // Ecl. Geol. Helv. 1986. V. 79. № 3. P. 849–895.
- Barr F.T. Cretaceous biostratigraphy and planktonic foraminifera of Libya // Micropaleontology. 1972. V. 18. P. 1–46.
- Berggren W.A. Some planktonic foraminifera from the Maastrichtian and type Danian stages of southern Scandinavia // Stockholm Contrib. Geol. 1962. V. 9. № 1. P. 1–102.
- Brönnimann P. Globigerinidae from the Upper Cretaceous (Cenomanian–Maastrichtian) of Trinidad, B.W.I. // Bull. Amer. Paleontol. 1952. V. 34. P. 1–70.
- Brönnimann P., Rigassi D. Contribution to the geology and paleontology of the area of the city of La Habana, Cuba, and its surroundings // Ecl. Geol. Helv. 1963. V. 56. № 1. P. 193–480.
- Caron M. Cretaceous planktonic Foraminifera // Plankton Stratigraphy. Cambridge: Univ. Press, 1985. P. 17–86.
- Coccioni R., Premoli Silva I. Revised Upper Albian–Maastrichtian planktonic foraminiferal biostratigraphy and magnetostratigraphy of the classical Tethyan Gubbio section (Italy) // Newsl. on Stratigr. 2015. № 48. P. 47–90.
- De Lapparent J. Etude lithologique des terrains cretaces de la region d'Hendaye // Mém. Serv. Explic. Carte Géol. Detail. France. 1918. P. 1–115.
- Douglas R.G., Sliter W.V. Regional distribution of some Cretaceous Rotaliporidae and Globotruncanidae (Foraminifera) within North America // Tulane Stud. Geol. 1966. V. 4. № 3. P. 89–131.
- Dubicka Z., Peryt D. Latest Campanian and Maastrichtian palaeoenvironmental changes: Implications from an epicontinental sea (SE Poland and western Ukraine) // Cret. Res. 2012. V. 37. P. 272–284.
- El-Naggar Z.R. The genus *Rugoglobigerina* in the Maastrichtian Sharawna Shale of Egypt // Proc. 2nd Planktonic Conf. Roma: Edizioni Tecnoscienza, 1971. P. 477–537.
- Gandolfi R. The genus *Globotruncana* in northeastern Colombia // Bull. Amer. Paleontol. 1955. № 36. P. 1–118.
- Gawor-Biedowa E. Campanian and Maastrichtian Foraminifera from the Lublin Upland, Eastern Poland // Palaeontol. Pol. 1992. № 52. 187 p.
- Georgescu M.D. Handbook of Late Cretaceous Planktic Foraminifera: Practical Classification, Biostratigraphy. N.Y.: Nova Science Publ., 2015. 331 p.
- Halkyard E. The fossil foraminifera of the Blue Marl of the Côte des Basques, Biarritz // Mem. Proc. Manchester Liter. Phil. Soc. 1919. V. 62. № 6. P. 1–145.
- Hamilton E.L. Upper Cretaceous, Tertiary, and Recent planktonic foraminifera from mid-Pacific flat-topped seamounts // J. Paleontol. 1953. V. 27. № 2. P. 204–237.
- Hinte J.E. Zur Stratigraphie und Mikropaläontologie der Oberkreide und des Eozäns des Krappfeldes (Kärnten) // Jb. Geol. Bundes. 1963. Bd 8. S. 1–147.

- Kavary E., Frizzell D.L.* Upper Cretaceous and lower Cenozoic Foraminifera from west central Iran // Bull. Univ. Missouri School Mines Metallurgy. 1964. № 102. P. 1–89.
- Keller B.M.* The foraminifera of the Upper Cretaceous deposits, in the Sochi region // Bull. Soc. Natur. Mosc. 1946. T. 51. № 3. P. 83–108.
- Kikoine J.* Les Heterohelidae du Crétacé supérieur pyrénéen // Bull. Soc. Géol. France. 1948. V. 18. № 1–3. P. 15–35.
- Loeblich A.R., Tappan H.* Sarcodina chiefly "Thecamoebians" and Foraminifera // Treatise on Invertebrate Paleontology. Protista 2. N.Y.: Univ. Kansas Press, 1964. 900 p.
- Marie P.* Les foraminifères de la craie à Belemnitella mucronata du Bassin de Paris // Mém. Muséum Nat. Hist. Natur. 1941. № 12. 296 p.
- Nakkady S.E.* A new foraminiferal fauna from the Esna shales and Upper Cretaceous chalk of Egypt // J. Paleontol. 1950. V. 24. № 6. P. 675–692.
- Nash S.* A neotype for the Cretaceous genus Pseudotextularia Rzehak, 1891 // J. Foram. Res. 1981. № 11. P. 70–75.
- Olsson R.K.* Foraminifera of latest Cretaceous and earliest Tertiary age in the New Jersey Coastal Plain // J. Paleontol. 1960. V. 34. № 1. P. 1–58.
- Olsson R.K.* Late Cretaceous planktonic foraminifera from New Jersey and Delaware // Micropaleontology. 1964. V. 10. № 2. P. 157–188.
- Ovechkina M.N., Kopaevich L.F., Vishnevskaya V.S., Mostovskii M.* Upper Cretaceous calcareous nannofossil biostratigraphy of the East European Platform: A proposed regional zonal scheme and correlation with foraminifera and radiolarian zones // Stratigraphy & Timescales. Calcareous nannofossil biostratigraphy. 2021. V. 6. P. 293–437.
- Perlmutter N.M., Todd R.* Correlation and foraminifera of the Monmouth Group (Upper Cretaceous) Long Island, N.Y. // US Gov. Print. Off. 1965. № 483-I. P. 1–24.
- Pessagno E.A.* Stratigraphy and micropaleontology of the Cretaceous and lower Tertiary of Puerto Rico // Micropaleontology. 1960. V. 6. № 1. P. 87–110.
- Pessagno E.A.* The Upper Cretaceous stratigraphy and micropaleontology of south-central Puerto Rico // Micropaleontology. 1962. V. 8. № 3. P. 349–368.
- Pessagno E.A.* Upper Cretaceous planktonic foraminifera from the western Gulf Coastal Plain // Palaeontogr. Amer. 1967. V. 5. № 37. P. 245–445.
- Pessagno E.A.* Upper Cretaceous stratigraphy of the western Coast Area of Mexico, Texas, and Arkansas // Mem. Geol. Soc. Amer. 1969. № 111. P. 1–139.
- Plummer H.J.* Foraminifera of the Midway Formation in Texas // Bull. Univ. Texas. 1926. № 2644. 206 p.
- Premoli Silva I., Verga D.* Practical Manual of Cretaceous Planktonic Foraminifera // Intern. School on Planktonic Foraminifera. Perugia: Univ. Perugia and Milan, 2004. 288 p.
- Rasheed D.A., Govindan A.* Upper Cretaceous foraminifera from Vridhachalam, South India // Mem. Geol. Soc. India. 1968. № 2. P. 66–84.
- Robaszynski F., Caron M., González Donoso J.M. et al.* Atlas of Late Cretaceous globotruncanids // Rev. Micropaleontol. 1984. V. 26. № 3–4. P. 145–305.
- Rzehak A.* Die Foraminiferefauna der alttertiären Ablagerungen von Bruderndorf in Nieder-Oesterreich, mit Berücksichtigung des angeblichen Kreidvorkommens von Leitzersdorf // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 1891. Bd 6. S. 1–12.
- Rzehak A.* Ueber einige merkwürdige Foraminiferen aus dem österreichischen Tertiär // Ann. K. Nat. Hofmuseums. 1895. № 10. S. 213–230.
- Said R., Sabry H.* Planktonic foraminifera from the type locality of the Esna Shale in Egypt // Micropaleontology. 1964. V. 10. № 3. P. 375–395.
- Salaj J.* Quelques problèmes taxonomiques concernant les foraminifères planctoniques et la zonation du Sényonien supérieur d'El Kef // Geol. Carpathica. 1983. V. 34. № 2. P. 187–212.
- Seiglie G.A.* Notas sobre algunas especies de Heterohelidae de Cretacio Superior de Cuba // Bol. Asoc. Mex. Geol. Petr. 1959. V. 11. № 1, 2. P. 51–62.
- Smith C.C., Pessagno E.A.* Planktonic foraminifera and stratigraphy of the Corsicana formation (Maestrichtian) North-central Texas // Cushman Foundation for Foraminiferal Research. Spec. Publ. 1973. № 12. P. 1–67.
- White M.P.* Some index foraminifera from the Tampico Embayment area of Mexico // J. Paleontol. 1929. V. 3. № 1. P. 30–58.

Объяснение к таблице I

Раковины планктонных фораминифер из маастрихта Крыма (колл. Музея земледования МГУ № 145), СЭМ, длина масштабной линейки 100 мкм. Для спирально-конических раковин: а — вид с дорсальной стороны, б — вид с периферии, в — вид с умбиликальной стороны.

Фиг. 1–4. *Pseudotextularia elegans* (Rzehak, 1891): 1, 2 — экз. МЗ МГУ, № 145-5-10: 1 — общий вид, 2 — вид сбоку; г. Кул-балач близ с. Тополевка; 3, 4 — экз. МЗ МГУ, № 145-4-11: 3 — общий вид, 4 — вид сбоку; г. Куляба близ с. Курское.

Фиг. 5, 6. *Globotruncanites stuarti* (Lapparent, 1918): 5 — экз. МЗ МГУ, № 145-2-36, г. Беш-Кош т.н. 3110; 6а — экз. МЗ МГУ, № 145-4-2; 6б, 6в — экз. МЗ МГУ, № 145-4-5; г. Куляба близ с. Курское.

Фиг. 7, 8. *Rugoglobigerina hexacamerata* (Brönnimann, 1952): 7а, 7в — экз. МЗ МГУ, № 145-2-36; г. Беш-Кош т.н. 3110; 7б — экз. МЗ МГУ, № 145-4-1; 8а, 8в — экз. МЗ МГУ, № 145-4-2; г. Куляба близ с. Курское.

Фиг. 9–12. *Rugoglobigerina milamensis* (Smith et Pessagno, 1973): 9а, 9б — экз. МЗ МГУ, № 145-1-3; гора близ с. Танковое; 10а — экз. МЗ МГУ, № 145-2-6; 10в — экз. МЗ МГУ, № 145-2-21; г. Беш-Кош т.н. 3110; 11б — экз. МЗ МГУ, № 145-3-4; 11в — экз. МЗ МГУ, № 145-3-5; г. Кыз-Кермен; 12а — экз. МЗ МГУ, № 145-4-5; 12в — экз. МЗ МГУ, № 145-4-4; г. Куляба близ с. Курское.

Фиг. 13, 14. *Rugoglobigerina rugosa* (Plummer, 1927): 13а, 13в — экз. МЗ МГУ, № 145-2-24; 13б — экз. МЗ МГУ, № 145-2-17; г. Беш-Кош т.н. 3110; 14а–14в — экз. МЗ МГУ, № 145-4-2; г. Куляба близ с. Курское.

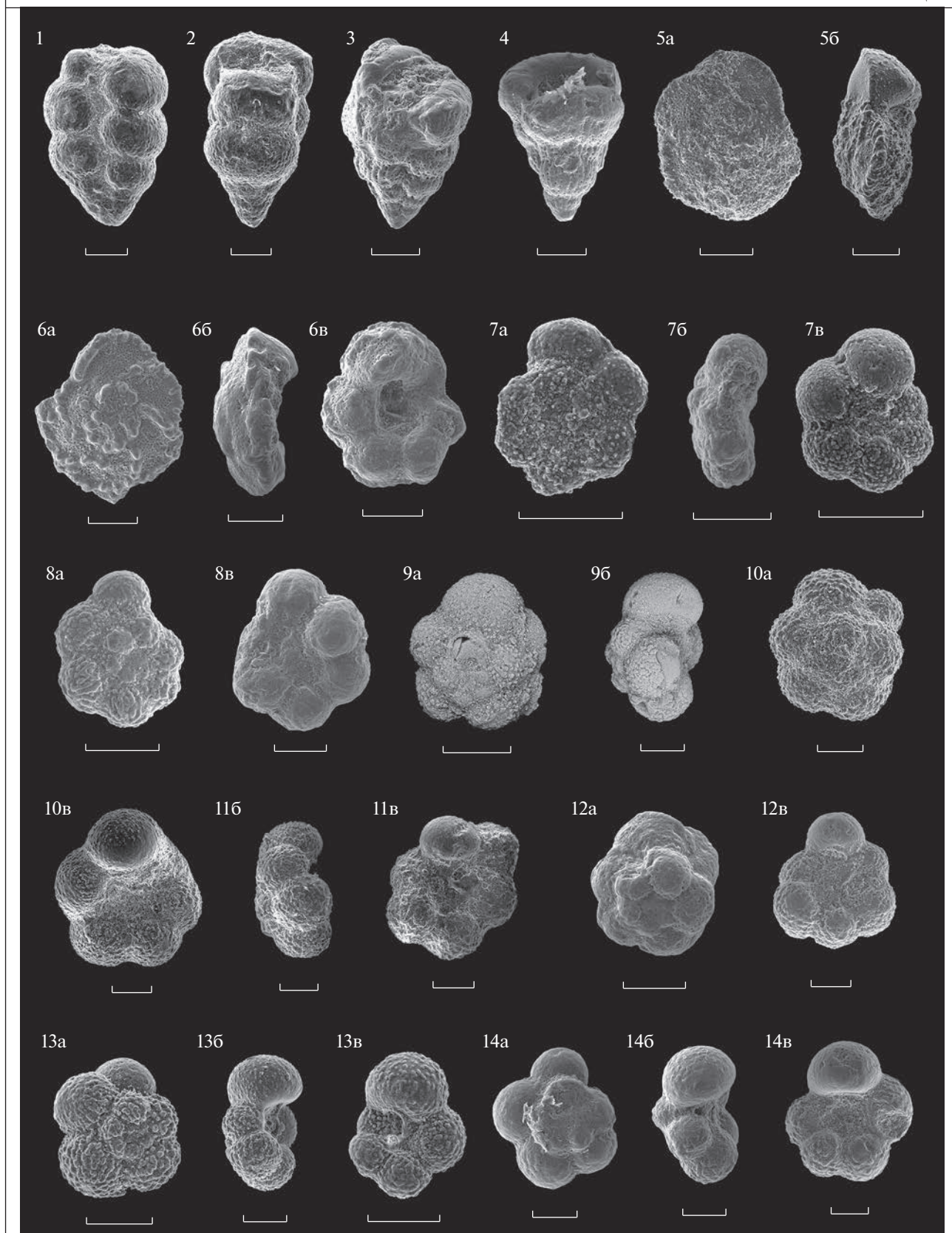
Late Cretaceous Planktonic Foraminifera of the Mountainous Crimea in the MSU Earth Science Museum's Collection

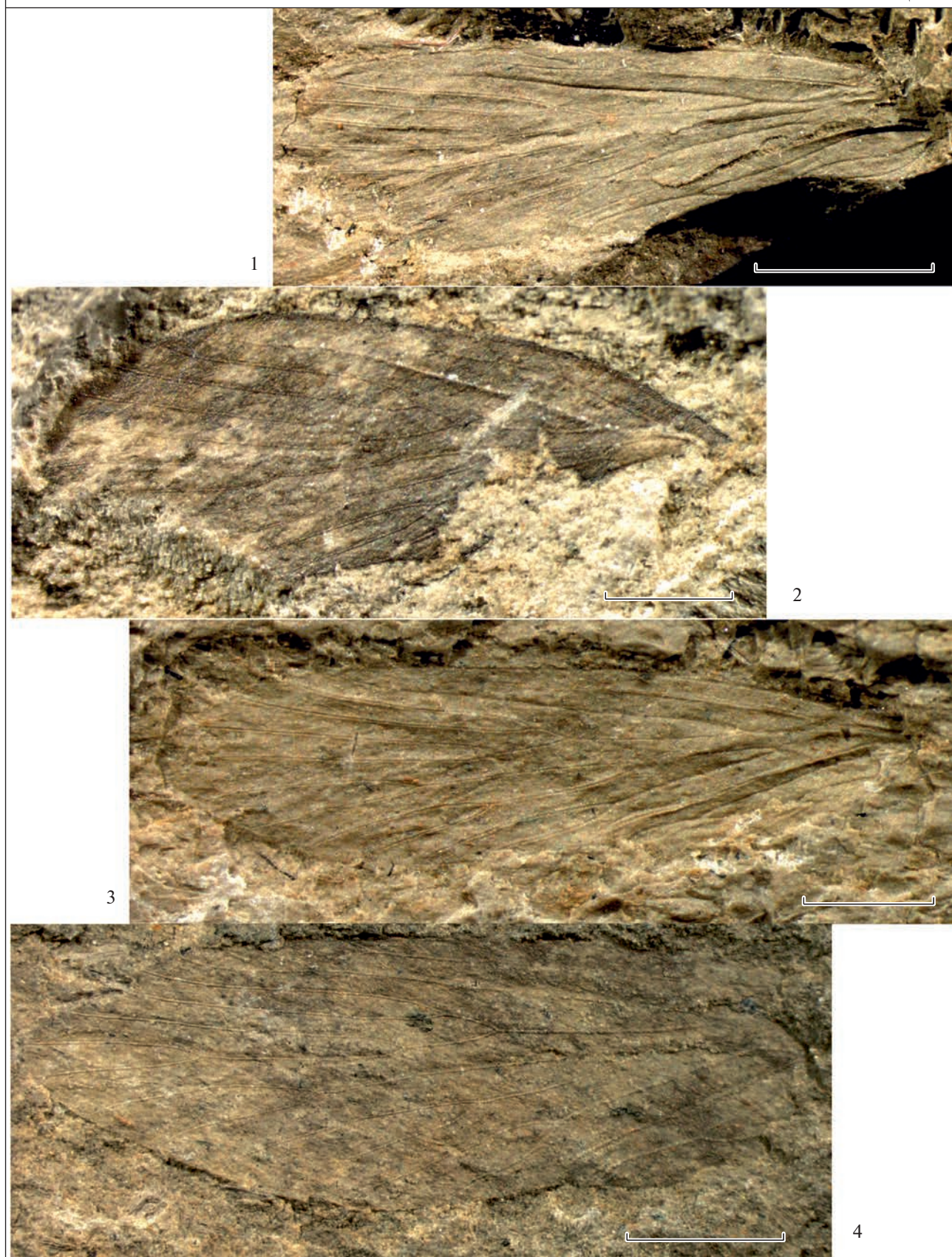
N. O. Grechikhina

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

Planktonic foraminifers are widely distributed in the Upper Cretaceous deposits of the Mountainous Crimea. Marker species are of great importance for biostratigraphy and section correlation. Tests *Globotruncanita stuarti* (De Lapparent, 1918) and *Pseudotextularia elegans* (Rzehak, 1891) are used as index species for local and regional biostratigraphic scales, and tests of the genus *Rugoglobigerina* Brönnimann, 1952 are for the faunal layers. The article provides a systematic description of important biostratigraphic species *Pseudotextularia elegans* (Rzehak, 1891), *Rugoglobigerina rugosa* (Plummer, 1927), *R. hexacamerata* Brönnimann, 1952, *R. milamensis* Smith and Pessagno, 1973, *R. macrocephala* Brönnimann, 1952 и *Globotruncanita stuarti* (De Lapparent, 1918), on the basis of which the age of the rocks of five sections of the Mountainous Crimea was determined.

Keywords: planktonic foraminifera, biostratigraphy, Upper Cretaceous, Maastricht, the Mountainous Crimea, micropaleontological collection





УДК 563.141:551.736.1(234.853)

НОВЫЙ РОД ALEXIALEKS GEN. NOV. И НОВЫЕ ВИДЫ РАДИОЛЯРИЙ РАННЕЙ ПЕРМИ ЮЖНОГО УРАЛА РОССИИ

© 2023 г. М. С. Афанасьева*

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

*e-mail: afanasieva@paleo.ru

Поступила в редакцию 04.07.2022 г.

После доработки 19.07.2022 г.

Принята к публикации 19.07.2022 г.

Анализ морфологических особенностей скелетов радиолярий из нижнепермских отложений Южного Урала позволил пересмотреть систематическое положение вида *Helioentactinia uralica* Kozur et Mostler, 1989 и двух разных морфотипов *Helioentactinia* sp. и отнести их к трем видам в составе нового рода *Alexialeks* gen. nov.: *A. uralicus* (Kozur et Mostler, 1989), *A. alius* sp. nov. и *A. distinctus* sp. nov. Установлено три направления в развитии *Alexialeks* gen. nov. на протяжении ассельского, сакмарского, артинского и кунгурского веков ранней перми. Внесены изменения и дополнения в диагнозы рода *Multisphaera* Nazarov et Afanasieva in Afanasieva, 2000, emend. nov. и подсемейства *Multisphaerinae* Nazarov et Afanasieva in Afanasieva, 2000, emend. nov. Подтверждена валидность подсемейства *Multisphaerinae*. Предложена гипотеза о том, что первичная внутренняя сфера с рудиментарной четырехлучевой спикой и многочисленными стержневидными иглами может представлять собой переходную форму внутреннего каркаса скелета от п-лучевой спикой к истинной микросфере.

Ключевые слова: Radiolaria, морфология, филогения, ревизия, новые род и виды, нижняя пермь, Южный Урал, Россия

DOI: 10.31857/S0031031X23010026, EDN: FIQTFS

ВВЕДЕНИЕ

Морфотипы скелетов радиолярий с тремя сферами встречаются крайне редко среди радиолярий палеозоя. В настоящее время удалось идентифицировать:

- пять родов радиолярий, обладающих скелетом с тремя пористыми сферами:

- (1) *Alexialeks* gen. nov. (нижняя пермь, Южный Урал, Россия);

- (2) *Entactinosphaera* Foreman, 1963, который является старшим синонимом рода *Thecentactinia* Nazarov, 1975 (Афанасьева, 2011, с. 5; Noble et al., 2017, с. 448): нижний силур, среднеландоверийский подъярус, Южный Урал, Россия (Назаров, 1975); верхний девон, фаменский ярус, Огайо, США (Foreman, 1963); франский ярус, Северные Мугоджары, Казахстан (Назаров, 1975);

- (3) *Guangxitrisphaera* Wang in Wang et Kuang, 1993, нижний карбон, визейский ярус, Юго-Восточный Гуанси, Южный Китай;

- (4) *Meschedea* Won, 1983, нижний карбон, верхнетурнейский подъярус, Рейнские Сланцевые горы, Германия (Won, 1983);

- (5) *Wuyia* Feng in Feng et al., 2007, верхняя пермь, верхнечансинский подъярус, Южный Гуанси, Южный Китай;

- четыре рода среди радиолярий с губчатым, сетчатым или решетчатым типом скелетной ткани:

- (1) *Afanasievella* Nestell et Nestell, 2010, средняя пермь, верхнекептенский подъярус, Западный Техас, США (Nestell, Nestell, 2010);

- (2) *Cavasphaera* Won et Iams, 2015, нижний ордовик, флоский ярус, Западный Ньюфаундленд, Канада (Won, Iams, 2015);

- (3) *Glomispina* Nestell et Nestell, 2021, средняя пермь, роудский и вордский ярусы, Западный Техас, США (Nestell, Nestell, 2021);

- (4) *Involuentactinia* Jones et Noble, 2006, верхняя часть нижнего силура — нижний венлок, Нунавут, Канада (Jones, Noble, 2006).

Радиолярии с необычной морфологией скелета с тремя сферами впервые были описаны Х. Коцуром и Х. Мостлером (Kozur, Mostler, 1989) на Южном Урале из отложений иренского горизонта кунгурского яруса разреза Алегазово на р. Ай (рис. 1, I). Изначально эти радиолярии были отнесены Коцуром и Мостлером (Kozur, Mostler,

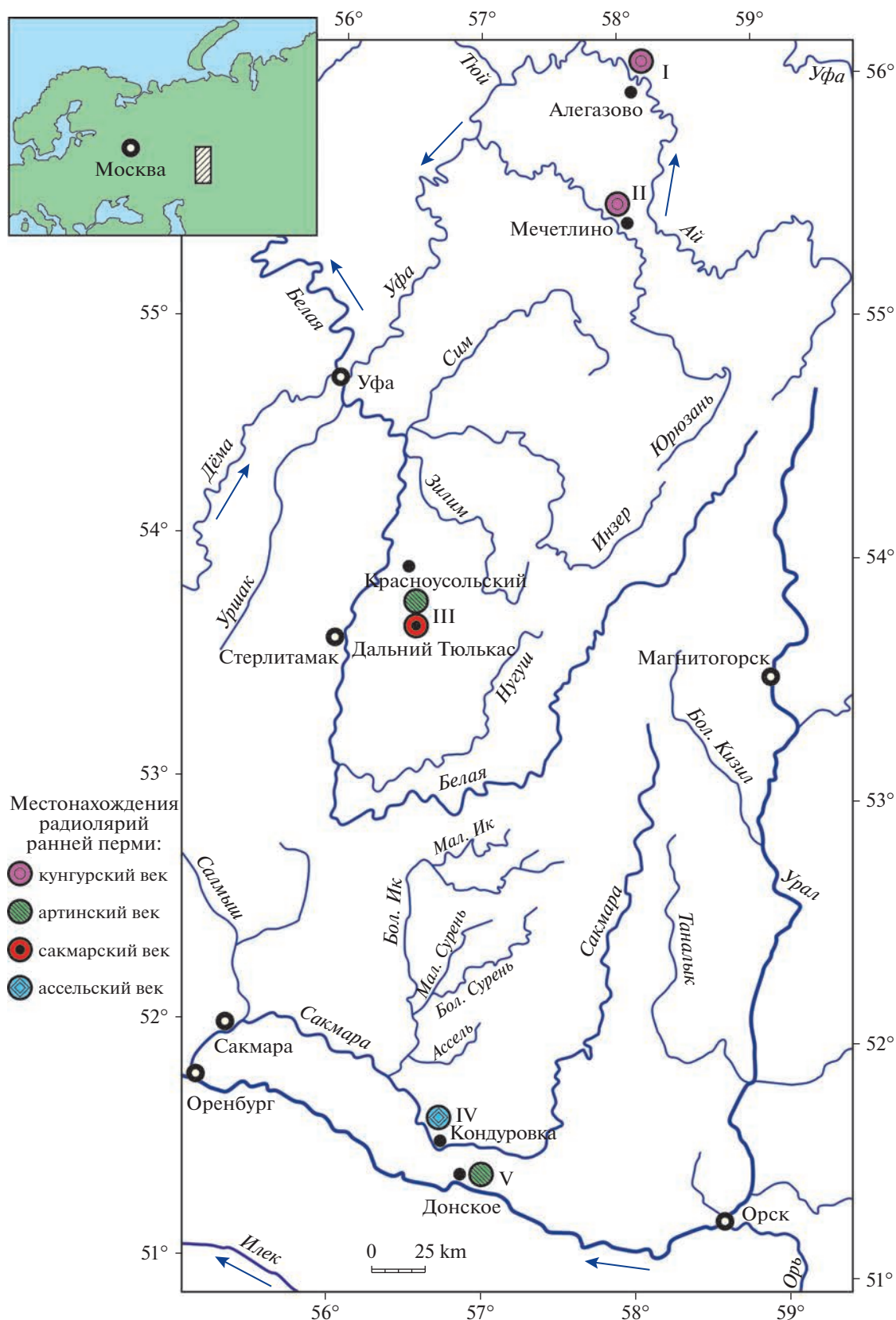


Рис. 1. Местонахождение радиоларий из рода *Alexialeks* на Южном Урале: I – р. Ай, с. Алегазово, разрез Алегазово (Kozur, Mostler, 1989); II – р. Юрюзань, с. Мечетлино, разрез Мечетлино (настоящая работа); III – руч. Дальний Тюлькас, пос. Красноуслынский, разрез траншеи Дальний Тюлькас (Afanasyeva et al., 2022); IV – р. Сакмара, с. Кондуровка, разрез Кондуровский (Afanasyeva, 2021); V – р. Урал, с. Донское, разрез Донское (Назаров, 1988; Афанасьева, 2000, настоящая работа).

1989) к роду *Helioentactinia* Nazarov, 1975 и описаны в качестве нового вида *H. uralica*¹ (рис. 2). Кроме этого, два разных морфотипа были приведены Коцуром и Мостлером в открытой номенклатуре как *Helioentactinia* sp. (рис. 2, з; 3, в, з).

Новые исследования показали ошибочность рассмотрения вида *H. uralica* в составе рода *Helioentactinia*. Морфотип рода *Helioentactinia* характеризуется наличием только двух сферических оболочек скелета, тогда как у *Helioentactinia uralica* отмечено формирование скелета из трех сфер, что позволяет уверенно отнести данный вид к новому роду *Alexialeks* gen. nov.

Среди изображенных Коцуром и Мостлером (Kozur, Mostler, 1989) представителей вида *Helioentactinia uralica* обращают на себя внимание экземпляры с относительно толстой и достаточно тонкопористой внешней оболочкой скелета (рис. 3, а), которая отличается от внешней тонкой и крупнопористой оболочки данного вида (рис. 2). Вместе с тем, подобные морфотипы широко представлены в верхнеассельских отложениях разреза Кондуровский и выделены в самостоятельный новый вид *Alexialeks alius* sp. nov.

При описании вида *Helioentactinia uralica* Коцур и Мостлер (Kozur, Mostler, 1989) отметили, что промежуточная оболочка из-за своей хрупкости обычно не сохраняется или сохраняется лишь фрагментарно (рис. 3, з). Однако радиолярии, скелет которых отличается образованием недоразвитой или рудиментарной промежуточной сферы, достаточно часто встречаются в отложениях сакмарского, артинского и кунгурского ярусов Южного Урала. В связи с этим радиолярии с подобным морфотипом скелета выделены ниже в самостоятельный вид *Alexialeks distinctus* sp. nov.

Таким образом, морфотип радиолярий с тремя пористыми оболочками скелета в настоящей работе описывается в качестве нового рода *Alexialeks* gen. nov. с тремя видами: *A. uralicus* (Kozur et Mostler, 1989) и новыми видами *A. alius* sp. nov. и *A. distinctus* sp. nov.

¹ Оригинальное описание *Helioentactinia uralica* Kozur et Mostler, 1989: "Äußere Schale mit großporigem Gittergeflecht, das kurze Stacheln auf den Gitterkreuzungspunkten aufweist. Die Poren haben sehr unterschiedliche Form und Größe. Die 9–12 Hauptstacheln sind mäßig lang, dreikantig. Das äußere Gittergeflecht ist durch Apophysen, die von den Kanten der Hauptstacheln ausgehen, mit diesen verbunden. Die Markschale ist perforiert, klein, und weist einzelne kleine Stacheln auf. Ihre kleinen Poren sind ziemlich gleichmäßig ausgebildet und haben pentagonale bis hexagonale Form. Zwischen der Markschale und der äußeren Schale gehen in einem Bereich, der etwas näher zur Markschale liegt, von den Hauptstacheln zarte Balken aus, die sich zu einem sehr zarten, lockeren, großporigen Gittergeflecht verbinden. Diese Schale ist wegen ihrer Zartheit meist nicht oder nur ganz fragmentarisch erhalten" (Kozur, Mostler, 1989, с. 193).

ФИЛОГЕНИЯ РОДА ALEXIALEKS

Представители нового рода *Alexialeks* gen. nov. известны только в нижнепермских отложениях Южного Урала России. Однако в истории этого рода даже на столь коротком временном интервале четко выделяются три характерных направления развития (рис. 4).

Самые ранние представители рода *Alexialeks* встречаются в верхнеассельских отложениях. Они относятся к виду *A. alius* sp. nov., который представляет основное направление в развитии рода. Данный вид характеризуется крупной толстостенной внешней оболочкой скелета и крайне тонкостенной промежуточной сферой. Последние представители *A. alius* sp. nov. отмечены в иренских отложениях кунгурского яруса.

В иренское время появились морфотипы с меньшими размерами скелетов, отличающихся формированием тонкостенной внешней и внутренней оболочек. Они образовали самостоятельный вид *A. uralicus*.

В развитии рода *Alexialeks* интересно ответвление *A. distinctus*, которое представлено морфотипами с наиболее крупным скелетом и рудиментарными остатками недоразвитой промежуточной сферы и регулярно встречающихся в отложениях нижней перми. Промежуточная сфера по каким-то причинам не развивалась полностью и утратила свое первоначальное значение; однако ее рудименты занимают примерно такое же положение (в среднем 32% от диаметра внешней сферы), что и развитая промежуточная сфера (в среднем 31–40%). Рудименты промежуточной сферы (от *rudimentum* лат. — зачаток, первооснова) находились в недоразвитом, зачаточном состоянии в процессе становления и существования нового вида *A. distinctus* sp. nov. на протяжении сакмарского, артинского и кунгурского веков.

Итак, в процессе развития рода *Alexialeks* наблюдается:

(1) изменение размера внешней оболочки скелета на 7–10%:

- *A. alius* — толстостенная большая сфера ($D_{\text{средний}} = 247.5$ мкм),

- *A. distinctus* — наиболее крупный толстостенный скелет ($D_{\text{средний}} = 266$ мкм),

- *A. uralicus* — тонкостенный скелет с меньшими размерами ($D_{\text{средний}} = 221.3$ мкм);

(2) увеличение количества игл: от 8 игл у *A. alius* и *A. distinctus*, и до 8–12 игл у позднекунгурского вида *A. uralicus*;

(3) изменение размера промежуточной оболочки скелета:

- *A. alius* — крайне тонкая сфера, составляющая, в среднем, 30.9% от диаметра внешней сферы,

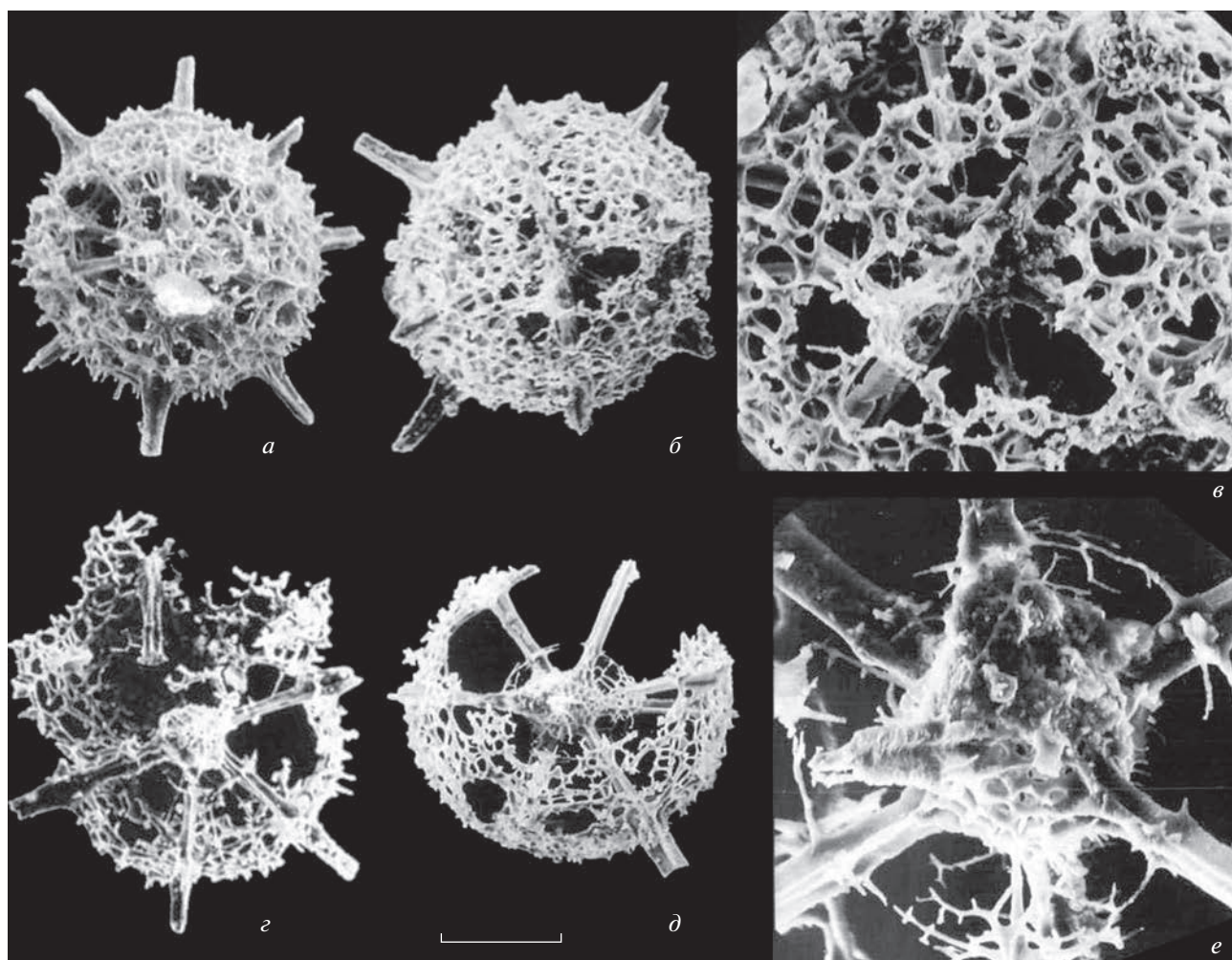


Рис. 2. *Alexialeks uralicus* (Kozur et Mostler, 1989): *a* — экз. № KoMo-1979/I-63b, штрих = 90 мкм (Kozur, Mostler, 1989, табл. 16, фиг. 2); *б, в* — голотип № KoMo-1979/I-62: *б* — штрих = 94 мкм (Kozur, Mostler, 1989, табл. 15, фиг. 7a), *в* — фрагмент, штрих = 40 мкм (Kozur, Mostler, 1989, табл. 15, фиг. 7б); *г* — экз. № KoMo-1979/I-65, штрих = 88 мкм (Kozur, Mostler, 1989, табл. 17, фиг. 3); *д, е* — экз. № KoMo-1979/I-63a: *д* — штрих = 73 мкм (Kozur, Mostler, 1989, табл. 16, фиг. 3a), *е* — фрагмент, штрих = 22 мкм (Kozur, Mostler, 1989, табл. 16, фиг. 3б); Южный Урал, р. Ай, разрез Алегазово; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, зона конодонтов *Neostreptognathodus imperfectus*.

- *A. uralicus* — более толстостенная сфера, составляющая, в среднем, 40.4% от диаметра внешней сферы,

- *A. distinctus* — рудиментарные остатки недоразвитой промежуточной сферы, которая составляет, в среднем, 32% от диаметра внешней сферы и занимает примерно такое же положение, что и развитая промежуточная сфера.

КОНЦЕПЦИЯ КЛАССИФИКАЦИИ РАДИОЛЯРИЙ

В палеонтологической практике определение таксона связано со значительными сомнениями, поскольку практически каждый новый экземпляр привносит новую информацию, которая может изменить сложившийся ранее взгляд на

классификацию. В связи с этим решение вопросов систематизации радиоларий невозможно без разработки четких критериев для таксонов различного ранга, поскольку расплывчатость понятий о таксономическом значении морфологических признаков таксонов различного иерархического уровня часто приводит к противоречивым решениям одних и тех же вопросов. Поэтому требуется однозначность трактовки различных морфологических признаков скелетов, не допускающая двусмысленного понимания диагнозов таксонов любого таксономического уровня (Афанасьева, 2000, 2002).

Анализ морфологических признаков скелетов радиоларий палеозоя выявил их устойчивую приуроченность к определенным иерархическим уровням и позволил разработать систему фикси-

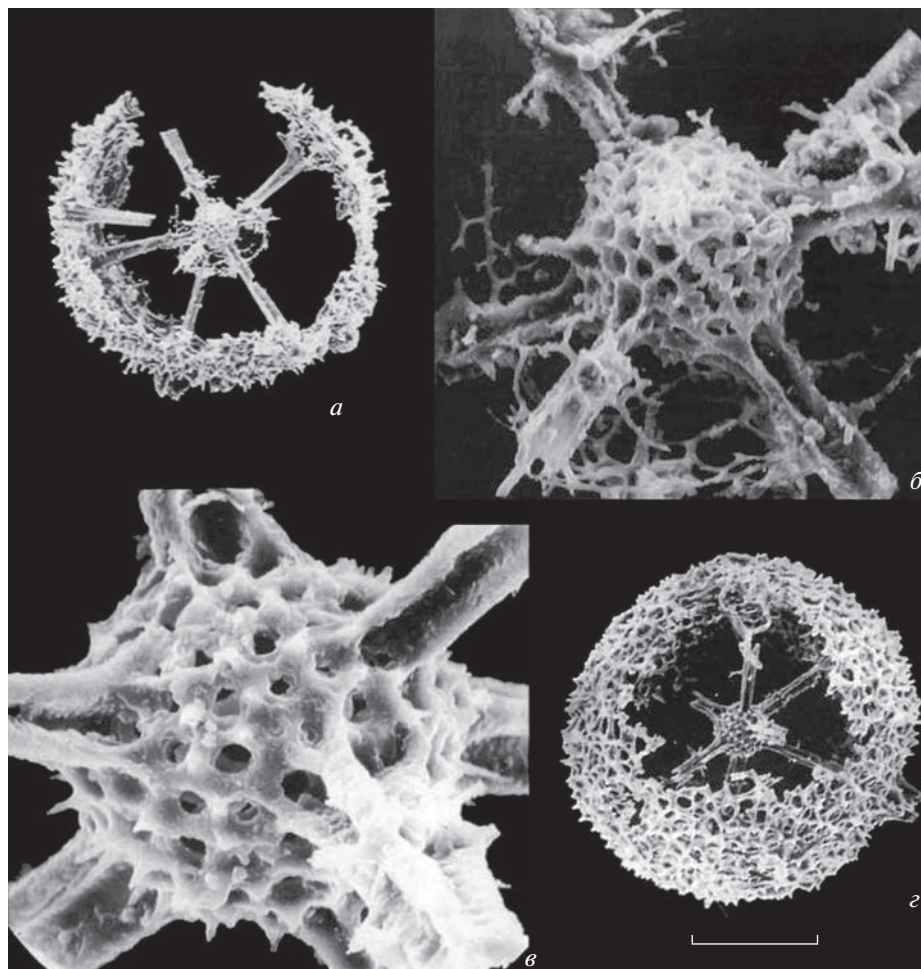


Рис. 3. Радиоларии *Alexialeks alius* sp. nov. (а, б) и *A. distinctus* sp. nov. (в, г): а, б — экз. № КоМо-1979/1-63с; а — экземпляр, на котором видна дополнительная очень тонкая скелетная вуаль (вверху справа), опирающаяся на короткие шипики толстой внешней оболочки скелета, штрих = 108 мкм (Kozur, Mostler, 1989, табл. 16, фиг. 1а), б — фрагмент, штрих = 22 мкм (Kozur, Mostler, 1989, табл. 16, фиг. 1б); в, г — экз. № КоМо-1979/1-64: в — фрагмент, штрих = 14 мкм (Kozur, Mostler, 1989, табл. 17, фиг. 2), г — штрих = 82 мкм (Kozur, Mostler, 1989, табл. 16, фиг. 4); Южный Урал, р. Ай, разрез Алегазово; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, зона конодонтов *Neostreptognathodus imperfectus*.

рованной совокупности морфологических признаков для диагноза и описания радиоларий палеозоя различного таксономического уровня. Кроме того, морфометрический анализ абсолютных и относительных значений параметров раковин радиоларий палеозоя показал устойчивую статистическую закономерность изменения размеров скелета, его частей и их соотношений. Наличие таких стабильных зависимостей позволяет формализовать процесс классификации данных и оперировать при описании видов понятиями “очень большой”, “большой”, “маленький” и “очень маленький”, которым отвечают определенные ранжированные параметры (рис. 5) (Афанасьева, 2000, 2002).

Данная концепция классификации радиоларий разрешает учитывать любые сведения об ископаемых организмах и позволяет достаточно

просто определить место в филогенетической схеме любого вновь рассматриваемого объекта исследования. Например, подсемейство *Multisphaerinae* Nazarov et Afanasieva in Afanasieva, 2000 (Афанасьева, 2000), отличающееся развитием трех и более пористых сфер скелета, а также 8–12 и более основных игл, явилось недостающим звеном в построении системы радиоларий палеозоя при выделении в семействе *Astroentactiniidae* трех подсемейств: *Astroentactiniinae* — с одной внешней сферой, *Helioentactiniinae* — с двумя сферами, и *Multisphaerinae* — с тремя и более оболочками скелета (Афанасьева, 2000, 2002; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006).

Тем не менее, необходимо помнить известное изречение К. Линнея (1735): “Не признаки определяют род, а род определяет признаки” (цит. по: Петрушевская, 1986, с. 99). Свойства любых био-

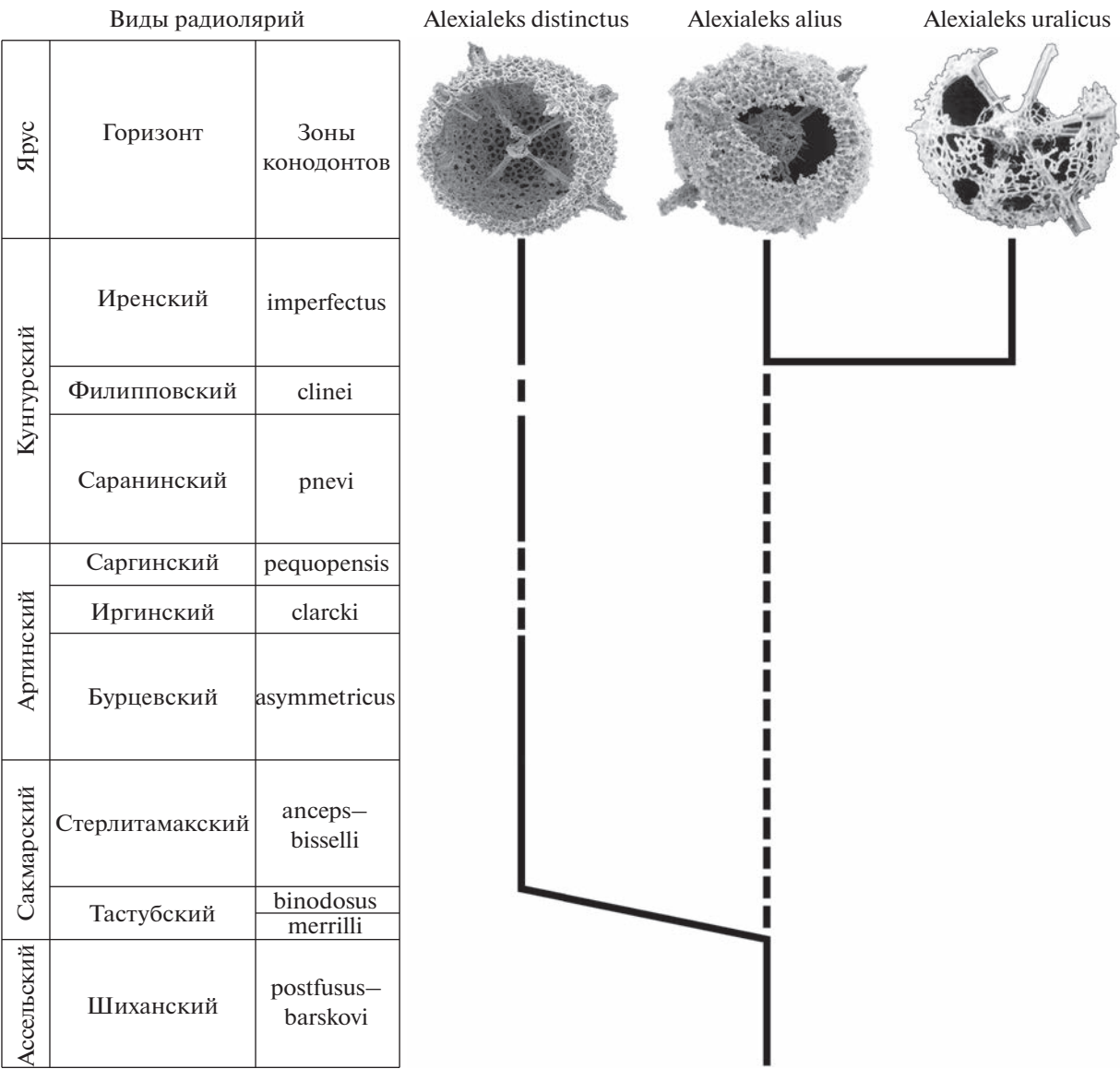


Рис. 4. Филогенетическое древо рода *Alexialeks* gen. nov. Распространение радиолярий в нижнепермских отложениях Южного Урала: *A. distinctus* sp. nov. — кунгурский ярус: иренский горизонт, р. Ай, разрез Алегазово (Kozur, Mostler, 1989), саранинский горизонт, р. Юрюзань, разрез Мечетлино (настоящая работа); нижнеартгинский подъярус, бурцевский горизонт и верхнесакмарский подъярус, стерлитамакский горизонт, пос. Красноусольский, разрез траншеи Дальний Тюлькас (Afanasieva et al., 2022); нижнеартгинский подъярус, р. Урал, разрез Донское (настоящая работа); *A. alius* sp. nov. — кунгурский ярус, иренский горизонт, р. Ай, разрез Алегазово (Kozur, Mostler, 1989) и верхнеассельский подъярус, шиханский горизонт, р. Сакмара, разрез Кондуровский (Afanasieva, 2021); *A. uralicus* (Kozur et Mos- tler) — кунгурский ярус, иренский горизонт, р. Ай, разрез Алегазово (Kozur, Mostler, 1989).

логических существ, современных или вымерших, объективно существуют, т.е., они были, есть и будут вне зависимости от нашей воли или желания. Более того, в природе не существует ни абсолютного тождества, ни абсолютного различия. Следовательно, все наши суждения и выводы о сходстве или различии любых таксонов любого таксономического ранга всегда будут содержать определенную долю субъективизма (Афанасьева, 2000, с. 9).

ПОДСЕМЕЙСТВО MULTISPHAERINAE

Своеобразные морфотипы радиолярий с пятью внутренними сферами были обнаружены Б.Б. Назаровым (1988) в нижнеартгинских отложениях разреза Донское (рис. 1, V; рис. 6), но не описаны, а только изображены (Назаров, 1988, табл. IV, фиг. 3, 4; табл. XXVIII, фиг. 6, 7). Более того, своеобразие строения скелетов заставило Назарова сомневаться в отнесении данных радиолярий или к *Entactiniinae* gen. et sp. indet. (На-

заров, 1988, с. 185, табл. IV, фиг. 3, 4), или к *As-toentactiniinae* gen. et sp. indet. (Назаров, 1988, с. 195, табл. XXVIII, фиг. 6, 7).

Подсемейство *Multisphaerinae* было установлено на основании описания рода и вида *Multisphaera impersepta* Nazarov et Afanasieva in Afanasieva, 2000 из нижнеартинских отложений разреза Донское (Афанасьева, 2000). В настоящее время состав подсемейства *Multisphaerinae* дополнен новым родом *Alexialeks* gen. nov. из верхнеассельских и нижнесакмарских отложений разреза Кондуровский, верхнесакмарского и нижнеартинского подъярусов разреза траншеи Тюлькас, из базальных кунгурских отложений разреза Мечетлино (саранинский горизонт) и из иренского горизонта разреза Алегазово (рис. 1).

Морфотипы подсемейства *Multisphaerinae* характеризуются развитием пористых оболочек скелета: трех в скелетах *Alexialeks* и пяти у представителей *Multisphaera*.

Внутренний каркас у представителей рода *Alexialeks* полностью не установлен. Однако внутри первичной внутренней сферы иногда наблюдаются остатки спикулы (табл. II, фиг. 6в; см. вклейку), которые дают возможность предполагать реальность ее первичного присутствия, а число основных игл (от 8 до 12) позволяет сделать вывод о том, что внутренний каркас был представлен гипотетической восьми- или п-лучевой спикулой.

Морфотипы *Multisphaera* характеризуются развитием очень маленькой ($D_s = 27\text{--}59$ мкм), пористой первичной внутренней сферы (микросферы) с рудиментарной эксцентричной четырехлучевой спикулой и многочисленными стержневыми иглами (рис. 6, а, е–з; 7, D_s , s, Ls).

На дезинтегрированном экземпляре *Multisphaera impersepta* внутренняя спикула не наблюдается (рис. 6, а). Вместе с тем, на двух экземплярах из препаратов П. Думитрика (Dumitrica, 2011) установил наличие четырехлучевой спикулы, расположенной эксцентрично (рис. 6, е–ж; 7, s). Скорее всего, это рудимент, остаток восьми- или п-лучевой спикулы, утративший свое основное значение в процессе эволюции организма и сохранивший в силу этого эксцентричное расположение. Однако, с другой стороны, первичная внутренняя сфера с рудиментарной четырехлучевой спикулой и многочисленными стержневыми иглами, берущими свое начало на поверхности первичной сферы, может представлять собой переходную форму внутреннего каркаса скелета от п-лучевой спикулы к истинной микросфере.

Лучи спикулы и иглы микросферы связаны с многочисленными основными трехлопастными иглами:

Размеры в мкм	Относительные										Абсолютные									
	D	dp	wp	tw	Ds	ts	L	wL	h	D/Ds	D/tw	D/dp	D/h	L/D	L/wL	dp/tw	dp/wp			
Очень большие, очень длинные и т.д.	500.0–180.1	40.0–25.1	10.0–4.1	12.0–7.1	100.0–60.1	5.0–3.1	750.0–250.1	60.0–50.1	25.0–15.1	1.5–2.5	1.0–20.0	4.0–10.0	3.0–20.0	10.0–2.1	0.5–4.0	9.5–4.5	0.1–1.5			
Большие длинные и т.д.	180.0–130.1	25.0–15.1	4.0–3.1	7.0–4.1	60.0–46.1	3.0–2.1	250.0–153.1	50.0–25.1	15.0–10.1	2.6–3.5	20.1–30.0	10.1–30.0	20.1–36.0	2.0–0.5	4.1–6.0	4.4–1.1	1.6–4.0			
Маленькие, короткие и т.д.	130.0–88.1	15.0–6.1	3.0–2.1	4.0–2.1	46.0–40.1	2.0–1.0	153.0–52.1	25.0–15.1	10.0–5.1	3.6–4.0	30.1–100.0	30.1–63.0	36.1–60.0	0.4–0.1	6.1–13.0	1.0–0.9	4.1–6.0			
Очень маленькие, очень короткие и т.д.	88.0–20.0	6.0–1.0	2.0–1.0	2.0–1.0	40.0–25.0	<1.0	52.0–15.0	15.0–4.5	5.0–1.0	4.1–8.5	100.1–150.0	63.1–105.0	60.1–100.0	<0.1	13.1–25.0	0.8–0.1	6.1–12.0			

Рис. 5. Сводная таблица абсолютных и относительных морфометрических параметров скелетов сферических радиолярий палеозоя (Афанасьева, 2000; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006; с добавлением и уточнением). Обозначения: D – диаметр внешней (Dm) и промежуточной (Dm) сфер, dp – диаметры пор на внешней (dp) и промежуточной (dm) сферах, wp – ширина межпоровых перегородок на внешней (wp) и промежуточной (wm) сферах, tw – толщина стенки внешней (tw) и промежуточной (tm) сфер, Ds – диаметр первичной внутренней сферы (микросферы), ts – толщина стенки первичной сферы, L – длина основных игл, wL – ширина основания основных игл, h – высота шипиков на внешней (h), промежуточной (hm) и первичной внутренней (hs) сферах. В скобках указаны обозначения параметров внешней, промежуточной и первичной внутренней сфер, которые используются при описании видов.

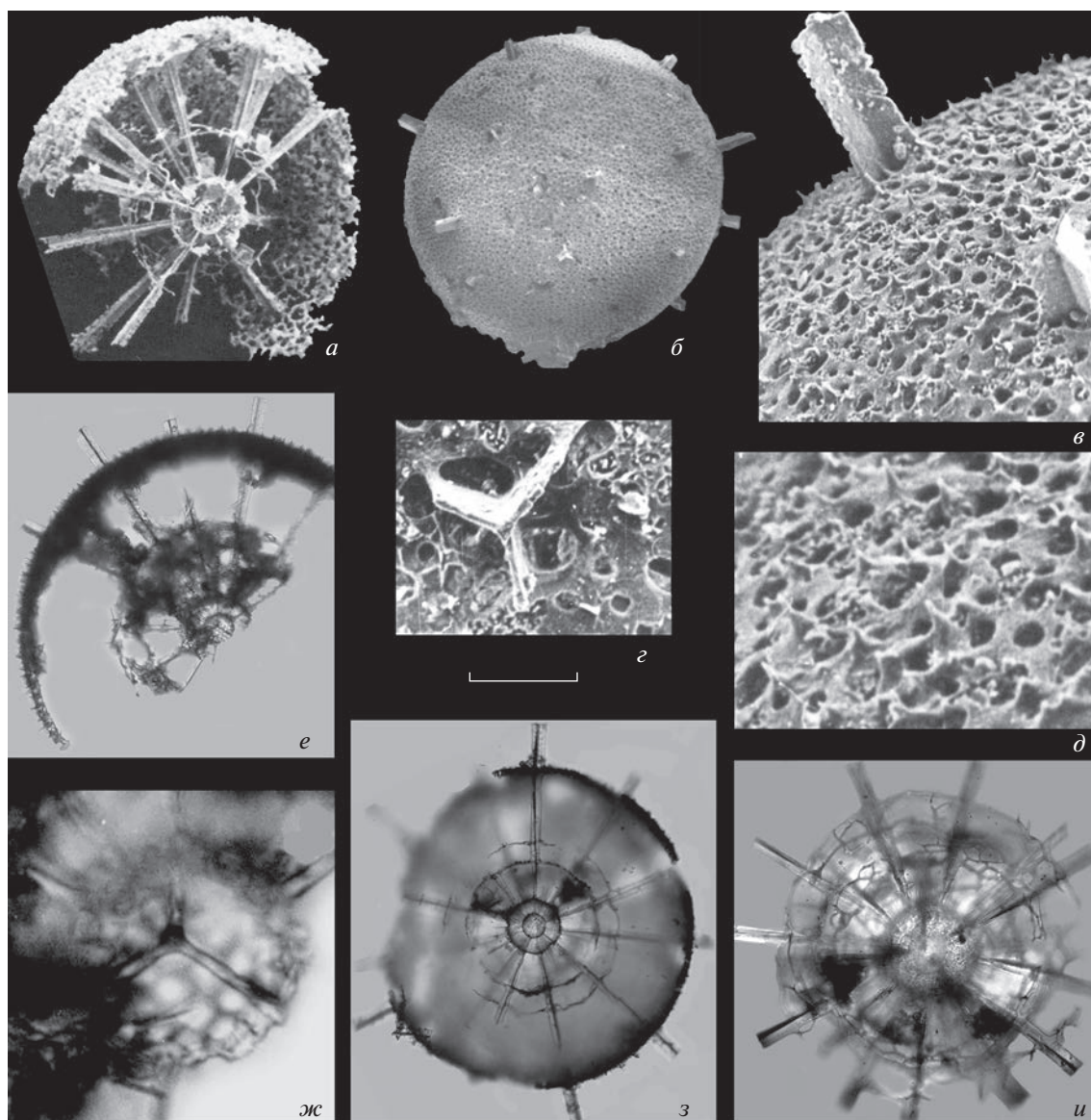


Рис. 6. *Multisphaera impersepta* Nazarov et Afanasieva in Afanasieva, 2000, emend. nov.: *a* – голотип ГИН, № 4673/208-174, штрих = 118 мкм; *б* – экз. ГИН, № 4673/208-173, штрих = 125 мкм; *в–д* – экз. ГИН, № 4673/208-61: *в* – фрагмент, штрих = 33 мкм, *г* – фрагмент, штрих = 17 мкм; *д* – фрагмент, штрих = 17 мкм (из: Афанасьева, 2000, табл. 81, фиг. 7–10); *е, ж* – экз. 3 (адаптировано из: Dumitrica, 2011, табл. 1, фиг. 4, 5): *е* – штрих = 96 мкм, *ж* – фрагмент, штрих = 14 мкм; *з, и* – экз. 2, фотографии с разной глубиной резкости (адаптировано из: Dumitrica, 2011, табл. 1, фиг. 1, 2): *з* – штрих = 117 мкм, *и* – штрих = 80 мкм; Россия, Южный Урал, р. Урал, разрез Донское; нижняя пермь, нижеартинский подъярус.

• морфотип *Multisphaera* насчитывает более 24 игл с Y-образным сечением (рис. 6); при этом следует особо подчеркнуть, что все (!) основные иглы *Multisphaera* берут свое начало на поверхности первой промежуточной оболочки и являются продолжением стержневидных игл первичной внутренней сферы, и только часть (!) игл является продолжением внутренней четырехлучевой спиккулы (рис. 7, L, s). Это отчетливо видно на объемном изображении морфотипов (рис. 6, *a*) и на фо-

тографиях двух экземпляров из препаратов (рис. 6, *е, з*);

• морфотип *Alexialeks* представлен 8–12 иглами с T-образным сечением (табл. II, III; см. вклейку), но у некоторых экземпляров основные иглы имеют субстержневидную форму между первичной внутренней и рудиментарной промежуточной сферами (табл. III, фиг. 5б).

Аналогичное внутренне строение скелета наблюдается у рода *Glomispina* Nestell et Nestell,

2021 (Nestell, Nestell, 2021). Внутренняя спикула или ее остатки обнаружены не были, но на очень маленькой ($D_s = 30\text{--}40\text{ мкм}$) пористой внутренней сфере (microsphere: Nestell, Nestell, 2021) берут свое начало многочисленные основные иглы, которые в интервале между первичной внутренней и промежуточной сферами имеют стержневидную форму, которая затем трансформируется в трехлопастную (рис. 8, б, з).

Все это может служить подтверждением предлагаемой автором гипотезе о переходном статусе внутреннего каркаса скелета от п-лучевой спикулы к истинной микросфере.

СЕМЕЙСТВО TETRENTACTINIIDAE

Думитрика (Dumitrica, 2011) высказал сомнение в валидности подсемейства Multisphaerinae на основании того, что все таксоны с четырехлучевой спикулой должны быть объединены в семейство Tetrentactiniidae Kozur et Mostler, 1979 (=триба Tetrentactiniini Kozur et Mostler, 1979).

Однако, согласно диагнозу Коцура и Мостлера (Kozur, Mostler, 1979), триба Tetrentactiniini объединяет радиолярий с одной решетчатой или губчатой, обычно шаровидной или тетраэдрической оболочкой². Четыре иглы внутренней спикулы направлены к вершинам тетраэдра и продолжают снаружи как основные иглы. Часто присутствующие вторичные иглы мало отличаются от основных игл. В состав трибы входят два рода — Tetrentactinia Foreman, 1963 и Tetragregnon Ormiston et Lane, 1976.

Думитрика (Dumitrica, 2011) объединил в семействе Tetrentactiniidae шесть родов из верхнего девона (фамен)—нижнего карбона (турне—визе) только на основании наличия четырехлучевой спикулы (рис. 9): Tetrentactinia, Tetragregnon, Tetraspongoactinia Won, 1998, Staurentactinia Schwartzapfel et Holdsworth, 1996, Ellipsostigma Hinde, 1899 и Triaenosphaera Deflandre, 1973. Кроме этого, Думитрика (Dumitrica, 2011) предложил рассматривать в составе семейства Tetrentactiniidae единственный раннепермский род Multisphaera Nazarov et Afanasieva in Afanasieva, 2000 с четырехлучевой спикулой (рис. 6).

При этом в одном семействе Tetrentactiniidae оказались объединены морфотипы с разными типами структуры скелетной ткани (пористые, губ-

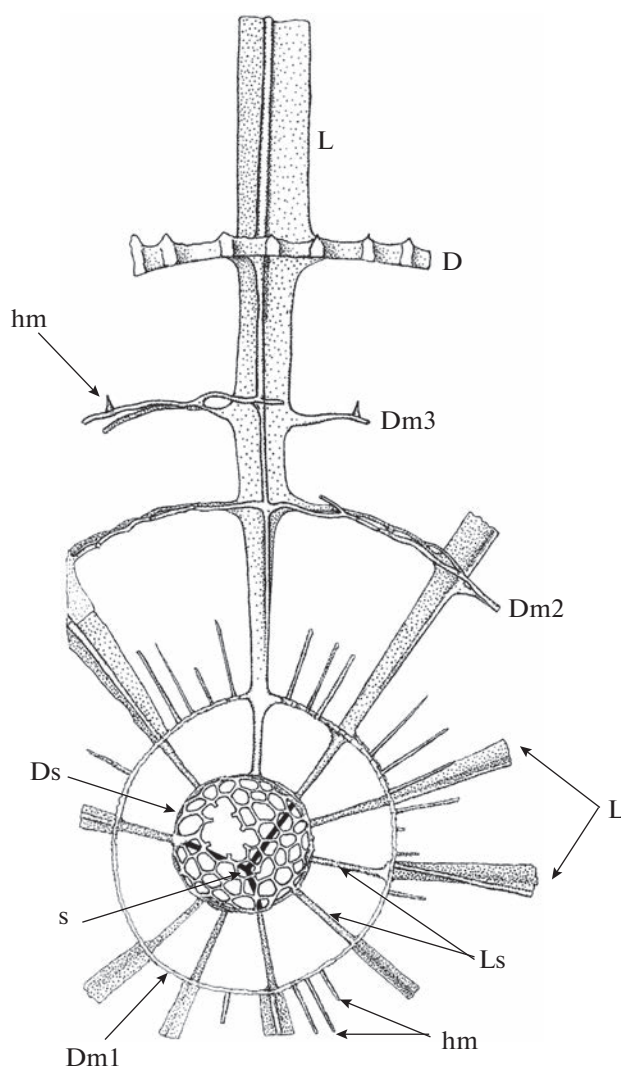


Рис. 7. Схема строения *Multisphaera impersepta* Nazarov et Afanasieva in Afanasieva, 2000, emend. nov. (по: Dumitrica, 2011, рис. 1, с изменениями и дополнениями): D — внешняя сфера, Dm1, Dm2 и Dm3 — промежуточные сферы, Ds — первичная внутренняя сфера (микросфера), L — основные трехлопастные иглы, Ls — стержневидные иглы на первичной внутренней сфере (микросфере), hm — шипики на промежуточных сферах, s — четырехлучевая спикула.

чатые, сетчато-решетчатые) и разной геометрической формой скелета (рис. 6, 9): сферические (с одной, двумя и четырьмя оболочками скелета), эллипсоидальные и ставраксонные с четырьмя лучами. Они относятся к трем разным классам радиолярий: пористые *Sphaerellaria* (*Ellipsostigma*, *Multisphaera*, *Triaenosphaera*), губчато-решетчатые *Spumellaria* (*Tetrentactinia*, *Tetragregnon*, *Tetraspongoactinia*) и *Staurationaria* с четырьмя лучами-руками (*Staurentactinia*).

² Оригинальный диагноз трибы Tetrentactiniini Kozur et Mostler, 1979: "Einfache gegitterte oder spongiöse, meist kugelige, z. T. tetraedrische Schale. Die 4 internen Stacheln sind so angeordnet, daß sie in Richtung der 4 Spitzen eines Tetraeder ausstrahlen. Sie setzen sich außen als Hauptstacheln fort, wobei sie vielfach von Sekundärstacheln begleitet werden, die sich z. T. nur wenig von den Hauptstacheln unterscheiden" (Kozur, Mostler, 1979, с. 31).

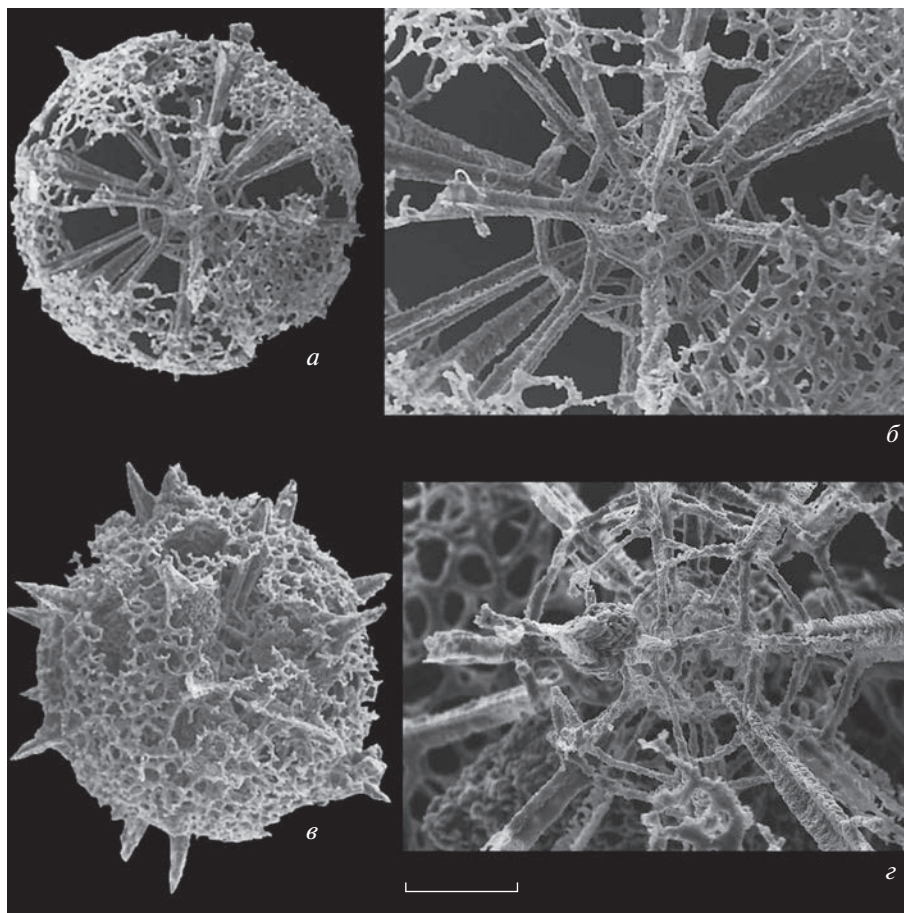


Рис. 8. *Glomispina mirifica* Nestell et Nestell, 2021: *a, б* — голотип № NMMNHS 80661 (Nestell, Nestell, 2021, табл. 2, фиг. 14a, b): *a* — штрих — 88 мкм; *б* — фрагмент, штрих = 44 мкм; *в* — экз. № NMMNHS 80659 (Nestell, Nestell, 2021, табл. 2, фиг. 12), штрих — 66 мкм; *г* — экз. № NMMNHS 80657 (Nestell, Nestell, 2021, табл. 2, фиг. 10c), штрих — 28 мкм; США, Техас, Гваделупские горы; средняя пермь (гваделупий), роудский ярус, формация Катофф, пачка Вильямс Ренч.

Более того, это смешение разных морфологических признаков таксонов закреплено Думитрикой в диагнозе семейства Tetrentactiniidae:³ “Губчатые или пористые (=latticed)⁴ Entactinaria палеозоя, имеющие четырехлучевую начальную спикулу с четырьмя лучами, исходящими из центра или от очень короткой срединной балки” (Dumitrica, 2011, с. 212).

Безусловно, спикула является очень важным и определяющим признаком высокого таксономического ранга: отряд, надсемейство, семейство

³ Диагноз семейства Tetrentactiniidae Kozur et Mostler, 1979: “Spongy or latticed Paleozoic Entactinaria having a tetrahedral initial spicule with the four rays originated in a centre or a very short median bar” (Dumitrica, 2011, с. 212).

⁴ “Latticed meshwork. Siliceous meshwork of bar separated by regular or irregular pores of variable size, not spongy in appearance (see spongy meshwork). ... Spongy meshwork. A skeletal structure of bars that fuse in a more or less regular pattern forming a foamy or loosely organized tissue (as opposed to lattice)” (De Wever et al., 2001, с. 452, 460).

(Афанасьева, 2000, 2002; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006). Четырехлучевая спикула является универсальным первичным скелетным элементом радиолярий, устойчивым в пространстве и времени.

Скелет радиолярий состоит из опала ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$), основной структурной единицей которого является кремнекислородный тетраэдр $[\text{SiO}_4]^{4-}$ — анион ортокремниевой кислоты (Афанасьева, Вишневская, 1992; Точилина, 1997; Афанасьева, 2000, 2007). В вершинах тетраэдра находятся атомы кислорода, а в центре — атом кремния. Особенностью биогенного аморфного кремнезема является способность создавать сложные структуры из коротких трехмерных цепочек тетраэдров $[\text{SiO}_3]^{2-}$, которые могут образовывать соединения двух или более анионов через общий атом кислорода.

Данный элемент ультраструктуры первичного опала лежит в основе формирования первичной

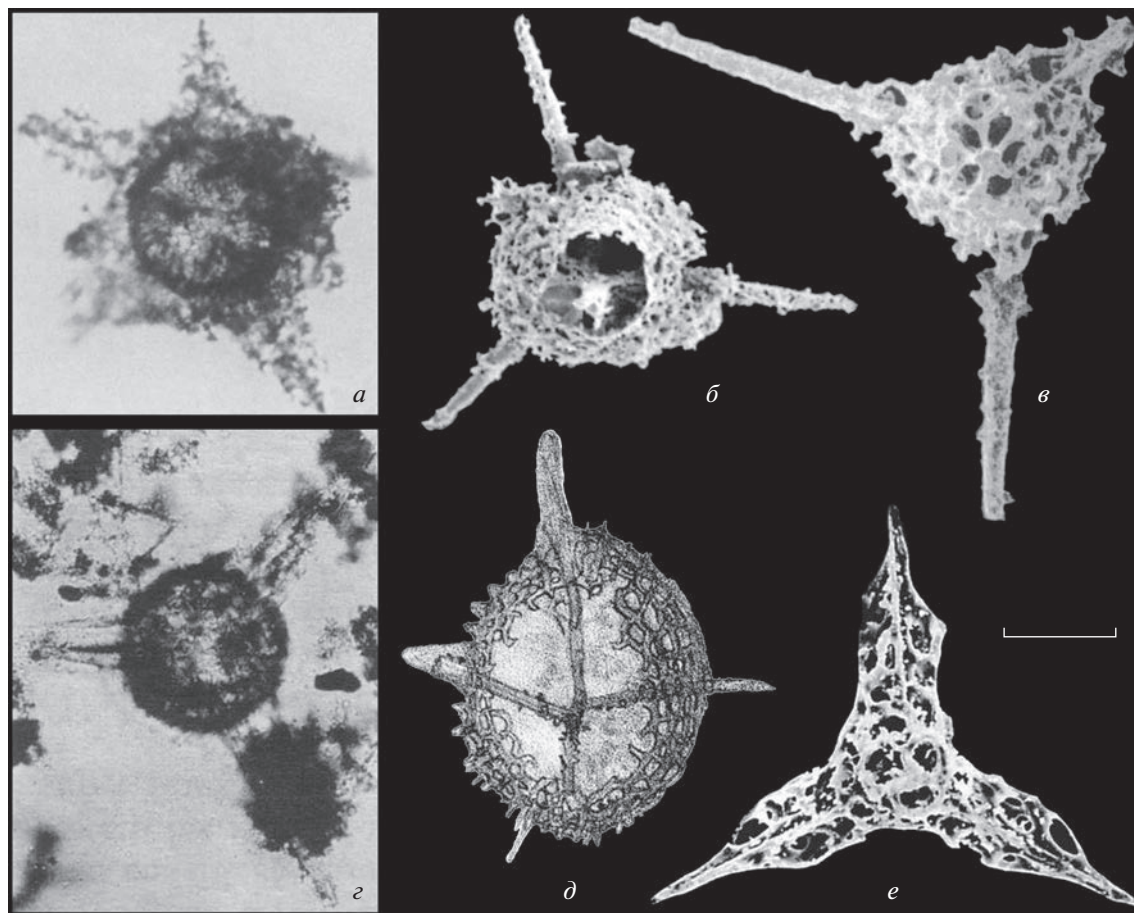


Рис. 9. Радиоларии семейства Tetrentactiniidae: *a* – *Tetrentactinia barysphaera* Foreman, 1963, штрих = 110 мкм (Foreman, 1963, с. 282, табл. 7, фиг. 9); верхний девон, фаменский ярус, формация Гурон, штат Огайо, США; *б* – *Tetraspongoactinia holdsworthi* Won, 1998, штрих = 63 мкм (Won, 1998, с. 257, табл. 4, фиг. 10); нижний карбон, верхнетурнейский подъярус, Рейнские Сланцевые горы, Германия; *в* – *Tetragegnon sycamorensis* Ormiston et Lane, 1976, штрих = 134 мкм (Ormiston, Lane, 1976, с. 167, табл. 2, фиг. 6); нижний карбон, визейский ярус, формация Сикморе, горы Арбакл, штат Оклахома, США; *г* – *Triaenosphaera sicarius* Deflandre, 1973, штрих = 63 мкм (Deflandre, 1973, с. 1150, табл. 2, фиг. 3); нижний карбон, визейский ярус, горы Монтень-Нуар, Франция; *д* – *Ellipsostigma australe* Hinde, 1899, штрих = 46 мкм (Hinde, 1899, с. 51, табл. 9, фиг. 5); средний девон, живетский ярус, формация Яррими, Новый Южный Уэльс, Австралия; *е* – *Staurentactinia nazarovi* Schwartzapfel et Holdsworth, 1996, штрих = 65 мкм (Schwartzapfel, Holdsworth, 1996, с. 202, табл. 9, фиг. 8); верхний девон, верхнефаменский подъярус, формация Вудфорд, Кринер-Хиллз и горы Арбакл, штат Оклахома, США.

четырёхлучевой спикулы радиоларий, т.е. микроуровень проявляется на макроуровне. При этом внешняя форма скелета отражает общие закономерности молекулярного уровня. Возможно, именно четырёхлучевая спикула была прообразом первичного скелета у всех радиоларий (Афанасьева, Вишневская, 1992; Точилина, 1997; Афанасьева, 2000, 2007; Афанасьева, Амон, 2003).

Однако объединение разных морфотипов радиоларий в одном семействе только на основании наличия четырёхлучевой спикулы мне кажется неубедительным и опрометчивым. Вместе с тем, наличие четырёхлучевой спикулы в морфотипах разных эволюционных ветвей хорошо отражает параллелизм в развитии радиоларий.

ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ ТИП RADIOLARIA НАДКЛАСС POLYCYSTINA КЛАСС SPHAERELLARIA ОТРЯД ENTACTINIATA

СЕМЕЙСТВО ASTROENTACTINIIDAE NAZAROV ET ORMISTON, 1985

ПОДСЕМЕЙСТВО MULTISPHAERINAE NAZAROV
ET AFANASIEVA IN AFANASIEVA, 2000, EMEND. NOV.

Multisphaerinae: Афанасьева, 2000, с. 74; Afanasieva et al., 2005, с. S272; Афанасьева, Амон, 2006, с. 108.

Типовой род – *Multisphaera* Nazarov et Afanasieva in Afanasieva, 2000.

Диагноз. *Astroentactiniidae*, скелет которых состоит из трех и более пористых сфер; внутрен-

ний каркас представлен п-лучевой спикой или микросферой с рудиментарной четырехлучевой спикой и многочисленными стержневидными иглами; лучи спикой и иглы микросферы связаны с многочисленными (от 8–12 до >24) основными трехлопастными иглами с Y-образным или -образным сечением.

С о с т а в. Два рода: типовой и *Alexialeks* gen. nov.; оба из ранней перми России, Южный Урал.

С р а в н е н и е. От подсемейства *Helioentactiniinae* Afanasieva, 1999, которое характеризуется наличием только двух оболочек скелета (пористой внутренней и пористой или сетчатой внешней сферы), а также от семейства *Glomispinidae* Nestell et Nestell, 2021, характеризующегося наличием трех оболочек скелета (тонкой сетчатой внешней, решетчатой промежуточной и очень большими многоугольными порами и очень маленькой пористой внутренней) подсемейство *Multisphaerinae* отличается формированием скелета из трех и более пористых сфер.

З а м е ч а н и я. Диагноз подсемейства: (1) изменен в связи с дополнительными данными, полученными Думитрикой (Dumitrica, 2011) при исследовании в препаратах трех экз. радиолярий типового рода из разреза Донское (рис. 1, V; рис. 6, e–u), и на основании особенностей строения скелета нового рода *Alexialeks* gen. nov.; (2) дополнен новым элементом скелета – микросфера с рудиментарной четырехлучевой спикой и многочисленными стержневидными иглами.

Состав подсемейства изменен за счет изъятия ошибочно включенного рода *Callela* Won, 1983 и добавления нового рода *Alexialeks* gen. nov.

Род *Multisphaera* Nazarov et Afanasieva in Afanasieva, 2000, emend. nov.

Entactiniinae gen. et sp. indet.: Назаров, 1988, с. 185.

Astoentactiniinae gen. et sp. indet.: Назаров, 1988, с. 195.

Multisphaera: Афанасьева, 2000, с. 75; Dumitrica, 2011, с. 208; Noble et al., 2017, с. 457.

Т и п о в о й в и д – *Multisphaera impersepta* Nazarov et Afanasieva in Afanasieva, 2000; Россия, Южный Урал; нижняя пермь, нижеартинский подъярус.

Д и а г н о з. Раковина сферическая, очень большая ($D = 358–390$ мкм), с пятью пористыми оболочками и многочисленными коническими шипиками (рис. 6, д). Первичная внутренняя сфера (микросфера) очень маленькая ($D_s = 27–59$ мкм), пористая с многочисленными стержневидными иглами (рис. 6, a, e, з; 7, Ds, Ls). Внутренний каркас представлен рудиментарной четырехлучевой спикой, которая расположена эксцентрично в микросфере (рис. 6, e, ж; 7, Ds, s). Многочисленные основные иглы (более 24) имеют трехлопастную форму с Y-образным сечением основания иг-

лы и тонкими прямыми лезвиями (рис. 6, a–г, u). Все основные иглы берут свое начало на поверхности первой промежуточной оболочки и являются продолжением стержневидных игл микросферы (первичной внутренней сферы), при этом только часть игл является продолжением лучей внутренней спикой (рис. 6, e, з; 7, L, s).

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. См. род *Alexialeks* gen. nov.

З а м е ч а н и я. Диагноз рода дополнен новым элементом скелета, установленным в связи с дополнительными исследованиями Думитрики (Dumitrica, 2011) радиолярий из типового местонахождения разрез Донское – микросфера с рудиментарной четырехлучевой спикой и многочисленными стержневидными иглами (рис. 6, e–з).

Длина основных игл за пределами внешней оболочки неизвестна, потому что все они обломаны на небольшом расстоянии от внешней поверхности скелета; но они должны были быть очень длинными, если судить по тому факту, что более-менее сохранившиеся иглы не проявляют тенденции к сужению (рис. 6, б, в, з, u).

Род *Alexialeks* Afanasieva, gen. nov.

Р о д н а з в а н в честь проф. Александра Сергеевича Алексеева; м.р.

Т и п о в о й в и д – *Alexialeks alius* sp. nov.

Д и а г н о з. Раковина сферическая, большая и очень большая ($D = 200–295$ мкм), с тремя пористыми оболочками. Внешняя оболочка с многочисленными порами разного размера и округло-овального очертания. На узлах межпоровых перегородок расположены конические шипики. На кончиках шипиков развивается дополнительная тончайшая скелетная вуаль толщиной менее 2 мкм, которая сохраняется крайне редко (рис. 3, a; табл. II, фиг. 3в). Промежуточная сфера большая ($D_m = 67–95$ мкм), тонкостенная и составляет в среднем 31–40% от диаметра внешней сферы. Сфера пронизана многочисленными крупными округло-полигональными порами. На узлах межпоровых перегородок расположены тонкие стержневидные шипики. В некоторых случаях наблюдаются только рудиментарные остатки недоразвитой промежуточной сферы (табл. III, фиг. 2а, 2б, 5а, 5б, 7а, 7б), которая составляет в среднем 32% от диаметра внешней сферы и занимает примерно такое же положение, что и развитая промежуточная сфера. Внутренняя первичная сфера очень маленькая ($D_s = 27–59$ мкм), очень толстостенная ($D_s/t_s = 13.3–20.5$) и составляет, в среднем, 13–18% от диаметра внешней сферы. Первичная сфера пронизана большими округлыми порами. На узлах межпоровых перегородок расположены длинные тонкие стержневидные шипики.

Основные иглы (числом от 8 до 12) трехлопастные, с -образным сечением основания иглы. Исключение составляют некоторые представители рода, которые характеризуются формированием субстержневидной начальной части основных игл в интервале между внутренней и рудиментарной промежуточной сферами (табл. III, фиг. 5б).

Внутренний каркас полностью не установлен, но внутри первичной сферы иногда наблюдаются остатки спикулы, которые дают возможность предполагать ее реальное присутствие (табл. II, фиг. 6в). Продолжением лучей гипотетической спикулы являются основные иглы, число которых позволяет сделать вывод о том, что внутренний каркас представлен восьми- или n-лучевой спикулой.

Видовой состав. Три вида из нижней перми Южного Урала России: типовой вид из верхнеассельского и иренского горизонта кунгурского яруса; *A. distinctus* sp. nov. из верхнесакмарского и нижнеартинского подъярусов, саранинского и иренского горизонтов кунгурского яруса; *A. uralicus* (Kozur et Mostler, 1989) из иренского горизонта кунгурского яруса.

Сравнение. От рода *Multisphaera* новый род отличается:

(1) формированием скелета из трех сфер, в отличие от скелета *Multisphaera* с пятью оболочками;

(2) наличием 8–12 основных трехлопастных игл с -образным сечением основания иглы, тогда как многочисленные (>24) иглы *Multisphaera* характеризуются Y-образным сечением трехлопастных игл (рис. 6, а–г);

(3) основные иглы *Alexialeks*, как правило, имеют трехлопастную форму на всем своем протяжении, за редким исключением (табл. III, фиг. 5б), тогда как основные иглы *Multisphaera* отличаются трехлопастной формой основных игл в интервале между внутренними оболочками и на поверхности скелета (рис. 6, а–г, е, з, и), при этом у *Multisphaera* они являются продолжением стержневидных игл микросферы (рис. 6, а, е, з, и);

(4) внутренний каркас *Alexialeks* представлен гипотетической восьми- или n-лучевой спикулой, занимающей центральное положение в первичной внутренней сфере (табл. II, фиг. 6в), тогда как *Multisphaera* характеризуется внутренним каркасом в виде микросферы с рудиментарной, эксцентрично расположенной четырехлучевой спикулой и многочисленными стержневидными иглами (рис. 6, а, е–з; 7, Ds, s, Ls).

З а м е ч а н и я. В результате морфологического исследования пересмотрено систематическое положение *Helioentactinia uralica* и двух разных морфотипов *Helioentactinia* sp. (Kozur, Mostler,

1989). В настоящей работе они рассматриваются в составе нового рода *Alexialeks* gen. nov. и относятся к виду *A. uralicus* (Kozur et Mostler, 1989) и двум новым видам — *A. alius* sp. nov. и *A. distinctus* sp. nov.

Интересно отметить конвергентное сходство нового раннепермского рода *Alexialeks* gen. nov. с родом *Glomispina* Nestell et Nestell, 2021 из роудского и вордского ярусов средней перми (гваделупий) Гваделупских гор штата Техас, США.

На основании наличия трех оболочек скелета Г. Нестелл и М. Нестелл (Nestell, Nestell, 2021) допускали возможность отнесения вида *Helioentactinia uralica* Kozur et Mostler, 1989 и двух неописанных морфотипов *Helioentactinia* sp. (Kozur, Mostler, 1989) к роду *Glomispina* (рис. 8). Однако среднепермские морфотипы *Glomispina* с сетчатой внешней и решетчатой промежуточной сферами принципиально отличаются от раннепермских морфотипов *Alexialeks* с тремя пористыми оболочками скелета. Кроме того, основные иглы *Glomispina* имеют стержневидную форму в интервале между первичной внутренней и промежуточной сферами (рис. 8, б, г), тогда как основные иглы *Alexialeks* на всем своем протяжении имеют трехлопастную форму, за редким исключением (табл. III, фиг. 5б).

Alexialeks uralicus (Kozur et Mostler, 1989) emend. nov.

Helioentactinia uralica: Kozur, Mostler, 1989, с. 193, табл. 15, фиг. 7а, б; табл. 16, фиг. 2, 3а, б.

Helioentactinia sp.: Kozur, Mostler, 1989, с. 249, табл. 17, фиг. 3.

Голотип — № КоМо-1979/1-62; Россия, Южный Урал, р. Ай, разрез Алегазово; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, зона конодонтов *Neostreptognathodus imperfectus*.

О п и с а н и е (рис. 2). Раковина сферическая, очень большая ($D = 200–250$ мкм), состоящая из трех пористых оболочек. Внешняя оболочка тонкостенная ($D/tw = 50–70$), с многочисленными крупными порами ($D/dp = 20.5–25.0$). Поры разного размера и округло-овального очертания. Межпоровые перегородки относительно широкие ($dp/wp = 2.5–3.3$). На узлах межпоровых перегородок расположены многочисленные длинные ($D/h = 21.0–33.3$) конические шипики.

Промежуточная сфера очень большая ($Dm = 85–95$ мкм; $D/Dm = 2.4–2.6$), тонкостенная ($Dm/tm = 31.7–42.5$) и составляет 38.4–42.5% от диаметра внешней сферы. Сфера пронизана многочисленными крупными округло-полигональными порами ($Dm/dm = 12.1–15.8$). Межпоровые перегородки широкие ($dm/wm = 1.5–2.7$).

Первичная внутренняя сфера очень маленькая ($Ds = 37–45$ мкм; $D/Ds = 4.7–6.1$), толстостенная ($Ds/ts = 19$) и составляет 16.4–21.4% от диаметра

внешней сферы. Относительно большие поры внутренней сферы ($D_s/d_s = 12.7-13.7$) расположены довольно равномерно и имеют форму от пятиугольника до шестиугольника. Межпоровые перегородки очень широкие ($d_s/w_s = 2.0$). На поверхности сферы расположены отдельные длинные шипики.

Основные иглы (в количестве от 8 до 12) относительно короткие ($L = 52-65$ мкм; $L/D = 0.2-$

0.3), трехлопастные, с -образным сечением основания иглы.

Внутренняя спикула не установлена. Однако наличие основных игл позволяет сделать вывод о том, что внутренний каркас, вероятно, представлен восьми- или п-лучевой спикулой.

Р а з м е р ы:

Абсолютные в мкм

Экземпляр	Внешняя сфера					Промежуточная сфера				Первичная сфера				Основные иглы	
	D	dp	wp	tw	h	Dm	dm	wm	tm	Ds	ds	ws	ts	L	wL
голотип, № КоМо-1979/I-62	250	10	4	5	9	95	6	4	3	41	3	—	—	65	29
№ КоМо-1979/I-63a	200	8	3	3	6	85	7	3	2	38	3	1.5	2	—	19
№ КоМо-1979/I-63b	225	11	3	4	10	90	—	—	—	37	—	—	—	53	26
№ КоМо-1979/I-65	210	10	3	3	10	85	—	—	—	45	3	—	—	54	25

Относительные

Экземпляр	Внешняя сфера					Промежуточная сфера				Первичная сфера				Основные иглы	
	D/dp	dp/wp	dp/tw	D/tw	D/h	D/Dm	Dm/dm	dm/wm	Dm/tm	D/Ds	Ds/ds	ds/ws	Ds/ts	L/D	L/wL
голотип, № КоМо-1979/I-62	25.0	2.5	2.0	50.0	27.8	2.6	15.8	1.5	31.7	6.1	13.7	—	—	0.3	2.2
№ КоМо-1979/I-63a	25.0	2.7	2.7	66.7	33.3	2.4	12.1	2.7	42.5	5.3	12.7	2.0	19.0	—	—
№ КоМо-1979/I-63b	20.5	3.7	2.8	56.3	22.5	2.5	—	—	—	6.1	—	—	—	0.2	2.0
№ КоМо-1979/I-65	21.0	3.3	3.3	70.0	21.0	2.5	—	—	—	4.7	13.0	—	—	0.3	2.1

Обозначения (здесь и далее): внешняя сфера (D — диаметр, dp — диаметр пор, wp — ширина межпоровой перегородки, tw — толщина стенки, h — высота шипиков); промежуточная сфера (Dm — диаметр, dm — диаметр пор, wm — ширина межпоровой перегородки, tm — толщина стенки, hm — высота шипиков); первичная внутренняя сфера (Ds — диаметр, ds — диаметр пор, ws — ширина межпоровой перегородки, ts — толщина стенки, hs — высота шипиков); основные иглы (L — длина, wL — ширина основания).

С р а в н е н и е. От нового вида *A. alius* sp. nov., характеризующегося крупной толстостенной внешней оболочкой скелета и крайне тонкостенной промежуточной сферой, *A. uralicus* отличается меньшими размерами скелета, формированием тонкостенной внешней и промежуточной оболочек скелета; кроме того, у *A. uralicus* промежуточная и первичная внутренняя сфера занимают, в среднем, большее внутреннее пространство скелета: 40.4 и 18.3%, соответственно, от диаметра внешней сферы.

З а м е ч а н и я. На основании фотоматериалов, опубликованных Коцуром и Мостлером (Kozur, Mostler, 1989, табл. 15, фиг. 7a, b; табл. 16, фиг. 2, 3a, b; табл. 17, фиг. 3), было осуществлено дополнительное измерение скелетов *Helioentac-*

tinia uralica и *Helioentactinia* sp. Выяснить с абсолютной точностью истинное значение измеряемых элементов скелета практически невозможно, однако в рамках погрешности новое измерение морфометрических параметров показало достаточную сопоставимость величин диаметров внешней, промежуточной и внутренней сферы⁵, следовательно, абсолютные и относительные величины других элементов скелета также можно считать валидными.

Несколько большими оказались размеры промежуточной сферы: 85–95 мкм вместо указанных

⁵ «Размеры: диаметр внешней оболочки: 200–294 мкм; диаметр внутренней оболочки: 37–41 мкм; диаметр нежной промежуточной оболочки: 79–85 мкм» (Kozur, Mostler, 1989, с. 193).

79–85 мкм (Kozur, Mostler, 1989), что, вероятно, можно объяснить плохой сохранностью и трудностью идентификации промежуточной сферы, особенно у экз. №№ КоМо-1979/1-62 и КоМо-1979/1-63b (рис. 2, а–в). Однако диаметр внешней оболочки оказался меньше ($D = 200–250$ мкм), чем было указано ранее ($D = 200–294$ мкм) (Kozur, Mostler, 1989). Это связано с тем, что экз. № КоМо-1979/1-63с с большим диаметром внешней сферы ($D = 294$ мкм) рассматривается в составе вида *Alexialeks alius* sp. nov. (рис. 3, а, б).

Материал. Четыре экз. из типового местонахождения (рис. 1, I; рис. 2).

Alexialeks alius Afanasieva, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1–6

Helioentactinia uralica: Kozur, Mostler, 1989, с. 193, табл. 16, фиг. 1a, b.

Helioentactinia sp. 258: Afanasieva, 2021, с. 857, табл. 2, фиг. 3.

Название вида *alius* *лат.* — иной, непохожий.

Голотип — ПИН, № 16455; Россия, Южный Урал, р. Сакмара, разрез Кондуровский; нижняя пермь, верхнеассельский подъярус, шиханский горизонт, зона конодонтов *Streptognathodus postfusus*–*Streptognathodus barskovi*.

Описание (рис. 3, а, б). Раковина сферическая, очень большая ($D = 212–294$ мкм), состоящая из трех пористых оболочек. Внешняя оболочка толстостенная ($D/tw = 19.3–28.8$) с многочисленными маленькими порами ($D/dp = 31.4–48.0$). Поры разного размера и округло-овального очертания. Поровые каналы очень узкие ($dp/tw = 0.5–0.6$), а межпоровые перегородки очень широкие ($dp/wp = 1.0–1.5$). На узлах межпоровых перегородок расположены многочисленные короткие ($D/h = 32.3–58.3$) конические шипики. На кончиках шипиков внешней сферы развивается дополнительная очень тонкая скелетная вуаль толщиной менее 2 мкм с очень маленькими порами

диаметром 2–3 мкм. Эта вуаль сохраняется крайне редко в связи с формированием тончайшей скелетной ткани (рис. 3, а; табл. II, фиг. 3в).

Промежуточная сфера большая ($Dm = 67–81$ мкм; $D/Dm = 2.9–3.6$), крайне тонкостенная ($Dm/tm = 101.3–148.0$) и составляет 27.8–34.0% от диаметра внешней сферы. Сфера пронизана многочисленными большими округло-полигональными порами ($Dm/dm = 11.2–13.7$). Межпоровые перегородки очень тонкие ($dm/wm = 6–12$). На узлах межпоровых перегородок промежуточной сферы расположены многочисленные очень длинные тонкие, стержневидные шипики ($hm \leq 22$ мкм; $Dm/hm = 3.6–16.8$) (табл. II, фиг. 3а, 5).

Первичная внутренняя сфера пористая, очень маленькая ($Ds = 27–41$ мкм; $D/Ds = 6.6–8.6$), очень толстостенная ($Ds/ts = 13.3–15.5$) и составляет 11.6–14.6% от диаметра внешней сферы. Сфера пронизана большими округлыми порами ($Ds/ds = 13.5–20.0$). Межпоровые перегородки округлые и очень широкие ($ds/ws = 0.7–1.5$). На узлах межпоровых перегородок внутренней сферы расположены многочисленные очень длинные тонкие стержневидные шипики ($hs = 6–8$ мкм; $Ds/hs = 4.5–5.2$) (табл. II, фиг. 4в, 6в). Внутри первичной сферы наблюдаются остатки спикулы, расположение которых дает возможность предполагать центральное положение спикулы в первичной сфере (табл. II, фиг. 6в). Продолжением лучей гипотетической спикулы являются восемь основных игл (табл. II, фиг. 2а, 2б, 4а, 4б). Это позволяет сделать вывод о том, что внутренний каркас, вероятно, представлен восьмилучевой спикулой.

Сохранившиеся основные иглы относительно короткие ($L = 53–63$ мкм; $L/D = 0.22$), трехлопастные, с -образным сечением основания иглы (табл. II, фиг. 3б, 5).

Размеры:

Абсолютные в мкм

Экземпляр	Внешняя сфера					Промежуточная сфера					Первичная сфера					Основные иглы	
	D	dp	wp	tw	h	Dm	dm	wm	tm	hm	Ds	ds	ws	ts	hs	L	wL
голотип, ПИН, № 16455	288	6	4	10	8	80	7	0.7	0.7	22	40	2	3	3	—	63	35
ПИН, № 16492	220	7	5	8	6	74	6	0.5	0.5	—	30	1.5	2	2	6	—	13
ПИН, № 16505	212	5	5	11	6	71	6	0.5	0.5	—	31	2	1.5	2	—	—	24
ПИН, № 16521	233	6	5	12	4	67	6	0.5	0.5	4	27	2	1.7	2	6	—	16
ПИН, № 16342	238	6	4	10	8	81	6	1.0	0.8	19	30	—	—	—	—	53	41
№ КоМо-1979/1-63с	294	—	—	12	9	82	6	1.0	0.6	10	41	3	2	3	8	—	34

Относительные

Экземпляр	Внешняя сфера					Промежуточная сфера					Первичная сфера					Основные иглы	
	D/dp	dp/wp	dp/tw	D/tw	D/h	D/Dm	Dm/dm	dm/wm	Dm/tm	Dm/hm	D/Ds	Ds/ds	ds/ws	Ds/ts	Ds/hs	L/D	L/wL
голотип, ПИН, № 16455	48.0	1.5	0.6	28.8	36.0	3.6	11.4	10	114.3	3.6	6.6	20.0	0.7	13.3	—	0.22	1.8
ПИН, № 16492	31.4	1.4	0.6	27.5	36.7	3.0	12.3	12	148.0	—	7.3	20.0	0.8	15.0	5.0	—	—
ПИН, № 16505	42.4	1.0	0.5	19.3	35.3	3.0	11.8	12	142.0	—	6.8	15.5	1.3	15.5	—	—	—
ПИН, № 16521	38.8	1.2	0.5	19.4	58.3	3.5	11.2	12	134.0	16.8	8.6	13.5	1.2	13.5	4.5	—	—
ПИН, № 16342	39.7	1.5	0.6	23.8	29.8	2.9	13.5	6	101.3	4.3	7.9	—	—	—	—	0.22	1.3
№ КоМо-1979/I-63c	—	—	—	24.5	32.7	3.6	13.7	6	136.7	8.2	7.2	13.7	1.5	13.7	5.2	—	—

С р а в н е н и е. От вида *A. uralicus*, характеризующегося формированием тонкостенной внешней и промежуточной оболочек скелета, новый вид *A. alius* отличается формированием крупной толстостенной внешней оболочки скелета и крайне тонкостенной промежуточной сферы; кроме того, промежуточная и первичная внутренняя сфера у *A. alius* занимают, в среднем, на 30% меньшее внутреннее пространство скелета, которое составляет 30.9 и 13.4%, соответственно, от диаметра внешней сферы.

З а м е ч а н и е. Размер диаметра внешней сферы изменяется в позднеассельском веке от 212 до 288 мкм и достигает максимального значения 294 мкм в позднем кунгуре (рис. 3, а).

М а т е р и а л. 12 экз. из нижнепермских отложений Южного Урала России: 11 экз. из типового местонахождения (рис. 1, IV) и один экз. из кунгурских отложений (иренский горизонт, зона конодонтов *Neostreptognathodus imperfectus*) отложений разреза Алегазово на р. Ай (Kozur, Mostler, 1989) (рис. 1, I; рис. 3, а, б).

Alexialeks distinctus Afanasieva, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1–7

Helioentactinia sp.: Kozur, Mostler, 1989, табл. 16, фиг. 4, табл. 17, фиг. 2.

Helioentactinia sp. C: Afanasieva et al., 2022, табл. 3, фиг. 15, табл. 5, фиг. 15.

Н а з в а н и е вида *distinctus lam.* — отличающийся, отличный.

Г о л о т и п — КФУ, № 17719; Россия, Южный Урал, р. Юрюзань, разрез Мечетлино, слой 12; нижняя пермь, кунгурский ярус, саранинский горизонт, зона конодонтов *Neostreptognathodus pnevi*.

О п и с а н и е (рис. 3, в, г). Раковина сферическая, большая и очень большая ($D = 230–295$ мкм), состоящая из двух пористых оболочек и рудиментарных остатков недоразвитой промежуточной сферы (табл. III, фиг. 2а, 2б, 5а, 5б, 7а, 7б). Недоразвитая промежуточная сфера составляет 25.8–38.3% от диаметра внешней сферы.

Внешняя оболочка толстостенная ($D/tw = 21.9–25.6$), с многочисленными крупными порами ($D/dp = 20.9–25.6$). Поры разного размера и округло-овального очертания. Поровые каналы узкие ($dp/tw = 0.9–1.2$), а межпоровые перегородки широкие ($dp/wp = 2.3–3.0$). На узлах межпоровых перегородок расположены многочисленные длинные ($D/h = 18.8–28.8$) конические шипики.

Первичная внутренняя сфера пористая, очень маленькая ($Ds = 40–59$ мкм; $D/Ds = 4.6–6.5$), очень толстостенная ($Ds/ts = 13.3–20.5$) и составляет 14.8–21.7% от диаметра внешней сферы. Сфера пронизана большими округлыми порами ($Ds/ds = 10–20$). Межпоровые перегородки округлые и очень широкие ($ds/ws = 1.0–1.5$). На узлах межпоровых перегородок первичной сферы расположены многочисленные очень длинные тонкие стержневидные шипики ($hs = 4$ мкм; $Ds/hs = 10$).

Восемь основных игл относительно короткие ($L/D = 0.2–0.5$), массивные ($L/wL = 1.7–4.1$), трехлопастные, с -образным сечением основания иглы. Однако некоторые морфотипы характеризуются формированием субстержневидной начальной части основных игл в интервале между первичной внутренней и рудиментарной промежуточной сферами (табл. III, фиг. 5б).

Внутренняя спикула не обнаружена. Однако наличие восьми основных игл позволяет сделать вывод о том, что внутренний каркас, вероятно, был представлен восьмилучевой спикулой.

Размеры:

Абсолютные в мкм

Экземпляр	Внешняя сфера					Первичная внутренняя сфера					Основные иглы	
	D	dp	wp	tw	h	Ds	ds	ws	ts	hs	L	wL
голотип, КФУ, № 17719	263	11	4	12	14	41	3	2	2	—	80	30
КФУ, № 17748	295	12	4	12	15	50	3	2	—	—	151	37
КФУ, № 10-1/9-3	270	12	4	12	11	40	2	2	2	—	56	33
КФУ, № 10-1/9-20	272	13	4	11	10	59	3	2	—	—	98	31
№ КоМо-1979/I-64	230	9	4	9	8	40	4	3	3	4	—	30

Относительные

Экземпляр	Внешняя сфера					Первичная внутренняя сфера					Основные иглы	
	D/dp	dp/wp	dp/tw	D/tw	D/h	D/Ds	Ds/ds	ds/ws	Ds/ts	Ds/hs	L/D	L/wL
голотип, КФУ, № 17719	23.9	2.8	0.9	21.9	18.8	6.4	13.7	1.5	20.5	—	0.3	2.7
КФУ, № 17748	24.6	3.0	1.0	24.6	19.7	5.9	16.7	1.5	—	—	0.5	4.1
КФУ, № 10-1/9-3	22.5	3.0	1.0	22.5	24.6	6.8	20.0	1.0	20.0	—	0.2	1.7
КФУ, № 10-1/9-20	20.9	2.3	1.2	24.7	27.2	4.6	19.7	1.5	—	—	0.4	3.2
№ КоМо-1979/I-64	25.6	2.3	1.0	25.6	28.8	5.8	10.0	1.3	13.3	10.0	—	—

С р а в н е н и е. От видов *A. uralicus* и *A. alius* sp. nov., характеризующихся формированием внутренней оболочки скелета, *A. distinctus* sp. nov. отличается развитием наиболее крупного скелета ($D \leq 295$ мкм) и наличием только рудиментарных остатков недоразвитой промежуточной сферы, которая составляет в среднем 32% от диаметра внешней сферы. Кроме того, отдельные морфотипы *A. distinctus* характеризуются формированием субстержневидной начальной части основных игл в интервале между первичной внутренней и рудиментарной промежуточной сферами (табл. III, фиг. 56).

З а м е ч а н и е. Отмечено уменьшение в геологическом масштабе времени диаметра внешней сферы от 270–272 мкм в позднеарктическое–раннеарктическое время и 263–295 мкм в начале кунгурского века (саранинское время) до 230 мкм в иренское время (рис. 3, г).

М а т е р и а л. 21 экз. из нижнепермских отложений Южного Урала, Россия: 13 экз. из типового местонахождения (рис. 1, II); один экз. из кунгурских отложений (иренский горизонт, зона конодонтов *Neostreptognathodus imperfectus*) разреза Алегазово на р. Ай (рис. 1, I; 3, в, г) (Kozur, Mostler, 1989, табл. 16, фиг. 4, табл. 17, фиг. 2); пять экз. из отложений траншеи Дальний Тюлькас близ пос. Красноустьинский (рис. 1, III) (Afanasyeva et al., 2022); четыре экз. из слоя 10-1 нижнеарктических отложений (бурцевский горизонт, зона

конодонтов *Sweetognathus asymmetricus*), один экз. из слоя 7-2 верхнесакмарских отложений (стерлитамакский горизонт, зона конодонтов *Sweetognathus anceps*); два экз. из слоя 8 (образец 5/21) нижнеарктических отложений разреза Донское на р. Урал.

Автор приносит свою искреннюю благодарность А.С. Алексееву, Г.П. Нестелл и В.С. Вишневецкой за ценные советы и конструктивные рекомендации; В.В. Черныху за консультации относительно возраста вмещающих пород; Г.М. Сунгатуллиной и Р.Х. Сунгатуллину за любезно предоставленный материал по радиоляриям из отложений нижнего кунгура разреза Мечетлино; Э.А. Гайнуллиной за любезно предоставленный материал по радиоляриям из отложений нижнеарктического подъяруса разреза Донское; Б.М. Галиуллину за фотографирование радиолярий на растровом электронном микроскопе; А.Ф. Банникову, М.А. Кнорре и Е.А. Лужной за ценные советы и помощь при подготовке статьи к печати.

Авторские права на фотографии радиолярий, восстановленные из работы Kozur, Mostler, 1989, принадлежат “©Universität Innsbruck, Institut für Geologie” и используются с любезного разрешения Prof. Dr. Diethard Sanders. Авторские права на фотографии радиолярий из работы Nestell, Nest-

ell, 2021, принадлежат “©Micropaleontology” и используются с любезного разрешения редактора Dr. Mike Kaminski.

Коллекция радиоларий ассельского и артинского ярусов нижней перми № 5481 хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН). Коллекция радиоларий кунгурского яруса нижней перми находится в Казанском федеральном ун-те (КФУ).

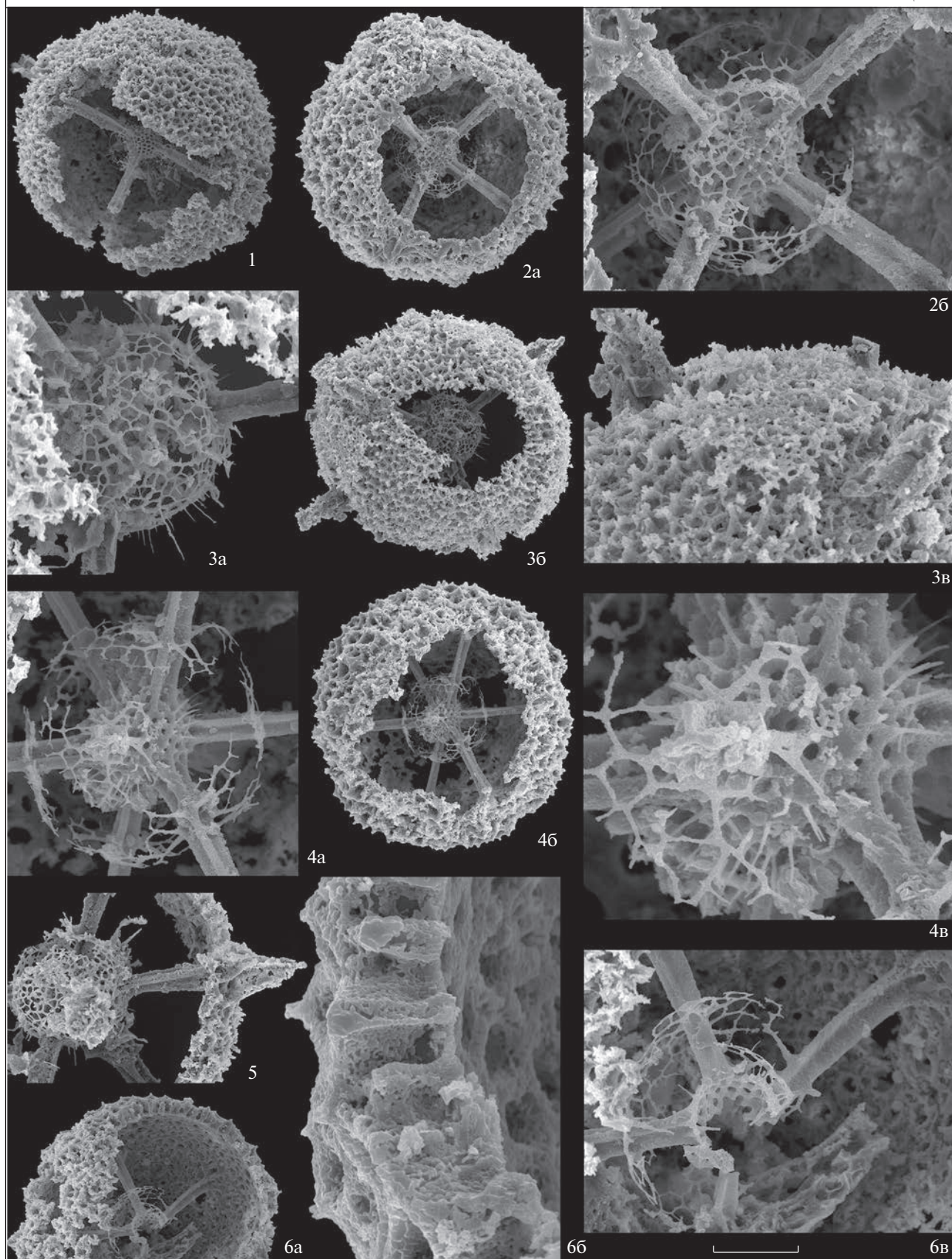
Исследование морфологии радиоларий проводилось на сканирующих электронных микроскопах CamScan и TESCAN на базе ПИН РАН и на растровом электронном микроскопе XL-30 ESEM на базе КФУ.

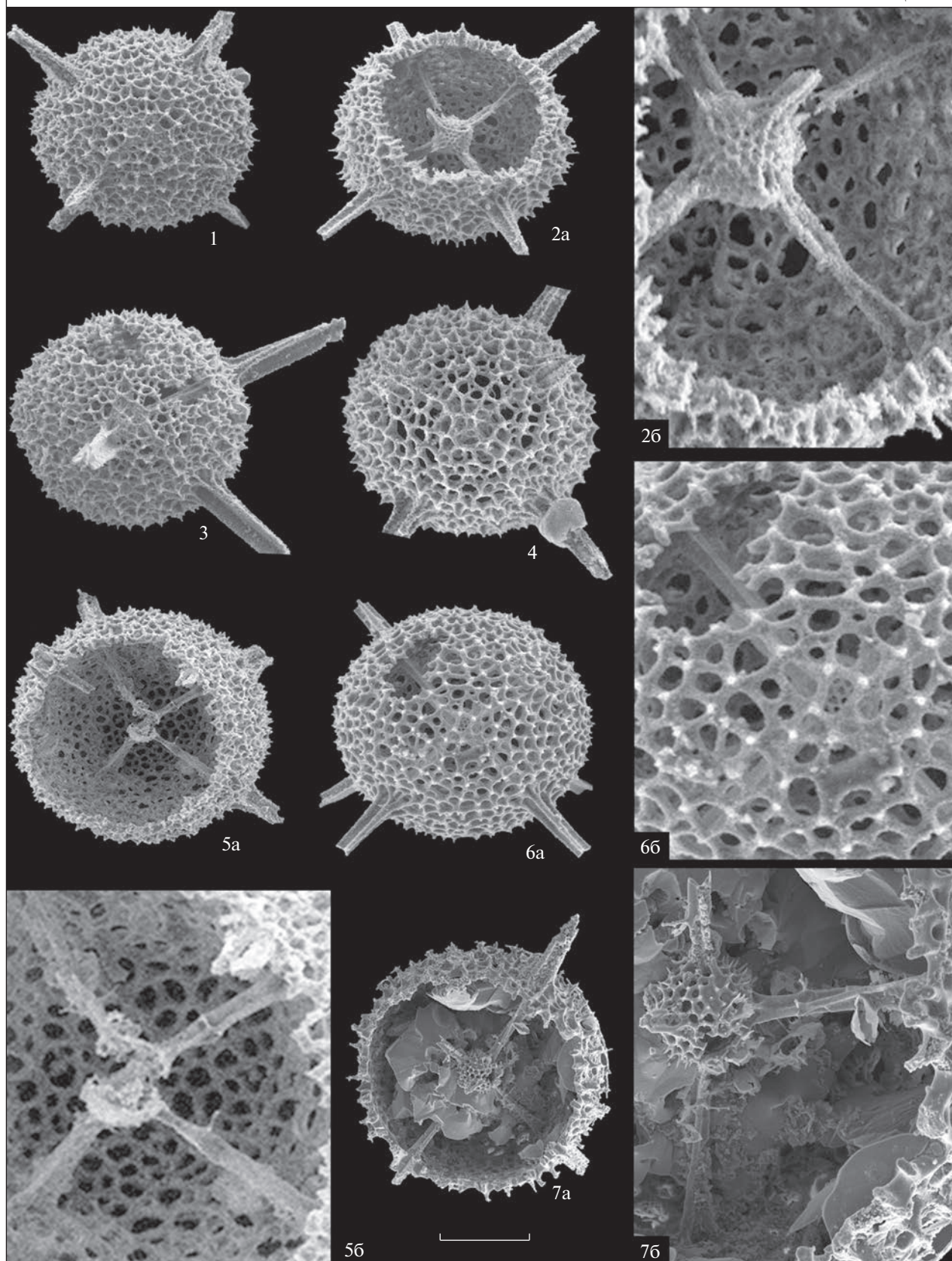
Измерения элементов скелетов радиоларий и морфометрический анализ абсолютных и относительных значений параметров раковин радиоларий палеозоя проводились по стандартной методике (рис. 5) (Афанасьева, 2000; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006).

Работа выполнена в рамках бюджетной программы (государственного задания) ПИН РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева М.С. Атлас радиоларий палеозоя Русской платформы. М.: Научный мир, 2000. 480 с.
- Афанасьева М.С. Новая классификация радиоларий палеозоя // Палеонтол. журн. 2002. № 2. С. 14–29.
- Афанасьева М.С. Скелет радиоларий: морфология игл, внутреннего каркаса и первичной внутренней сферы // Палеонтол. журн. 2007. № 1. С. 3–14.
- Афанасьева М.С. Систематическое положение рода *Entactinosphaera* Foreman, 1963 и новый род *Retientactinosphaera* gen. nov. (радиоларии палеозоя) // Палеонтол. журн. 2011. № 2. С. 3–13.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О. Новая классификация радиоларий // Палеонтол. журн. 2003. № 6. С. 72–86.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О. Радиоларии. М.: ПИН РАН, 2006. 320 с.
- Афанасьева М.С., Вишневская В.С. Возможные причины появления кремневого скелета радиоларий // Докл. Акад. наук. 1992. Т. 325. № 3. С. 590–596.
- Назаров Б.Б. Радиоларии нижнего–среднего палеозоя Казахстана (методы исследований, систематика, стратиграфическое значение). М.: Наука, 1975. 202 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 275).
- Назаров Б.Б. Радиоларии палеозоя. Т. 2. Л.: Недра, 1988. 232 с.
- Петрушевская М.Г. Радиолариевый анализ. Л.: Наука, 1986. 200 с.
- Точилина С.В. Проблемы систематики *Nassellaria*. Биохимические особенности эволюции. Владивосток: ДВО РАН, 1997. 71 с.
- Afanasieva M.S. Asselian and Sakmarian (Lower Permian) radiolarian ecozones in the South Urals, Russia // Paleontol. J. 2021. V. 55. № 8. P. 825–862.
- Afanasieva M.S., Amon E.O., Agarkov Yu.V., Boltovskoy D.S. Radiolarians in the geological Record // Paleontol. J. 2005. V. 39. Suppl. 3. P. S135–S392.
- Afanasieva M.S., Chernykh V.V., Sungatullina G.M et al. Radiolarians, conodonts, and palynomorphs from the Sakmarian–Artinskian boundary beds (Lower Permian) in the Dal’ny Tulkas section, South Urals, Russia // Paleontol. J. 2022. V. 56. № 9. P. 975–1025.
- De Wever P., Dumitrica P., Caulet J.P. et al. Radiolarians in the Sedimentary Record. Amsterdam: Gordon and Breach Sci. Publ., 2001. 533 p.
- Deflandre G. Observations et remarques sur les Radiolaires Sphaerellaires du Paléozoïque, à propos d’une nouvelle espèce, viséenne, du genre *Foremaniella* Defl., parfait intermédiaire entre les *Périaxoplastidiés* et les *Pylentonémidés* // C. R. Acad. Sci. 1973. Sér. D, Sci. natur. V. 276. № 1. P. 1147–1151.
- Dumitrica P. On the status of the Permian radiolarian genus *Multisphaera* Nazarov and Afanasieva, 2000 // Rev. micropaléontol. 2011. V. 54. P. 207–213.
- Feng Q.L., Gu S., He W., Jin Y. Latest Permian Entactinaria (Radiolaria) from southern Guangxi, China // J. Micropaleontol. 2007. V. 26. № 1. P. 19–40.
- Foreman H.P. Upper Devonian Radiolaria from the Huron Member of the Ohio Shale // Micropaleontology. 1963. V. 9. № 3. P. 267–304.
- Hinde G.J. On the Radiolaria in the Devonian Rocks of New South Wales // Quart. J. Geol. Soc. London. 1899. V. 55. P. 38–64.
- Jones M.K., Noble P.J. Sheinwoodian (uppermost Lower Silurian) Radiolaria from the Cape Phillips Formation, Nunavut, Canada // Micropaleontology. 2006. V. 52. P. 289–315.
- Kozur H., Mostler H. Beiträge zur Erforschung der mesozoischen Radiolarien. Teil III: Die Oberfamilien Actinomaceae Haeckel, 1862 emend., Artiscacea Haeckel, 1882, Multiarcusellacea nov. der Spumellaria und triassische Nassellaria // Geol. Paläontol. Mitt. Innsbruck. 1979. Bd 9. S. 1–132.
- Kozur H., Mostler H. Radiolarien und Schwammskleren aus dem Unterperm des Vorurals // Geol. Paläontol. Mitt. Innsbruck. 1989. Sonderband 2. S. 147–275.
- Nestell G.P., Nestell M.K. Late Capitanian (latest Guadalupian, Middle Permian) radiolarians from the Apache Mountains, West Texas // Micropaleontology. 2010. V. 56. P. 7–68.
- Nestell G.P., Nestell M.K. Roadian (Earliest Guadalupian, Middle Permian) radiolarians from the Guadalupe Mountains, West Texas, USA. Part II: spongy radiolarians (Entactinaria? and Spumellaria) // Micropaleontology. 2021. V. 67. P. 527–555.
- Noble P., Aitchison J.C., Danelian T. et al. Taxonomy of Paleozoic radiolarian genera // Catalogue of Paleozoic radiolarian genera / Eds. Danelian T., Caridroit M., Noble P., Aitchison J.C. P., 2017. P. 419–502 (Geodiversitas. V. 39. № 3).
- Ormiston A.R., Lane H.R. A unique radiolarian fauna from the Sycamore Limestone (Mississippian) and its biostratigraphic significance // Palaeontogr. Abt. A. 1976. Bd 154. P. 154–180.
- Schwartzapfel J.A., Holdsworth B.K. Upper Devonian and Mississippian Radiolarian Zonation and Biostratigraphy of the Woodford, Sycamore, Caney and Goddard Formations, Oklahoma // Cushman Foundation for Foraminiferal Research. 1996. Spec. Publ. № 33. P. 1–275.
- Wang Y.J., Kuang G.D. Early Carboniferous radiolarians from Qinzhou, southeastern Guangxi // Acta Micropaleontol. Sin. 1993. V. 10. № 2. P. 275–287.





Won M.Z. Radiolarien aus dem Unterkarbon des Rheinischen Schiefergebirges (Deutschland) // Palaeontogr. Abt. A. 1983. Bd 182. № 4–6. S. 116–175.

Won M.Z. A Tournaisian (Lower Carboniferous) radiolarian zonation and radiolarians of the *A. pseudoparadoxa*

Zone from Oese (Rheinische Schiefergebirge), Germany // J. Korean Earth Sci. Soc. 1998. V. 19. № 2. P. 216–259.

Won M.Z., Iams W.J. Early/Middle Arenig (Late Floian) Radiolarian Faunal Assemblages from Cow Head Group, Western Newfoundland // Palaeontographica. Abt. A. 2015. Vol. 304. № 1–6. P. 1–63.

Объяснение к таблице II

Фиг. 1–6. *Alexialeks alius* sp. nov.: 1 – экз. ПИН, № 16453, штрих = 84 мкм; 2 – экз. ПИН, № 16505: 2а – штрих = 67 мкм, 2б – фрагмент, штрих = 24 мкм; 3 – голотип ПИН, № 16455: 3а – фрагмент, штрих = 32 мкм, 3б – штрих = 94 мкм, 3в – фрагмент, штрих = 38 мкм; 4 – экз. ПИН, № 16492: 4а – фрагмент, штрих = 24 мкм, 4б – штрих = 71 мкм, 4в – фрагмент, штрих = 9 мкм; 5 – экз. ПИН, № 16342, фрагмент, штрих = 60 мкм; 6 – экз. ПИН, № 16521: 6а – штрих = 76 мкм, 6б – фрагмент, штрих = 11 мкм, 6в – фрагмент скелета с остатками внутренней спикулы, штрих = 24 мкм. Россия, Южный Урал, р. Сакмара, разрез Кондуровский; нижняя пермь, верхнеассельский подъярус, шиханский горизонт, зона конодонтов *Streptognathodus postfusius*–*Streptognathodus barskovi*.

Объяснение к таблице III

Фиг. 1–7. *Alexialeks distinctus* sp. nov.: 1 – экз. КФУ, № 17710, штрих = 110 мкм; 2 – голотип КФУ, № 17719: 2а – штрих = 100 мкм, 2б – фрагмент скелета с рудиментарными остатками недоразвитой промежуточной сферы, штрих = 35 мкм; 3 – экз. КФУ, № 17748, штрих = 110 мкм; 4 – экз. КФУ, № 10-1/9-20, штрих = 95 мкм; 5 – экз. КФУ, № 10-1/9-3: 5а – штрих = 95 мкм, 5б – фрагмент скелета с рудиментарными остатками недоразвитой промежуточной сферы и субстержневидной начальной частью основных игл, штрих = 35 мкм; 6 – экз. КФУ, № 7-2/1-44: 6а – штрих = 95 мкм, 6б – фрагмент, штрих = 38 мкм; 7 – экз. ПИН, № 8-5/21-15: 7а – штрих = 87 мкм, 7б – фрагмент скелета с рудиментарными остатками недоразвитой промежуточной сферы, штрих = 33 мкм. Россия, Южный Урал, нижняя пермь: р. Юрюзань, разрез Мечетлино, слой 12; кунгурский ярус, саранинский горизонт, зона конодонтов *Neostreptognathodus pnevi* (фиг. 1–3); поселок Красноустьинский, разрез траншеи Дальний Тюлькас (фиг. 4–6): 4 – слой 7-2, верхнесакмарский подъярус, стерлитамакский горизонт, зона конодонтов *Sweetognathus anceps*; 5, 6 – слой 10-1, нижеартинский подъярус, бурцевский горизонт, зона конодонтов *Sweetognathus asymmetricus*; р. Урал, разрез Донское; слой 8 (образец 5/21); нижеартинский подъярус (фиг. 7).

A New Radiolarian Genus *Alexialeks* gen. nov. and New Species from the Early Permian of the South Urals of Russia

M. S. Afanasieva

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

Analysis of the morphology of radiolarian skeletons from the Lower Permian of the South Urals made it possible to revise the taxonomic assignment of *Helioentactinia uralica* Kozur et Mostler, 1989 and two different morphotypes of *Helioentactinia* sp. and assign them to three species within the new genus *Alexialeks* gen. nov.: *A. uralicus* (Kozur et Mostler, 1989), *A. alius* sp. nov. and *A. distinctus* sp. nov. Three pathways are recognized in the evolution of *Alexialeks* gen. nov. in the Asselian, Sakmarian, Artinskian, and Kungurian (Early Permian). The diagnoses of the genus *Multisphaera* Nazarov et Afanasieva in Afanasieva, 2000, emend. nov. and subfamily Multisphaerinae Nazarov et Afanasieva in Afanasieva, 2000, emend. nov. are emended. The validity of the subfamily Multisphaerinae Nazarov et Afanasieva in Afanasieva, 2000, emend. nov. is confirmed. A hypothesis is proposed that a primary inner sphere with a rudimentary four-ray spicule and numerous rod-like spines may represent a transitional form of the internal framework of the skeleton from an n-ray spicule to a true microsphere.

Keywords: Radiolaria, morphology, phylogeny, revision, new genus and species, Lower Permian, South Urals, Russia

УДК 564.35:551.782.13(470.621)

НОВЫЕ ДАННЫЕ О САРМАТСКИХ AGLAJIDAE (GASTROPODA)

© 2023 г. А. В. Гужов*

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

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

Поступила в редакцию 03.06.2022 г.

После доработки 04.08.2022 г.

Принята к публикации 04.08.2022 г.

Сарматский представитель семейства Aglajidae *Paleaglaja jolkii* V. Anistratenko перемещен в род *Che-lidonura* A. Adams. Дополнены морфологическая характеристика и данные о стратиграфическом распространении этого вида. Высказано предположение о происхождении сарматского *Ch. jolkii* от баденского *Ch. radwanskii* Bałuk, 2018.

Ключевые слова: неоген, миоцен, сармат, Восточный Паратетис, Aglajidae, Gastropoda

DOI: 10.31857/S0031031X23010075, **EDN:** FJQHZS

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА СБОРОВ

Из-за мелких размеров и редкой встречаемости раковины Aglajidae добываются только посредством отбора проб вмещающей породы и их последующей промывки с использованием разжижающих реагентов через сита с ячейками 3, 1 и 0.5 мм. Из-за хрупкости целостность раковин сильно зависит от условий захоронения. Молодые экземпляры можно извлечь практически целыми, тогда как остальные раковины рассыпаются по системе трещин при разжижении рыхлого матрикса. Поэтому почти все изученные экземпляры уцелели, благодаря цементации породы, заполняющей раковину изнутри.

Привязка к обнажениям и разрезам на реках Белой и Курджипсе дается по более ранней статье (Guzhov, 2022). Новый разрез описан по балке Аульчик, спускающейся по правому борту р. Белой в черте пос. Тульского. Из разреза отобран материал в нижней части среднего сармата. Последний обнажается в балке выше дороги на Махосевское лесничество. Разрез состоит из серии небольших выходов коренных слоев в излучинах промоины на дне оврага. Его можно реконструировать следующим образом (рис. 1):

Слой 1. Пачка глин серых известковистых с редкими и тонкими беловатыми прослоями глиняного известняка толщиной 2–3 см. Второй сверху прослой сложен крепким плитняком с бугристой поверхностью. В глинах на контакте с его кровлей обильная фауна — уровень отбора пробы АУ8. Фауна: двустворка *Cryptomactra resanseris* (архаичной морфологии), новые виды родов *Gibbula*, *Akburunella* и *Duplicatula*, *Edrozeba caeca*, *Pomatiasia cyclostomoides*, *Cornirostra anistratenko-*

rum anistratenkorum, *Acteocina pseudourupensis*, *A. lajonkaireana*, *Retusa truncatula*. Видимая мощность 0.8 м.

С перерывом обнаженности, в 8 м вверх по оврагу и примерно на метр выше по разрезу, вероятно, выходит кровля того же слоя:

Слой 1. Глины серые с архаичными *C. resanseris* и рассеянными *Gibbula*, переходными к *G. urupensis* от неописанной предковой формы. Видимая мощность 0.2 м.

Слой 2. Пласт, переполненный желвачками. Внизу наиболее грубозернистый, выше глинистый с более плотными желвачками, в кровле алевроитовый с более рыхлыми желвачками. Внизу и сверху с обилием гастропод, более рассеянных в средней части. Из нижней грубозернистой части взята проба АУ6. Фауна: *Gibbula* (переходная к *G. urupensis*), *Kolesnikovella minor*, *Kishinewia* sp. nov., *Akburunella leiococha*, архаичная *A. caucasica*, *A. laminaris*, *A. spp. nov.*, архаичная *Hydrobia neofrauenfeldi*, *Edrozeba caeca*, *Pomatiasia cyclostomoides*, *Odostomia* sp. nov., *Cornirostra anistratenkorum*, *anistratenkorum*, *Acteocina pseudourupensis*, *A. lajonkaireana*, *Retusa truncatula*.

Перерыв в обнаженности, после которого в 3 м выше по оврагу, вероятно, выходит часть той же пачки, которая без перерыва продолжается по другому борту промоины еще в 4 м выше по оврагу. Это можно свести к следующему:

Слой 2 (продолжение). Плотный слой глинисто-алевритового состава с грубозернистым материалом, состоящий из массива рыхловатых желвачков разной уплотненности. В средней и нижней частях слоя в породе уплотненные участки серого цвета, в которых концентрируется круп-

ная фауна. В бурых ожелезненных и более рыхлых разностях, преобладающих в верхах слоя, больше грубозернистого материала, фауна реже и хуже сохранностью. Из средней части журавчика взята проба АУ7, из верхней бурой части — проба АУ4. Фауна на уровне пробы АУ7 и немного ниже: *Flexitectura subcostata*, *Gibbula urupensis*, *Kolesnikovella minor*, *Akburunella leioconcha*, *A. maturalis*, *A. spinosa*, *A. bosporana*, архаичная *A. caucasica*, *A. laminaris*, редкие *A. sinuosa*, *A. spp. nov.*, архаичная *Hydrobia neofrauenfeldi*, *H. sp. nov.*, *Edrozeba caeca*, *Pomatiasia cyclostomoides*, *Odostomia sp. nov.*, *Cornirostra anistratenkorum anistratenkorum*, *Acteocina pseudourupensis*, *A. lajonkaireana*, *Retusa truncatula*, *Chelidonura jolkii*. Фауна на уровне пробы АУ4: *G. urupensis*, *K. minor*, *K. sp. nov.*, *A. bosporana*, *A. carabinica*, *A. leioconcha*, *A. caucasica*, *A. spp. nov.*, *Hydrobia sp. nov.*, *E. caeca*, *P. cyclostomoides*, *C. anistratenkorum anistratenkorum*, *A. lajonkaireana*, *R. truncatula*, *Ch. jolkii*. Кровля слоя обнажается выше по оврагу на дне промоины. Суммарная мощность слоя 2 по всем выходам более полутора метров.

Выше по дну и бортам промоины выходят:

Слой 3. Пачка серых, главным образом алевитистых глин с прослоями рыхлых светло-серых журавчиков в нижних 0.4 м, с редкой непредставительной фауной. Мощность около 0.9–1 м.

Слой 4. Пласт, переполненный журавчиками, с обилием грубозернистого материала. В верхних 0.2 м пласт бурый и рыхлый, ниже становится серым и плотным (мощность 0.5 м), еще ниже (мощность 0.25 м) наиболее крепкие журавчики, частично сросшиеся друг с другом в корявые плитки. В подошве журавчики становятся более рыхлыми и сменяются песком. Фауна (уровень пробы АУ5): *Gibbula urupensis*, *Kolesnikovella minor*, *K. sp. nov.*, частая *Akburunella sinuosa*, также *A. ? leioconcha*, *A. bosporana*, *A. caucasica*, *A. spp. nov.*, *Hydrobia sp. nov.*, *Edrozeba caeca*, *Pomatiasia cyclostomoides*, *C. anistratenkorum anistratenkorum*, *Acteocina pseudourupensis*, *A. lajonkaireana*, *Retusa truncatula*. Мощность 0.95 м.

Слой 5. Глины серые, плитчатые при выветривании, с редкой фауной. Видимая мощность 0.2 м.

Выше описание разреза и отбор фауны не проводился, за исключением пробы АУ3, которая взята на 30–40 м выше по оврагу из неописанной части разреза.

По литологическому строению разрез в Аульчике соответствует слоям 9 и 10 белореченского разреза, представленным глинами с цементированными известковыми прослоями, на которые ложится толща из переслаивания горизонтов с журавчиками и глин (Guzhov, 2022). Комплекс гастропод в пробе АУ8 наиболее близок по составу и морфологическому состоянию короткоживущих видов с комплексом из низов пачки 9, что

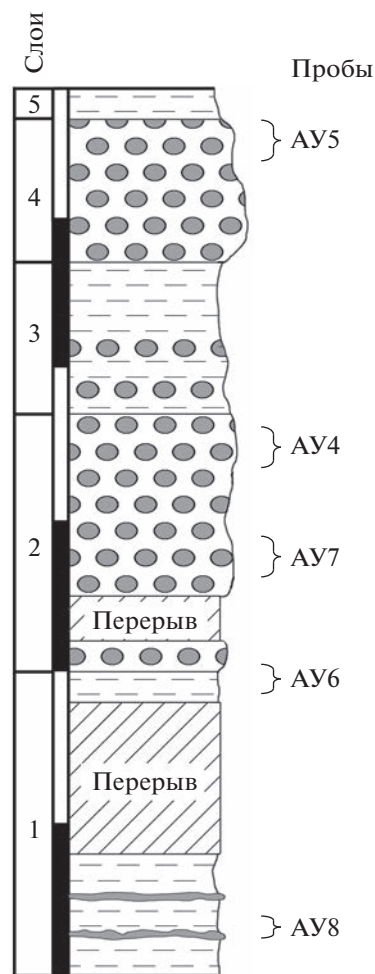


Рис. 1. Сводная схема нижней части среднесарматского разреза по балке Аульчик. Деление масштабной шкалы — 1 м.

позволяет датировать нижнюю часть глин слоя 1 верхами слоев с *C. pseudotellina*. Тот же уровень в разрезе на р. Белой характеризуется присутствием *Cryptomactra*, которые в выборке имеют переходный характер, со значительной примесью раковин, близких к архаичным *C. pesanseris*. В слое 1 Аульчика немногие находки соответствуют лишь последнему типу. Остальная часть разреза представляет собой слои с *C. pesanseris*. Слой 2 является аналогом слоев 11–13 разреза на р. Белой, тогда как слои 3–5 соответствуют нижней части немой пачки (без фауны). Фауна в слое 4 отличается преобладанием вида *A. sinuosa*. Более высокая часть слоев с обилием *A. sinuosa* известна на р. Белой в интервале слоев 25–28 и залегает там над немой пачкой.

Изображенные оригиналы хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН, колл. № 5858), г. Москва.

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ ПАРАТЕТИЧЕСКИХ AGLAJIDAE

Семейство Aglajidae известно в европейском неогене только из Паратетиса. Впервые оно было описано отсюда по единичной находке в среднем сармате Украины и отнесено к новому роду и виду *Paleaglaia jolkii* V. Anistratenko, 1996. Недавно раковины того же семейства были описаны из формации Корытница (*Korytnica Clays*, нижний баден) Польши и отнесены к виду *Chelidonura radwanskii* Bałuk, 2018 (Bałuk, 2018). При работе на сармате в бассейне р. Белая раковины семейства были найдены на разных уровнях в нижнем и среднем сармате. Здесь они отнесены к одному виду *Ch. jolkii*.

Из-за хрупкости раковины очень редко сохраняются полностью. Типовой материал обоих видов *Chelidonura* описан по передним фрагментам раковины. Ювенильные раковины можно встретить полными, как в случае с очень ювенильным паратипом *Ch. radwanskii* и менее молодыми экземплярами *Ch. jolkii* из обнажения IG₄ на р. Курджипс (табл. IV, фиг. 1; см. вклейку). Весь прочий материал, находящийся в нашем распоряжении, сохранился благодаря цементированному осадку, заполняющему раковину изнутри. При этом утрачены периферийные части раковин, выступающие за пределы цементации, главным образом — задняя часть и рострум спереди. Поэтому рассуждения о длине таких раковин мы основываем на пропорциях полных молодых экземпляров, исходя из допущения, что при дальнейшем росте пропорции изменялись несильно. Из-за такой сохранности полное сравнение видов *Ch. radwanskii* и *Ch. jolkii* недоступно. В адапикальной области у них развивается киль, который становится все более резко выраженным по мере роста раковины. У *Ch. radwanskii* он более высокий и резче очерчен, чем даже у более крупных экземпляров *Ch. jolkii*. Это позволяет сохранить баденскую форму в качестве самостоятельного вида. На настоящий момент *Ch. radwanskii* может рассматриваться как единственный возможный предок сарматского вида, так как за пределами Паратетиса неогеновые представители того же рода неизвестны.

Aglajidae относятся к голожаберным гетеробранхиям, у которых раковина расположена внутри тела, в специальной полости. У ряда видов раковина не развивается, у остальных она чаще представлена спирально завитым геликоидным протоконхом, дополненным в той или иной мере развитым и закрученным по окружности постларвальным крюком (Ortea et al., 2014; Zamora-Silva, Malaquias, 2018). Наконец, при максимальном развитии формируется овальная выпуклая пластинка со спирально завернутой макушкой, иногда с апикальными шипами и часто с распо-

ложенным сбоку от макушки рострумом. Рострум направлен вперед и изгибается в сторону макушки.

Из-за того, что система голожаберных моллюсков строится на анатомии мягких тканей, морфологии раковины уделяется меньше внимания. Однако четко видно, что она очень сильно варьирует в пределах рода. По той же причине можно наблюдать очень близкие варианты строения раковины в разных родах. По этой причине выделение рода *Paleaglaia*, основанного на морфологии раковины (Анистратенко, Присяжнюк, 1996), выглядит недостаточно обоснованным. Наибольшее совпадение с неогеновым материалом имеют некоторые раковины родов *Chelidonura* A. Adams, 1850 и *Melanochlamys* Cheeseman, 1881, а также единственного вида рода *Mannesia* Zamora-Silva et Malaquias, 2018.

В роде *Chelidonura* схожую раковину имеют виды *Ch. cubana* Ortea et Martinez, 1997, *Ch. hirundinia* (Quoy et Gaimard, 1833) (Redfern, 2013; Ortea et al., 2014), *Ch. fulvipunctata* Baba, 1938 (Swennen, 1961: как новый вид *Ch. mediterranea*; Perrone, Sammut, 1997) и *Ch. sandrana* Rudman, 1973 (Rudman, 1973). В роде *Melanochlamys* это вид *M. diomedea* (Bergh, 1894), а в роде *Mannesia* — *M. sabadiega* (Ortea, Moro et Espinosa, 1997). Здесь мы относим паратетических представителей Aglajidae к роду *Chelidonura*. Виды этого рода со сходной раковиной широко распространены в Атлантике, что делает их проникновение в неогенное время в Паратетис со стороны средиземноморского бассейна наиболее вероятным.

Хотя данных о соотношении размеров раковины и длины тела мало, однако они позволяют судить о том, что этот параметр сильно варьирует. К. Редферн (Redfern, 2013) для *Ch. cubana* и *Ch. hirundinia* указывает раковину высотой 1.5 мм для особей длиной 8 и 7 мм, соответственно. Там же указана максимальная длина тела 9 и 10 мм, соответственно. Для *Ch. hirundinia* приводится размер тела до 20 мм (Lamy, Pointier, 2017), а в отдельных случаях до 40 мм¹, что предполагает соответствующее увеличение раковины. *Ch. fulvipunctata* достигает в длину 28 мм при раковине высотой до 6 мм (Perrone, Sammut, 1997). У *Ch. sandrana* высота раковины превышает 4 мм при длине тела 14 мм (Rudman, 1973). Таким образом, длина раковины *Chelidonura* в 3.5–5.5 раз меньше длины тела. У *Melanochlamys diomedea* раковина существенно крупнее: достигает высоты 5 мм при длине тела 10 мм. Данные об относительных размерах раковины у *Mannesia sabadiega* найти не удалось.

¹ Указано на тематических интернет ресурсах (вроде sea-slufforum.net, seaslugs.free.fr), многие потенциальные первоисточники нам не доступны.

В. Балук (Bałuk, 2018) для наибольшего экземпляра *Chelidonura gadwanskii* указывает ширину 2.2 мм с предполагаемой длиной до 3.5 мм. Сарматский *Ch. jolkii* имеет близкие пропорции. На молодых экземплярах видно, что по мере роста соотношение длины к высоте сначала увеличивается, достигая 4 : 3. На более крупных экземплярах контур линий нарастания выглядит таким же, т.е. вытянутость раковины уже практически не менялась на более взрослых стадиях. Но по мере роста происходило вытягивание рострума, что показано на примере голотипа. Поэтому можно предположить, что раковины с р. Белая достигали 4 мм в высоту. Для голотипа *Ch. jolkii* предположена высота 6 мм. Подобные размеры раковины могут, по крайней мере, указывать на то, что сарматский вид имел довольно крупное для рода *Chelidonura* тело.

Современные *Chelidonura* в большинстве своем обитают на мелководьях с глубинами в несколько метров, хотя некоторые опускаются и ниже (Lamy, Pointier, 2017: *Ch. hirundinia* — до 20 м). Они обычны на песчаном дне, либо их находят на произрастающих водорослях. Основной добычей *Chelidonura* являются плоские черви, хотя также они охотятся на мелких двусторчатых и брюхоногих моллюсков (Zamora-Silva, Malaquias, 2016). Баденский *Ch. gadwanskii* найден в осадках литоральной зоны (Bałuk, 2018). Сарматский материал *Ch. jolkii* с р. Белой приурочен к глинисто-песчаным и глинисто-алевритовым породам, тонкозернистым карбонатным прослоям, что в последнем случае, вероятно, близко к вмещающей породе типового местонахождения.

ОПИСАТЕЛЬНАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО AGLAJIDAE PILSBRY, 1895

Род *Chelidonura* A. Adams, 1850

Chelidonura jolkii (V. Anistratenko, 1996)

Табл. IV, фиг. 1–3

Paleaglaja jolkii: Анистратенко, Присяжнюк, 1996, с. 27, рис. 3.

Голотип — Ин-т зоологии НАН Украины, № 93/8; Украина, Хмельницкая обл., Старосинявский р-н, между селами Пилява и Иванковцы; средний сармат.

Описание. Раковина маленькая, в виде овальной слабовыпуклой пластинки шириной до 4.2 мм и длиной до 6 мм. Макушка маленькая, закручена вокруг полностью скрытого протоконха, сильно смещена к правому краю раковины. Слева от макушки располагается вырост, который заканчивается выше макушки. Он имеет вид уплощенного вытянутого треугольника, заостренного на конце и слегка изогнутого к макушке. По адапикальному краю пластинки проходит приостренный киль. По мере роста раковины он сна-

чала шероховатый, затем может стать бугристым из-за пересечения с линиями нарастания. На юной стадии киль не контрастирует с внешней поверхностью раковины и возвышается почти строго адапикально. При дальнейшем росте киль не изменяется, или его вершина может постепенно развернуться почти перпендикулярно к поверхности пластинки. При этом под килем формируется округлый прогиб. Поверхность пластинки покрыта грубыми линиями нарастания, следующими по параболе. Из района макушки к левому краю и к передней части адапикального края пластинки следуют спиральные борозды-депрессии, обычно видные при скользящем освещении. Степень их развития сильно варьирует: чаще и лучше выражена верхняя борозда (Б на табл. IV, фиг. 3а). Они появляются на ранней стадии, но с ростом раковины их выраженность и число возрастают. С внутренней стороны раковины от макушки отходит в адапикальном направлении клювообразный рудимент столбика. Его внешний край переходит в правый край раковины почти под прямым углом. У молодой раковины рудимент отходит от правого края макушки. По мере роста раковины справа от макушки увеличивается участок, от которого собственно следует рудимент. Этот участок отделен от макушки бороздой. У более взрослых раковин рудимент бывает покрыт мозолистым каллусом, который также может распространяться на завиток макушки. Из-за тонкости раковины крупные неровности наружной поверхности также отражаются с внутренней стороны.

Сравнение. От *Ch. gadwanskii* отличается характером кия, который у сравниваемого вида начинается на макушке, имеет широкую плоскую и довольно ровную вершину.

Замечания. Голотип *Ch. jolkii* имеет некоторые отличия от наших раковин. На поверхности адапикальной части пластинки ближе к выросту развит бугорчатый нарост. Линии нарастания имеют другой вариант изгиба, следуя по почти симметричной параболе. Это связано с более широким правым краевым полем пластинки. У наших раковин парабола линий нарастания асимметричная — с резким адапикальным разворотом справа, с вершиной параболы, также сдвинутой вправо от срединной оси пластинки.

Распространение. Верхи нижнего — средний сармат Украины и Предкавказья.

Материал. Нижний сармат: р. Белая, пачка 7, пробы БС13 (15 экз.) и БС14 (3 экз.). Средний сармат: балка Аульчик, пробы АУ4 (2 экз.) и АУ7 (3 экз.); р. Белая, пачка 8, проба БС11 (3 экз.), пачка 9, проба БС10 (4 экз.); р. Курджипс, обн. 1А_{1а}, проба БС5 (6 экз.), обн. 1G₄ (2 экз.)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анистратенко В.В., Присяжнюк В.А. Два новых рода сарматских гастропод из Западной Украины // Палеонтол. журн. 1996. № 1. С. 20–27.
- Bałuk W. A new heterobranch gastropod, *Chelidonura radwanskii*, sp. nov., from the middle Miocene of the Korytnica Basin (Holy Cross Mountains, Poland) // Acta Geol. Pol. 2018. V. 68. № 4. P. 499–502.
- Bergh W. Reports on the dredging operations off the West Coast of Central America to the Galapagos, to the West Coast of Mexico, and in the Gulf of California, in Charge of Alexander Agassiz, carried on by the U. S. Fish Commission Steamer “Albatross,” ditring 1891, Lieut. Commander Z. L. Tanner, U. S. N., Commanding. XIII. Die Opisthobranchien // Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll. 1894. V. 25. № 10. P. 125–233.
- Guzhov A.V. Sarmatian gastropods of the Belaya River basin (Western Ciscaucasia) // Paleontol. J. 2022. V. 56. № 10. P. 1142–1254.
- Lamy D., Pointier J.-P. Marine and freshwater molluscs of the French Caribbean. Vol. 2. PLB Éditions, 2017. P. 391–786.
- Ortea J., Caballer M., Moro L., Espinosa J. What the shell tells in Aglajidae: a new genus for *Aglaja felis* (Opisthobranchia: Cephalaspidea) // Rev. Acad. Canaria de Ciencias. 2014. V. 261. № 1. P. 83–119.
- Perrone A.S., Sammut C. Opisthobranchia of the genus *Chelidonura* Adams, 1850 (Cephalaspidea) from the Isle of Malta // Basteria. 1997. V. 61. № 1–3. P. 61–70.
- Redfern C. Bahamian seashells. 1161 species from Abaco, Bahamas. Boca Raton: Bahamianseashells, 2013. 501 p.
- Rudman W.B. On some species of *Chelidonura* (Opisthobranchia: Aglajidae) from Zanzibar and Fiji // Zool. J. Linn. Soc. 1973. V. 52. № 3. P. 201–215.
- Swennen C. On a collection of Opisthobranchia from Turkey // Zool. Meded. 1961. Deel 38. № 3. P. 41–75.
- Zamora-Silva A., Malaquias M.A.E. Diet preferences of the Aglajidae: a family of cephalaspidean gastropod predators on tropical and temperate shores // J. Mar. Biol. Assoc. UK. 2016. V. 96. № 5. P. 1101–1112.
- Zamora-Silva A., Malaquias M.A.E. Molecular phylogeny of the Aglajidae head-shield sea slugs (Heterobranchia: Cephalaspidea): new evolutionary lineages revealed and proposal of a new classification // Zool. J. Linn. Soc. 2018. V. 183. № 1. P. 1–51.

Объяснение к таблице IV

Масштаб отрезков 200 мкм. Для остальных фигур указана высота раковины.

Фиг. 1–3. *Chelidonura jolkii* (V. Anistratenko, 1996): 1 – экз. ПИН, № 5858/1, высота 2 мм: 1а – вид снаружи, 1б – вид изнутри, 1в – адапикальная часть раковины, 1г – рудимент столбика; р. Курджипс, обн. 1G₄; верхи среднего сармата; 2 – экз. ПИН, № 5858/2, высота 2.55 мм: 2а – вид снаружи, 2б – вид изнутри, 2в – адапикальная часть раковины снаружи, 2г – адапикальная часть раковины изнутри; р. Курджипс, обн. 1A_{1а}, проба БС5; средний сармат, низы слоев с *Сруптомастра pesanseris*; 3 – экз. ПИН, № 5858/3, высота 2.25 мм: 3а – вид снаружи, 3б – вид изнутри, 3в – адапикальная часть раковины снаружи, 3г – адапикальная часть раковины изнутри; р. Белая, обн. у верхней окраины хут. Грозный, пачка 7, проба БС13; верхи нижнего сармата.

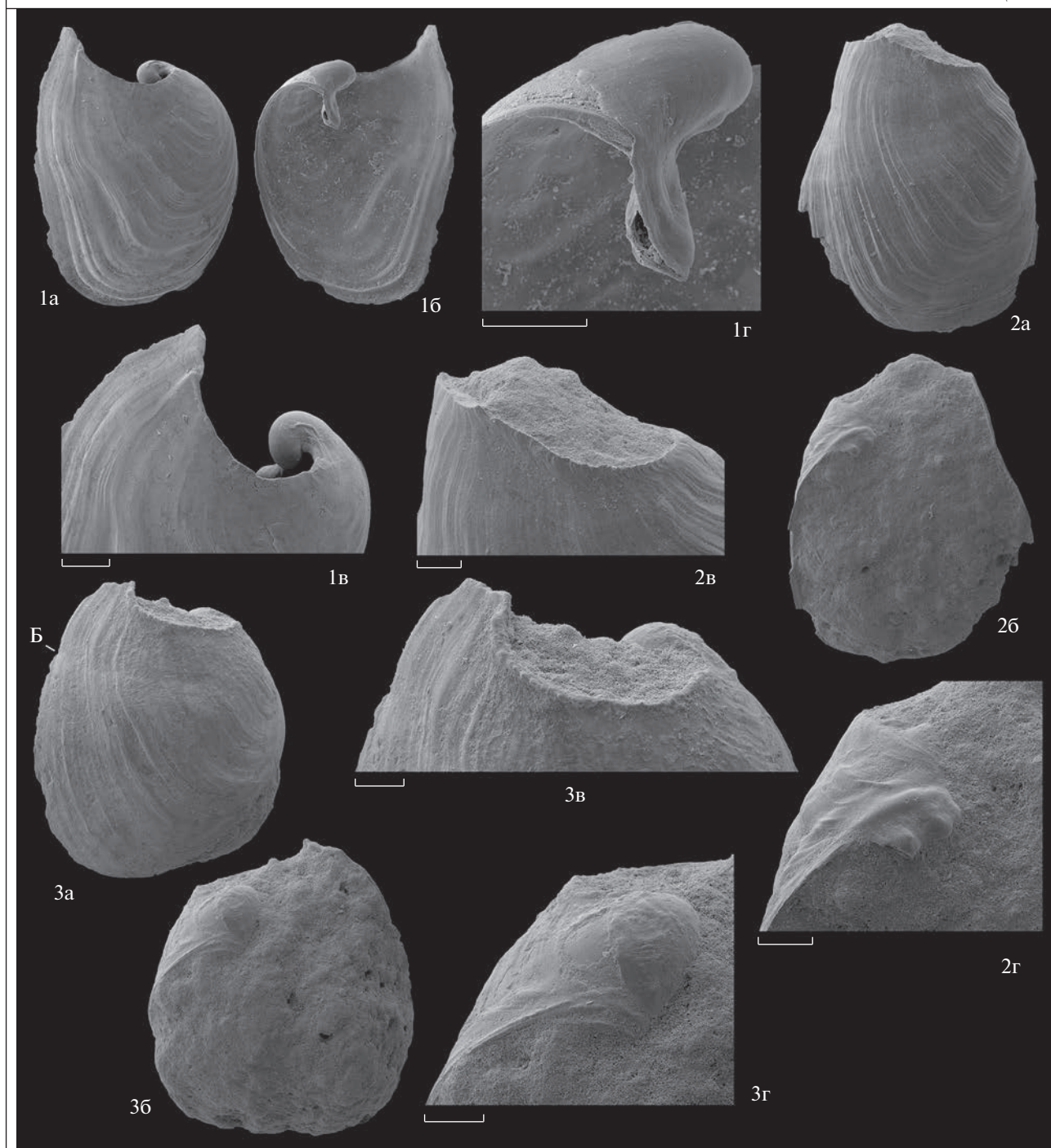
New Data about Sarmatian Aglajidae (Gastropoda)

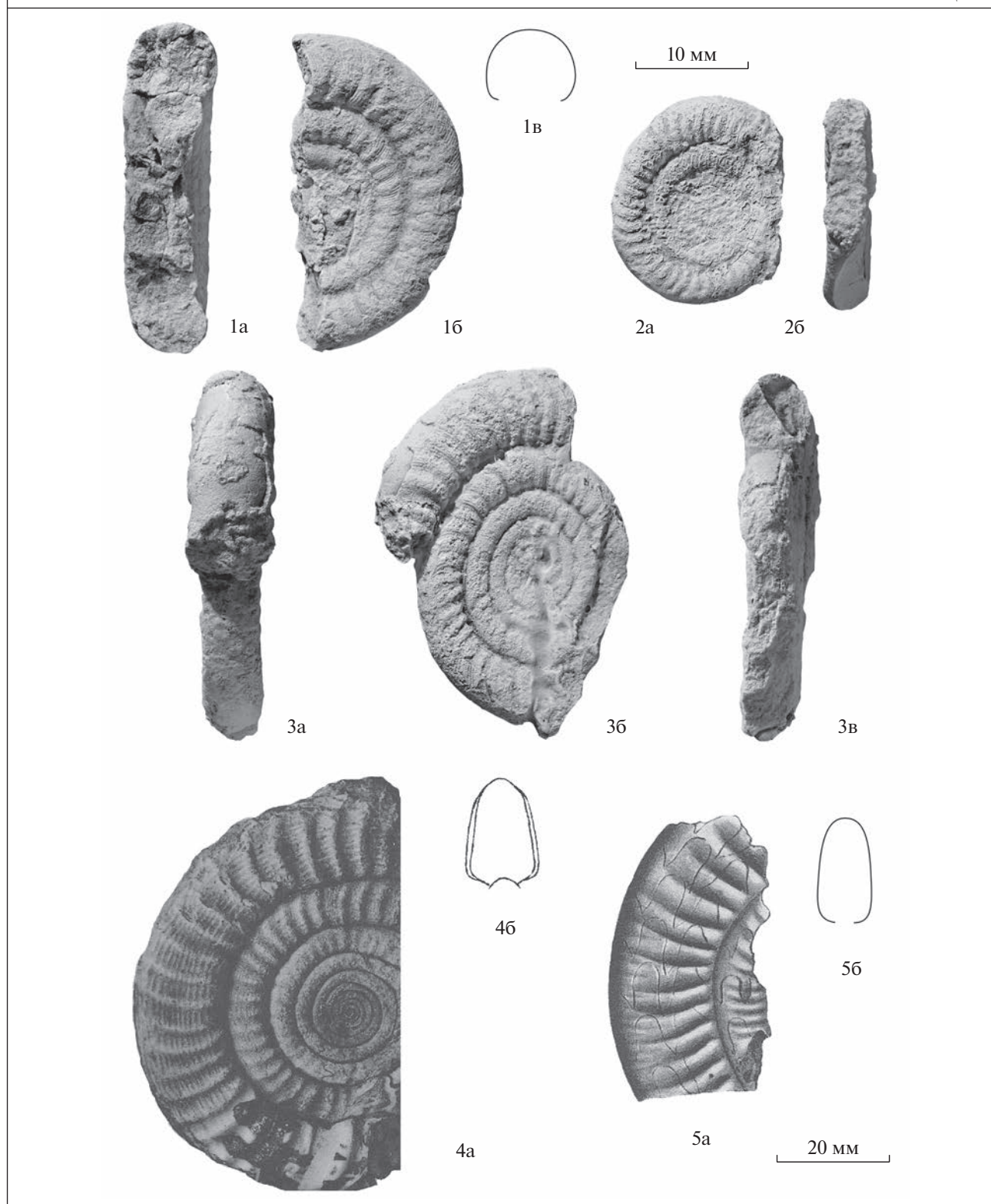
A. V. Guzhov

Borissiak Paleontological Institute of RAS, Moscow, 117647 Russia

Sarmatian *Paleaglaja jolkii* V. Anistratenko from the family Amathinidae was included in genus *Chelidonura* A. Adams. Additional morphological characteristics and the data about a stratigraphical range given for this species. Assumption about derivation of the Sarmatian *Ch. jolkii* from the Badenian *Ch. radwanskii* Bałuk, 2018 was presented.

Keywords: Neogene, Miocene, Sarmatian, Eastern Paratethys, Aglajidae, Gastropoda





УДК 564.533.1:551.736(575.3)

ПЕРВАЯ НАХОДКА ПРЕДСТАВИТЕЛЯ РОДА *ATSABITES HANIEL* (*PARAGASTRIOCERATIDAE, AMMONOIDEA*) В НИЖНЕПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ ПАМИРА

© 2023 г. Т. Б. Леонова*

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

*e-mail: tleon@paleo.ru

Поступила в редакцию 12.04.2022 г.

После доработки 18.04.2022 г.

Принята к публикации 18.04.2022 г.

В статье рассмотрены все имеющиеся данные по истории выделения и особенностям морфологии экзотического подсемейства *Atsabitinae* Furnish, 1966, включающего в себя всего два рода очень редких парагастриоцератид из кунгурских отложений Тетической области (о. Тимор, Юго-Восточный Памир) и вордских отложений Техаса. Описана первая находка представителя рода *Atsabites Haniel* кунгурского возраста с Юго-Восточного Памира (болорский ярус, кочусуйская свита, нижняя подсвита). Ранее этот род был известен только из слоев Битауни о-ва Тимор. Находка представителей эндемичного тиморского рода *Atsabites* в бозтеринском комплексе Юго-Восточного Памира подтверждает очень тесные связи, существовавшие между этими бассейнами в ранней перми.

Ключевые слова: *Paragastrioceratidae, Atsabitinae*, ранняя пермь, болорский ярус, Тетическая область, Тимор, Юго-Восточный Памир, средняя пермь, вордский ярус, Техас

DOI: 10.31857/S0031031X23010099, **EDN:** FJVMUN

ВВЕДЕНИЕ

Единственный представитель рода *Atsabites* был описан К. Ганиэлем (*Haniel, 1915*) из кунгурских отложений (слои Битауни) у дер. Хату Даме на о-ве Тимор по трем фрагментам раковины из коллекции Ф. Вебера. Эта находка получила видовое название *A. weberi* *Haniel, 1915*, соответственно, этот вид стал рассматриваться в качестве типового. Ганиэль детально описал и изобразил обломок оборота с хорошо сохранившейся поперечной скульптурой и лопастной линией (*Haniel, 1915*, табл. 4, фиг. 1a–c). Ганиэль включил этот род в семейство *Gastrioceratidae* *Huatt*. В монографии, посвященной пермским аммоноидеям Тимора, Дж. Смит отнес вид Ганиэля к роду триасовых цератитов *Lecanites* *Mojsisovics*, кратко указав, что он “отличается от последнего незначительно” (*Smith, 1927*, с. 25). Несколькими годами позже Й. Ваннер (*Wanner, 1932*) счел интерпретацию Смита несостоятельной, сославшись на то, что американский исследователь сделал свои выводы, не изучив ни оригиналов Ганиэля, ни какого-либо другого материала по *Atsabites*. Ваннер признал валидность рода *Atsabites* в трактовке Ганиэля и включил его в состав семейства *Glyphioceratidae* *Foord et Crick*. Он более полно описал типовой вид, повторно изучив не только оригиналы Ганиэля, но и новый экземпляр гораздо лучшей

сохранности из колл. Молленграфа. Этот экземпляр также происходил из слоев Битауни, из окрестностей дер. Ниулет. Исследование Ваннера в значительной мере изменило диагноз рода *Atsabites*. На экземпляре из Ниулет, кроме резких поперечных ребер, хорошо видны и тонкие продольные лиры, образующие на вентральной стороне четкий сетчатый рисунок (*Wanner, 1932*, табл. X, фиг. 3). Рисунок лопастных линий образцов Ганиэля и Ваннера был идентичен. Тщательно изучив оригиналы Ганиэля, Ваннер нашел на вентральной стороне экземпляра, изображенного и описанного Ганиэлем (который он называл голотипом), следы продольной скульптуры, а на другом фрагменте (обозначенном им как экз. b) ему удалось обнаружить продольную скульптуру на отпечатке внутренней стороны оборота (*Wanner, 1932*, табл. XI, фиг. 1). Таким образом, исследователь получил надежное доказательство, что все изученные им экземпляры принадлежат одному виду.

Американские исследователи А. Миллер и В. Фёрниш (*Miller, Furnish, 1940*) считали, что *Atsabites* по своей морфологии наиболее близок к представителям подсемейств парагастриоцератин и псевдогастриоцератин и должен рассматриваться с ними в одной группе. Они отнесли к роду *Atsabites* два вида аммоноидей из вордских отло-

жений Техаса — *A. williamsi* Miller et Furnish, 1940 и *A. multiliratus* (Plummer et Scott, 1937). Последний был описан (Plummer, Scott, 1937) как *Parascelites*, принадлежащий цератитам. При этом Миллер и Фёрниш отметили, что чрезвычайно редко встречающийся род *Atsabites*, к которому они относили как тиморский, так и оба американских вида, нужно рассматривать как aberrантный гастриоцератид (Miller, Furnish, 1940, с. 95).

В действительности американские виды в значительной степени отличались от тиморского рода, как по форме раковины (наличием кия на вентральной стороне), так и строением лопастной линии (очень мелкой боковой лопастью). Кроме этого, от рода *Atsabites* эти формы отделял большой временной интервал (целый роудский век, т.е. не менее 5 млн лет). На этом основании В.Е. Руженцев (1957) дал американским видам новое родовое название *Anatsabites*, чем подчеркнул филогенетическую близость нового рода к тиморскому. Он поместил оба рода, *Atsabites* и *Anatsabites*, во вновь выделенное им семейство *Eupleuroceratidae* Ruzhencev, 1957, включавшее в себя, кроме этих двух родов, позднекаменноугольный *Eupleuroceras* Miller et Cline, 1934. Впоследствии сам Руженцев признал это семейство гетерогенным, а его выделение нецелесообразным (Руженцев, Богословская, 1978). Тем не менее, семейство *Eupleuroceratidae* с единственным родом *Eupleuroceras* было включено в состав *Neoicoceratoidea* в ревизованном издании “*Treatise ...*” (Furnish et al., 2009). Такое решение представляется малоубедительным, поскольку отдаленное сходство в форме раковины наблюдается лишь с некоторыми из парагастриоцератид, а лопастная линия *Eupleuroceras* никаким образом не отвечает диагнозу надсемейства *Neoicoceratoidea*.

Фёрниш (Furnish, 1966) разделил семейство *Paragastrioceratidae* Ruzhencev, 1951 на три подсемейства: *Paragastrioceratinae* Ruzhencev, 1951, *Pseudogastrioceratinae* Furnish, 1966 и *Atsabitinae* Furnish, 1966. В состав последнего он ввел роды *Atsabites*, *Anatsabites* и *Epiglyphioceras* Gemmellaro, 1887. Эта же классификация была подтверждена и в более поздней работе (Glenister, Furnish, 1981), а затем в ревизованном издании “*Treatise ...*” (Furnish et al., 2009), но с исключением рода *Epiglyphioceras* из состава *Atsabitinae*.

В.Е. Руженцев и М.Ф. Богословская (1978) выделили среди гониатитид новое надсемейство *Neoicoceratoidea* Hyatt, 1900, в которое включили шесть семейств: *Neoicoceratidae*, *Metalegoceratidae*, *Paragastrioceratidae*, *Atsabitidae*, *Eothinitidae* и *Spirolegoceratidae*. Семейство *Atsabitidae* состояло всего из двух родов: *Atsabites* и *Anatsabites*.

При рассмотрении развития надсемейства *Neoicoceratoidea* Богословская (1985) признавала

Atsabitidae в том же составе в ранге семейства. При этом она отметила недостаточную изученность включенных в его состав очень редких эндемичных родов и слабую обоснованность филогенетической связи между ними. Такого же мнения придерживалась и Т.Б. Леонова (Leonova, 2002).

В ревизованном издании “*Treatise ...*” (Furnish et al., 2009) на рис. 108, фиг. 2а в качестве гипотипа (“*hypotype*”) *Atsabites weberi* помещено изображение из (Wanner, 1932, табл. 10, фиг. 3). Как уже отмечалось выше, это единственный более или менее сохранившийся экземпляр типового вида *Atsabites* (табл. V, фиг. 4; см. вклейку).

Как показывает анализ всех имеющихся в настоящее время данных, включение подсемейства атсабитин в состав обширного семейства *Paragastrioceratidae* наравне с подсемейством *Pseudogastrioceratinae* вполне приемлемо. Основанием этому может служить, с одной стороны, наличие у некоторых представителей номинативного подсемейства *Paragastrioceratinae* такой же рельефной скульптуры (род *Paragastrioceras*) и очень эволютной раковины (род *Svetlanoceras*), а с другой — очень близкой по общему рисунку лопастной линии у ряда членов другого подсемейства парагастриоцератид — *Pseudogastrioceratinae* (роды *Strigogoniatites*, *Roadoceras*). На большую вероятность связи атсабитин с парагастриоцератидами указывала и Богословская (1985, с. 69). Таким образом, наиболее обоснованной представляется классификация парагастриоцератид, предложенная Фернишем (Furnish, 1966) и принятая в ревизованном издании “*Treatise ...*” (Furnish et al., 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Среди материалов, собранных автором на Юго-Восточном Памире (рис. 1), имеются три экземпляра офиоконовых груборебристых раковин, которые очень напоминают тиморский *Atsabites*. Они были обнаружены вместе с многочисленными аммоноидеями бозтеринского комплекса в известняках нижней подсвиты кочусуйской свиты, датируемой кунгурским ярусом (Леонова, Дмитриев, 1989).

Два экз. (ПИН, №№ 3591/501 и 3591/502) были найдены на р. Кур-Истык в осыпи светло-серых, глинистых неяснослоистых известняков мощностью 1–1.2 м, представляющих собой базальный слой нижнекочусуйской подсвиты, обр. 11, 11а (Леонова, Дмитриев, 1989). Еще один экз., ПИН, № 3591/503, был найден на р. Шур-Булак-сай в осыпи третьего известняка в средней части нижнекочусуйской подсвиты, обр. 286 (Леонова, Дмитриев, 1989). Все три экземпляра представлены ядрами с довольно сильно эроди-

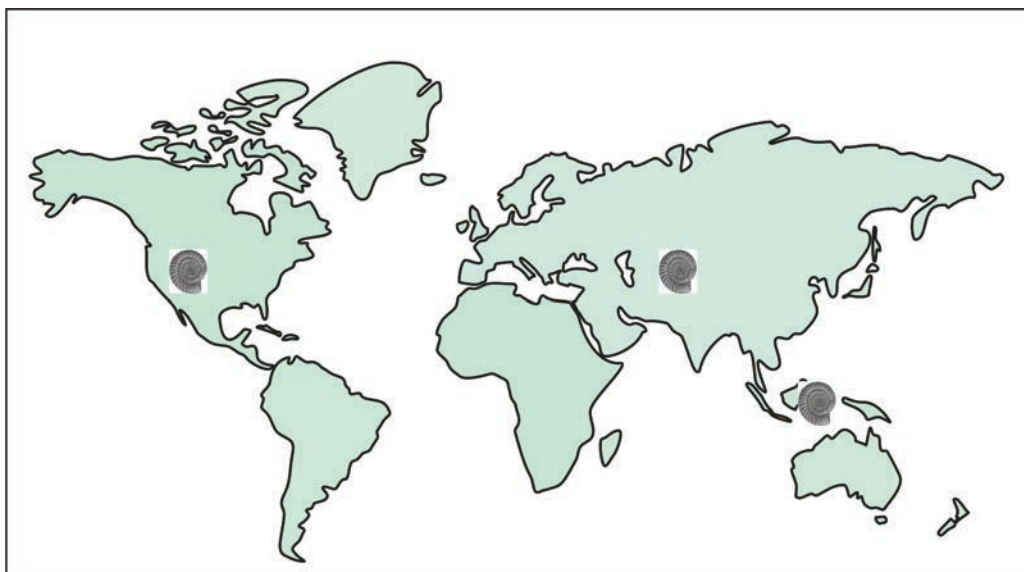


Рис. 1. Местонахождения атсабитин.

рованной поверхностью, без следов лопастной линии. Последнее обстоятельство сильно затрудняло идентификацию этих находок. Дальнейшее углубленное изучение этих образцов после препарирования, а также анализ опубликованных материалов по атсабитинам показали, что памирские ребристые офиоконовые раковины не могут быть определены иначе как *Atsabites*. В результате этого исследования они были отнесены к новому виду этого рода.

НАДСЕМЕЙСТВО NEOICOCERATOIDEA HYATT, 1900

СЕМЕЙСТВО PARAGASTRIOCERATIDAE RUZHENCEV, 1951

ПОДСЕМЕЙСТВО ATSABITINAE FURNISH, 1966

Род *Atsabites* Haniel, 1915

Atsabites pamiricus Leonova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 1–3

Название вида — по местонахождению на Юго-Восточном Памире.

Голотип — ПИН, № 3591/501; Ю.-В. Памир, р. Кур-Истык; нижняя пермь, болорский ярус, нижняя подсвита кочусуйской свиты.

Описание. Раковина средних размеров, офиоконовая, очень эволютная, с малообъемлющими оборотами и очень широким, плоским умбиликом. Вентральная сторона округленная, плавно переходит в слабовыпуклые, уплощенные боковые стороны. Умбиликальная стенка низкая, крутая. Поперечное сечение оборотов округлое, ширина немного превосходит высоту; особенно хорошо это видно на голотипе. Максимальная ширина оборота наблюдается в средней части боковых сторон.

Поверхность раковины покрыта резкими выпуклыми ребрами, которые слегка изгибаются вперед на боковых сторонах. На вентральной стороне ребра сглаживаются и становятся не столь заметными. На всех экземплярах между крупными ребрами наблюдаются тонкие поперечные ребрышки, они особенно хорошо видны на боковой стороне и на вентро-латеральном перегибе (табл. V, фиг. 1б, 2а, 3б).

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН, №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
3591/501 голотип	27.7	6.0	7.3	16.0	0.22	0.26	0.58	1.22
3591/502	17.2	4.7	5.3*	9.9	0.27	0.31*	0.58	1.13*
3591/503	30.7	6.7	7.3*	18.3	0.22	0.24*	0.60	1.09*

* Размеры приблизительные.

Сравнение. От типового вида *A. weberi* Haniel отличается некоторыми параметрами раковины: у всех изученных экземпляров ширина оборота превышает его высоту ($Ш/В = 1.09–1.22$), а у тиморского вида, наоборот, высота больше ширины ($Ш/В = 0.70–0.78$) (Wanner, 1932, с. 263) (табл. V, фиг. 1в, 4б, 5б). Кроме этого, имеются отличия и в очертаниях сечения оборота: максимальная ширина его не в области умбиликального края, как у типового вида, а в середине боковых сторон. Продольной скульптуры наблюдать не удалось, скорее всего, это обусловлено недостаточной степенью сохранности.

Распространение. Юго-Восточный Памир; кунгурский ярус, кочусуйская свита, нижняя подсвита.

Таблица 1. Общность родового состава аммоноидей слоев Битауни о. Тимор и кочусуйской свиты Юго-Восточного Памира

Роды	Тимор	Ю-В Памир	Роды	Тимор	Ю-В Памир
Daraelites	+	+	Neopronorites	—	+
Parapronorites	+	+	Aksuities	—	+
Medlicottia	+	+	Suakites	—	+
Propinacoceras	+	+	Popanoceras	—	+
Bamyaniceras	+	+	Neocrimites	—	+
Agathiceras	+	+	Veruzhites	—	+
Gaetanoceras	+	+	Pseudoemilites	—	+
Metalegoceras	+	+	Istycoceras	—	+
Eothinites	+	+	Pamirioceras	—	+
Pamiropopanoceras	+	+	Pamiritella	—	+
Almites	+	+	Eolegoceras	—	+
Kargalites	+	+	Shyndoceras	—	+
Cardiella	+	+	Perrimetanites	—	+
Atsabites	+	+	Prostacheoceras	—	+
Metaperrinites	+	+	Sakmarites	+	—
Crimites	+	+	Akmilleria	+	—
Parasicanites	—	+	Artinskia	+	—
Artioceratoides	—	+	Eumedlicottia	+	—
Miklukhoceras	—	+	Pseudoschistoceras	+	—
Sicanites	—	+	Neoaricoceras	+	—
Thalassoceras	—	+	Paraperrinites	+	—
Allothalassoceras	—	+	Stacheoceras	+	—

М а т е р и а л. Три ядра: два экз. из местонахождения Кур-Истык и один экз. из местонахождения Шур-Булак; сборы автора.

ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на то, что сохранность материала оставляет желать лучшего, находка столь редкого эндемичного рода парагастриоцератид может служить основанием для некоторых выводов. Во-первых, присутствие *Atsabites* на Юго-Восточном Памире подтверждает наличие устойчивых биогеографических связей между этим и Тиморским бассейнами. Как уже было показано ранее (Леонова, 1999; Леонова, Бойко, 2000; Leonova, 2011), целый ряд близких форм является общим для этих двух бассейнов. Общая структура их аммоноидной биоты удивительно близка. На родовом уровне это показано на табл. 1.

При этом нужно учитывать, что наши знания о таксономическом составе тиморской фауны явно неполны. До сих пор мы ориентируемся на работы столетней давности (Haniel, 1915; Smith, 1927; Wanner, 1932). К сожалению, богатые коллекции пермских аммоноидей, которые были собраны группой исследователей уже в наше время (Charl-

ton et al., 2002) и, в отличие от коллекций Ганиэля и Смита, хорошо привязаны к разрезу, до сих пор остаются без качественных определений. Те названия в списках, которые приведены в работе, не соответствуют современной классификации пермских аммоноидей; экземпляры нигде не описаны и не изображены. Таким образом, эта коллекция остается вне поля зрения специалистов.

Из табл. 1 следует, что из 23 тиморских родов 16 — общие с памирскими, и только семь не встречаются на Юго-Восточном Памире. Часть общих родов являются космополитами, это *Daraelites*, *Medlicottia*, *Propinacoceras*, *Agathiceras*, *Metalegoceras*, *Eothinites*, *Kargalites*, *Almites* и *Crimites*, их находки известны из нижней—средней перми почти всех континентов. Большой интерес для сравнения представляют тетические и центрально-тетические эндемики. К последним можно отнести многочисленных представителей подсемейства *Paraperrinitinae*, род *Pamiropopanoceras* Leonova (семейство *Popanoceratidae*) и весьма своеобразный по форме раковины род *Cardiella* Pavlov (семейство *Marathonitidae*). Выявление в памирской фауне такого экзотического эндемика, как *Atsabites*, особенно ярко свидетельствует о непо-

средственной связи двух бассейнов, существовавшей в первой половине перми.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богословская М.Ф. Становление и развитие надсемейства Neoisocerataceae // Ископаемые головоногие моллюски. М.: Наука, 1985. С. 59–69.
- Леонова Т.Б. Памирский центр диверсификации пермских аммоноидей // Палеонтол. журн. 1999. № 4. С. 27–37.
- Леонова Т.Б., Бойко М.С. Новые данные о составе и распространении раннепермского рода *Cardiella* (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2000. № 3. С. 31–35.
- Леонова Т.Б., Дмитриев В.Ю. Раннепермские аммоноидеи Юго-Восточного Памира. М.: Наука, 1989. 198 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 235).
- Руженцев В.Е. Филогенетическая система палеозойских аммоноидей // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1957. Т. 32. Вып. 2. С. 49–64.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф. Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Поздненамюрские аммоноидеи // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1978. Т. 167. 336 с.
- Charlton T.R., Barber A.J., Harris R.A. et al. The Permian of Timor: stratigraphy, palaeontology and palaeogeography // J. Asian Earth Sci. 2002. № 20. P. 719–774.

- Furnish W.M. Ammonoids of the Upper Permian Cycloclolobus-zone // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 1966. V. 125. P. 265–296.
- Furnish W.M., Glenister B.F., Kullmann J., Zhou Z. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. L. Mollusca 4. Revised. V. 2. Carboniferous and Permian Ammonoidea (Goniatitida and Prolecanitida) / Ed. Seldon P.A. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 2009. P. 1–258.
- Glenister B.F., Furnish W.M. Permian ammonoids // The Ammonoidea / Ed. House M.R., Senior J.R. L.–N.Y.: Acad. Press, 1981. P. 49–64.
- Haniel C.A. Die Cephalopoden der Dyas von Timor // Paläontol. Timor. 1915. Lfg. 3. Abh. 6. S. 1–153.
- Leonova T.B. Permian ammonoids: Classification and phylogeny // Paleontol. J. 2002. V. 36. Suppl. 1. P. S1–S114.
- Leonova T.B. Permian Ammonoids: Biostratigraphic, biogeographical and ecological analysis // Paleontol. J. 2011. V. 45. № 10. P. 1206–1312.
- Miller A.K., Furnish W.M. Permian ammonoids of the Guadalupe Mountain region and adjacent areas // Spec. Pap. Geol. Soc. Amer. 1940. № 26. P. 1–242.
- Plummer F.B., Scott G. Upper Paleozoic ammonites in Texas // Bull. Univ. Texas. 1937. № 3701. P. 1–516.
- Smith J.P. Permian ammonoids of Timor // Jaarb. Mijnw. Ned. Indie. Verhandel. 1927. Bd 1. P. 1–58.
- Wanner J. Zur Kenntnis der permischen Ammonoideefauna von Timor // N. Jb. Miner., Geol., Paläontol. Beil. 1932. Bd 67. P. 257–278.

Объяснение к таблице V

Фиг. 1–3. *Atsabites pamiricus* sp. nov.: 1 – голотип ПИН, № 3591/501: 1а – поперечное сечение, 1б – сбоку, 1в – сечение последнего оборота; 2 – экз. ПИН, № 3591/502: 2а – сбоку, 2б – с вентральной стороны; 3 – экз. ПИН, № 3591/503: 3а, 3в – с вентральной стороны, 3б – сбоку; Юго-Восточный Памир: фиг. 1, 2 – р. Кур-Истык; фиг. 3 – р. Шур-Булак; нижняя пермь, болорский ярус, кочусуйская свита, нижняя подсвита; Масштабная линейка 10 мм.

Фиг. 4, 5. *Atsabites weberi* Haniel: 4 – экз. из: Wanner, 1932: 4а – табл. X, фиг. 3, 4б – табл. XI, фиг. 3 (поперечное сечение оборота); 5а, 6 – лектотип PIUB 11 [по: Haniel, 1915, табл. XLIX (4), фиг. 1а, 1б]; о. Тимор: фиг. 4 – дер. Нилулет; фиг. 5 – дер. Хату Даме; нижняя пермь, слои Битауни. Масштабная линейка 20 мм.

First Record of the Genus *Atsabites* Haniel (Paragastrioceratidae, Ammonoidea) from the Lower Permian of the Pamirs

T. B. Leonova

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

All available data on the history of study and morphology of the exotic subfamily *Atsabitinae* Furnish, 1966, which includes only two genera of very rare paragastrioceratids from the Kungurian of the Tethyan Realm (Timor Island and South-eastern Pamirs) and the Wordian of Texas, are summarized and reviewed. The first find of a representative of the Kungurian genus *Atsabites* Haniel in the South-eastern Pamirs (Bolorian Stage, Kochusu Formation, Lower Subformation) is described. Previously, this genus was known only from the Bitauni Beds of Timor Island. The finding of representatives of the endemic Timorese genus *Atsabites* in the Boztere assemblage of the South-eastern Pamirs confirms the very close links that existed between these basins in the Early Permian.

Keywords: Paragastrioceratidae, *Atsabitinae*, Lower Permian, Bolorian, Tethian Realm, Timor, South-eastern Pamir, Middle Permian, Wordian, Texas

УДК 565:745.761.2/3(575.2)

ОБЗОР ТРИАСОВЫХ РУЧЕЙНИКОВ (INSECTA: TRICHOPTERA) С ОПИСАНИЕМ НОВЫХ ВИДОВ ИЗ ТРИАСА КИРГИЗИИ (МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ ДЖАЙЛЯУЧО)

© 2023 г. И. Д. Сукачева^а, *, Н. Д. Синиченкова^а, **

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

*e-mail: lab@paleoentomolog.ru

**e-mail: nina_sin@mail.ru

Поступила в редакцию 26.04.2022 г.

После доработки 12.09.2022 г.

Принята к публикации 12.09.2022 г.

Составлен обзор всех триасовых ручейников и обсуждается их стратиграфическое и географическое распространение. Описаны новые виды ручейников семейств Cladochoristidae: *Cladochorista curta* sp. nov. и *Cladochoristella sola* sp. nov., и Prorhyacophilidae: *Prorhyacophila rara* sp. nov. и *P. batkenica* sp. nov. из местонахождения Джайляучо в Киргизии (средний–верхний триас, мадыгенская свита).

Ключевые слова: Insecta, Trichoptera, средний–верхний триас, Киргизия, новые таксоны

DOI: 10.31857/S0031031X23010130, **EDN:** FKXPRP

Триасовые местонахождения насекомых обнаружены на всех континентах, но, за редким исключением, остатки насекомых там немногочисленные и часто не лучшей сохранности. В результате триасовый период пока остается самым плохо изученным стратиграфическим интервалом мезозоя, в отличие от юрского и мелового с их многочисленными и богатыми местонахождениями, особенно, в Евразии.

В настоящее время триасовые ручейники известны из Европы, Австралии и Северной Америки. Они представлены семействами Cladochoristidae Riek, 1953, Prorhyacophilidae Riek, 1955, Necrotauliidae Handlirsch, 1906 и Philopotamidae Stephens, 1836 (Wieland, 1926; Riek, 1953, 1955; Сукачева, 1973, 1982; Eskov, Sukatsheva, 1997; Ivanov, Sukatsheva, 2002). Все триасовые виды, за редкими исключениями, описаны по единичным остаткам изолированных крыльев. В нижнетриасовых отложениях ручейники до сих пор не найдены, они встречаются, начиная со среднего триаса, хотя некоторые из них известны из перми. В настоящей статье описываются четыре новых вида из знаменитого местонахождения Джайляучо (Киргизия).

Возможно, что именно в триасе одно из семейств ручейников могло дать начало современным формам. Например, Р. Вильман (Willmann, 1989), учитывая общую редукцию жилкования крыльев, считал, что именно Cladochoristidae могли быть предками современных Trichoptera. Характерная для Cladochoristidae необычная многоветвистая Sc, скорее всего, вторичный признак, встречающийся и у современных ручейников.

Изучение морфологии пермских представителей ручейников и анализ их геологической истории дало возможность В.Г. Новокшонову (1997) предположить, что именно в триасе произошли переход личинок ручейников к обитанию в воде и разделение отряда на современные подотряды. Однако удостовериться в этом окончательно очень трудно, так как триас достаточно беден остатками ручейников. Их относительное количество даже в богатых местонахождениях не достигает среднего пермского уровня. Лишь со второй половины юры ручейники начинают встречаться достаточно часто и представлены в сборах и коллекциях несколькими семействами из обоих современных подотрядов (Сукачева, 1980, 1982).

Семейство Cladochoristidae впервые в палеонтологической летописи появляется в поздней перми. *Cladochorista belmontensis* Tillyard, 1926 описана из верхнепермских отложений Нового Южного Уэльса в Австралии (Tillyard, 1926). Два экз. *C. issadica* Sukatsheva et Aristov, 2013 найдены в верхней перми местонахождения Исады в Вологодской области России. Еще один экземпляр этого рода, не определенный до вида, найден в верхней перми на р. Муи провинции Наталь в Южной Африке (Van Dijk, Geerstema, 1999). Один вид другого рода этого семейства, *Cladochoristella ryzkovae* Sukatsheva et Aristov, 2013, описан по единственному отпечатку из верхнепермских отложений местонахождения Балымотиха во Владимирской области России (Sukatsheva, Aristov, 2013).

Оба указанных рода преодолевают пермо-триасовую границу (Sukatsheva, Aristov, 2013). В зна-

менитом местонахождении Джайляучо в Киргизии в отложениях мадыгенской свиты, датированных средним—поздним триасом (ладин—карний), найдено по одному экземпляру двух видов: *Cladochorista multivenosa* Sukatsheva, 1973 (Сукачева, 1973) и *C. curta* sp. nov. Большим числом экземпляров (37) представлена в верхнем триасе Австралии (Маунт Кросби) только *Cladochoristella bryani* Riek, 1955 (Riek, 1955). Ниже по одному экземпляру описывается новый вид *C. sola* sp. nov. из Джайляучо.

Недавно представители Cladochoristidae были описаны из нижнего мела Бурятии (Melnitsky et al., 2020), где впервые приведены морфологические особенности строения груди и брюшка. Из юры это семейство неизвестно. Важно, что у самок был развит телескопический яйцеклад, представленный втяжными сегментами брюшка. Схожие морфологические структуры встречаются у представителей современных семейств Rhyacophilidae Stephens, 1836, Hydrobiosidae Ulmer, 1907, Glossosomatidae Wallengren, 1891 и Philopotamidae Stephens, 1836.

Семейство Prorhyacophilidae, включающее в себя единственный род *Prorhyacophila*, также переходит из перми в триас, но встречается редко: все виды описаны по единичным экземплярам. Из верхнепермских отложений Балымотихи во Владимирской области России описан *P. rasnitsyni* Sukatsheva et Aristov, 2013 (Sukatsheva, Aristov, 2013). В триасе семейство становится более разнообразным, всего описано пять видов. Из верхнего триаса угленосного бассейна Ипсвич в Квинсленде в формации Маунт Кросби, Австралия, описаны *P. collivery* Riek, 1955 (Riek, 1955) и, возможно, *Eocorona iani* (Tindale, 1980) (Сукачева, 1982, с. 9). Остальные виды найдены в Джайляучо: один вид описан ранее: *Prorhyacophila furcata* Sukatsheva, 1973, два новых — *P. rara* sp. nov. и *P. batkenica* sp. nov. — описываются ниже.

Вблизи Джайляучо в юрском местонахождении Мадыген найден один экз. самого массового вымершего мезозойского семейства Necrotauliidae Handlirsch, 1906 — *Necrotaulius proximus* Sukatsheva, 1973 (Сукачева, 1973). Это семейство в юрских ориктоценозах начинает доминировать среди ручейников, хотя первые находки известны из триаса (карний) Северной Америки (Cow Branch Formation) (Pierwola, Grimaldi, 2022). Кроме того, Necrotauliidae описаны из верхов триаса (рэт) Англии (Kelly et al., 2018).

Из Джайляучо было описано переднее крыло *Prophilopotamus asiaticus* Sukatsheva, 1973, отнесенное к современному семейству Philopotamidae (Сукачева, 1973). Эта реликтовая группа с небольшим числом родов распространена всесветно, но главным образом, в Северном полушарии. Древность и примитивность филопотамид отмечали

Т. Коккерель (Cockerell, 1916) и А.В. Мартынов (1934), а находка триасового представителя семейства подтверждает это мнение.

Данная работа посвящена результатам изучения новых сборов ископаемых ручейников из лагерштетта Джайляучо в 2006, 2007 и 2009 гг. (Киргизия, Ошская обл., Баткенский р-н). Местонахождение было открыто в 1933 г. геологом Е.А. Кочневым (Кочнев, 1934). Насекомые — наиболее многочисленная группа ископаемых в мадыгенской свите, а в этом местонахождении в особенности. Подробная характеристика местонахождения дана в отдельных работах (Шаров, 1968; Щербаков, 2008; Shcherbakov, 2008; Fischer et al., 2011; Voigt et al., 2017).

В настоящее время в Джайляучо собрано более 25 тыс. экз. насекомых из 20 отрядов и 170 семейств, описано более 500 видов. Насекомые, большинство которых представлено изолированными крыльями, встречены во всех обнажениях мадыгенской свиты, но более 80% — в урочище Джайляучо. В фауне мадыгенской свиты доминируют жуки (Coleoptera), равнокрылые (Homoptera) и таракановые (Blattodea) (Voigt et al., 2017). Настоящие амфибиотические насекомые, такие как веснянки, стрекозы и ручейники, очень редки (в целом описано около 50 видов, большая их часть принадлежит стрекозам) (Сукачева, 1973; Притыкина, 1981; Синиченкова, 1987; Щербаков, 2008). Поденки в этом местонахождении не найдены. Единственный фрагмент нимфы (экз. ПИН, № 2069/40), определенный ранее как близкий к *Mesobaetis* Brauer, Redtenbacher et Ganglbauer, 1889 семейства Siphonuridae (Sinitshenkova, 2000), и упомянутый в некоторых работах (Shcherbakov, 2008; Voigt et al., 2017), в действительности поденкой не является. Мадыгенская свита сформировалась в озерном бассейне с хорошо аэрированным дном в нескольких сотнях километров от ближайшей морской береговой линии. Теплый семиаридный климат и богатая растительность создавали весьма благоприятные условия для развития разнообразной фауны фитофагов (Coleoptera, Hemiptera, Miomoptera, Orthoptera, Phasmatodea) и сапрофагов (Blattodea, Mecoptera, Coleoptera) (Shcherbakov, 2008; Fischer et al., 2011; Voigt et al., 2017).

Разнообразие насекомых в мадыгенской свите необыкновенно высоко по сравнению с другими триасовыми и даже пермскими местонахождениями, и характеризуется большим числом первых и последних находок (в 40% всех семейств), что является показателем типичного лагерштетта (Shcherbakov, 2008). При этом за все время сборов (1933–2009 гг.) найдено всего 55 экз. ручейников, среди них большинство представлено фрагментами передних крыльев и тел.

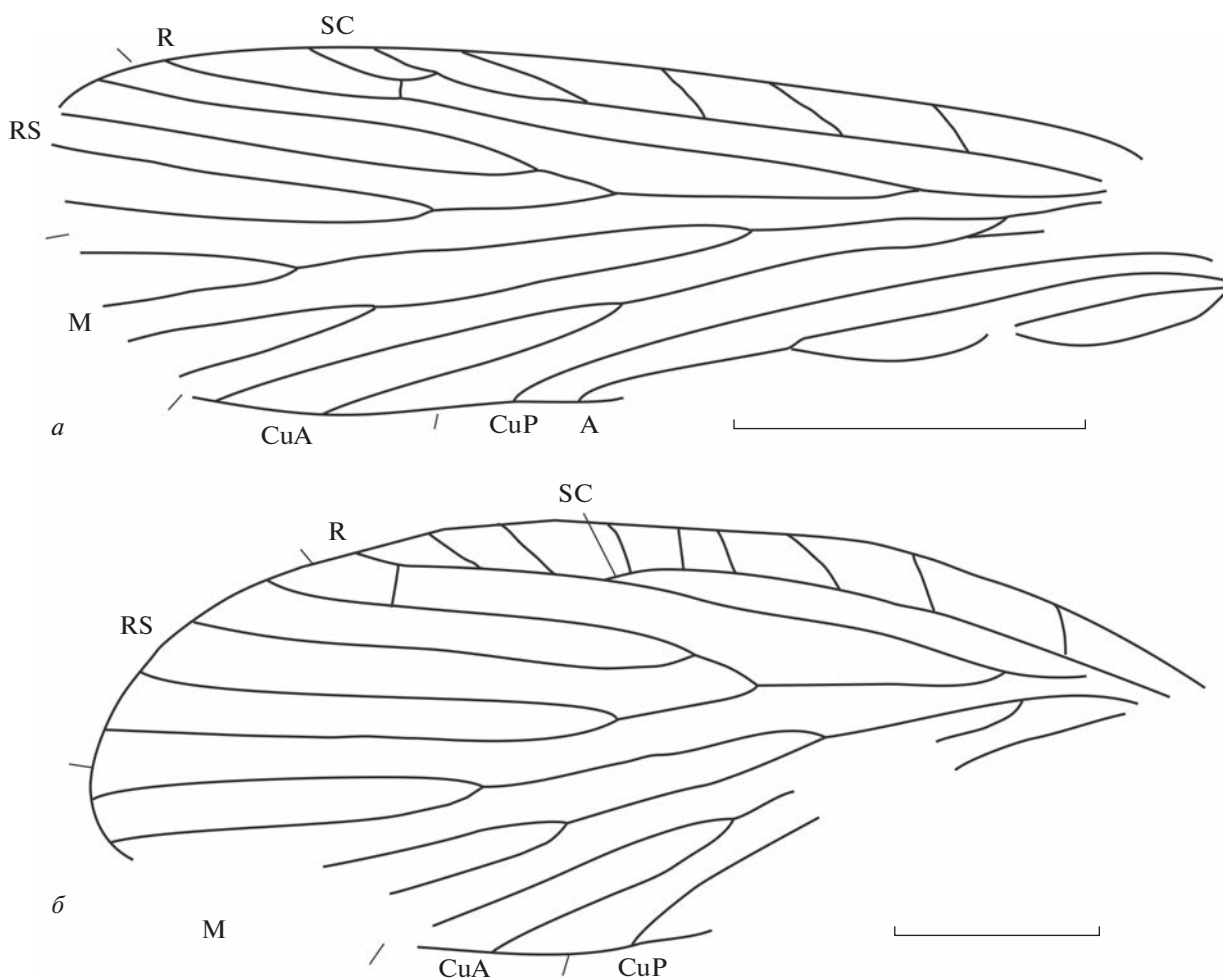


Рис. 1. Представители семейства Cladochoristidae из местонахождения Джайляучо, средний–верхний триас Киргизии: *a* – *Cladochorista curta* sp. nov., голотип ПИН, № 5330/92, длина масштабной линейки 2 мм; *b* – *Cladochoristella sola* sp. nov., голотип ПИН, № 5330/84, длина масштабной линейки 1 мм.

Работа поддержана грантом РНФ, проект № 21-14-00284, и выполнена на базе Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН).

Авторы сердечно благодарят рецензентов В.Д. Иванова и А.С. Башкуева за глубокий, всесторонний анализ статьи, способствовавший ее несомненному улучшению, а также М.Я. Попову за техническую помощь.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД TRICHOPTERA

СЕМЕЙСТВО CLADOCHORISTIDAE RIEK, 1953

Род *Cladochorista* Tillyard, 1926

Cladochorista curta Sukatsheva et Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида от *curtus* *лат.* – неполный.

Голотип – ПИН, № 5330/92, прямой отпечаток переднего крыла; Киргизия, Ошская обл., Баткенский р-н, местонахождение Джайляучо; средний–верхний триас, ладин–карний, мадыгенская свита.

Описание (рис. 1, *a*). Крыло довольно узкое, длина больше ширины в 3.2 раза. Наибольшая ширина крыла на уровне впадения CuA_2 в задний край крыла. Передний край слегка выпуклый, вершинная часть крыла и торнус сохранились не полностью. SC длинная, с пятью косыми ветвями и небольшим вершинным развилком; оканчивается в самом начале четвертой четверти длины крыла. R прямой, без вершинного развилка, оканчивается в середине четвертой четверти длины крыла. Костальное и субкостальное поля широкие. Костальное поле на уровне середины длины крыла в 1.2 раза шире субкостального. Имеется небольшая прямая поперечная жилка $sc-r$ в вершинной части крыла. RS и M четырех-

ветвистые. Ствол RS в 3.7 раза длиннее ствола RS_{1+2} и в 1.6 раза — ствола развилка F_{3+4} . Ствол развилка F_1 в 2.3 раза короче ствола развилка F_2 . Ствол развилка F_4 чуть короче ствола F_3 . Соответственно, вершины развилков F_1 и F_3 расположены проксимальнее вершин развилков F_2 и F_4 . Ячеи DC, MC и TC открытые. Развилки F_3 и F_4 очень короткие. Разветвление M—CuA расположено заметно проксимальнее разветвления R—RS. Развилка CuA длинный, мощный, начинается немного дистальнее середины длины крыла. CuP и A_1 впадают в задний край крыла в разных точках несколько дистальнее середины длины крыла в начале его третьей четверти, довольно далеко друг от друга. Имеется Y-образная жилка с почти равными плечами. Жилка A_1 в 1.5 раза длиннее слабоизогнутой A_2 . A_3 короткая. Окраска крыла отсутствует.

Размеры в мм: длина крыла 6.8, ширина 2.2.

Сравнение. Описываемый вид отличается от остальных четырех известных видов рода *Cladochorista* очень большой разницей в длинах стволов развилков F_1 и F_2 (в 2.3 раза).

Материал. Голотип.

Под *Cladochoristella* Riek, 1955

Cladochoristella sola Sukatsheva et Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 2

Название вида от *solus lat.* — одиночный.

Голотип — ПИН, № 5330/84, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Киргизия, Джайляучо; средний—верхний триас, мадыгенская свита.

Описание (рис. 1, б). Крыло довольно широкое, длина больше ширины в 2.6 раза. Наибольшая ширина крыла на уровне впадения CuA_2 в задний край крыла. Передний край крыла слегка выпуклый, вершинная часть и торнус сохранились не полностью. SC средней длины, впадает в радиус, с шестью косыми ветвями, оканчивается в середине третьей четверти длины крыла. R прямой, с двумя ветвями на вершине, оканчивается у конца третьей четверти длины крыла. RS и M четырехветвистые. Костальное и субкостальное поля в своем основании почти одинаково широкие, но SC у своей вершины, изгибаясь, приближается к R, и субкостальное поле становится вдвое уже. Между вершинами R и RS_1 имеется прямая поперечная жилка $r-rs_1$. Развилки F_1 и F_2 длинные, но ствол развилка F_1 в 1.7 раза короче ствола развилка F_2 . Развилки F_3 и F_4 намного короче, ствол F_4 в 1.1 раза короче ствола F_3 . Ячеи DC, MC и TC открытые. M—CuA разветвляется почти на одном уровне с разветвлением R—RS. Развилка F_5 мощный, длинный, начинается на середине длины крыла. Y-образная жилка сохранилась плохо.

Анальное поле тоже не сохранилось. Окраска крыла темная.

Размеры в мм: длина крыла 6.0, ширина крыла 3.0.

Сравнение. Описываемый вид отличается от двух других видов рода *Cladochoristella* иной разницей в длинах стволов развилков F_1 и F_2 (ствол F_1 в 1.7 раза длиннее ствола F_2). У *C. bryani* Riek, 1955 разница составляет в 1.5 раза, а у *C. ryzkova* Sukatsheva et Aristov, 2013 — 1.4.

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО PRORHYACOPHILIDAE RIEK, 1955

Род *Prorhyacophila* Riek, 1955

Prorhyacophila rara Sukatsheva et Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 3

Название вида от *rarus lat.* — редкий.

Голотип — ПИН, № 5330/83, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Киргизия, Джайляучо; средний—верхний триас, мадыгенская свита.

Описание (рис. 2, а). Крыло довольно широкое, длина больше ширины в 2.2 раза. Наибольшая ширина крыла на уровне впадения CuA_2 в задний край крыла. Передний край прямой, вершинная часть и торнус сохранились не полностью. SC и R длинные, прямые. SC с небольшим развилком на вершине, оканчивается на границе третьей и четвертой четвертей длины крыла. R простой, оканчивается в начале четвертой четверти длины крыла. Костальное и субкостальное поля одинаковой ширины почти по всей длине. RS и M четырехветвистые. Ствол RS в 4.3 раза больше ствола RS_{1+2} и в 2.4 раза больше ствола RS_{3+4} , а ствол развилка F_2 в 2.5 раза больше ствола F_1 . Ячеи DC, MC и TC открытые. Ствол M в 1.2 раза больше ствола развилка F_4 и в 1.4 раза меньше ствола F_3 . Y-образная жилка сохранилась плохо. Жилки CuP и A_1 оканчиваются во второй четверти длины крыла в разных точках далеко друг от друга. Жилка A_1 в 1.5 раза длиннее A_2 , A_3 короткая.

Размеры в мм: длина крыла 5.5, ширина крыла 2.5.

Сравнение. Описываемый вид по наличию развилка только на SC близок к *P. collivery* Riek, 1955, отличаясь гораздо более длинным развилком F_4 по сравнению с F_3 . У *P. collivery* оба развилка одинаковой длины (короткие). Кроме того, у него ствол F_1 в 1.5 раза длиннее ствола F_2 , в то время как у описываемого вида он в 2.5 раза короче ствола F_2 .

Материал. Голотип.

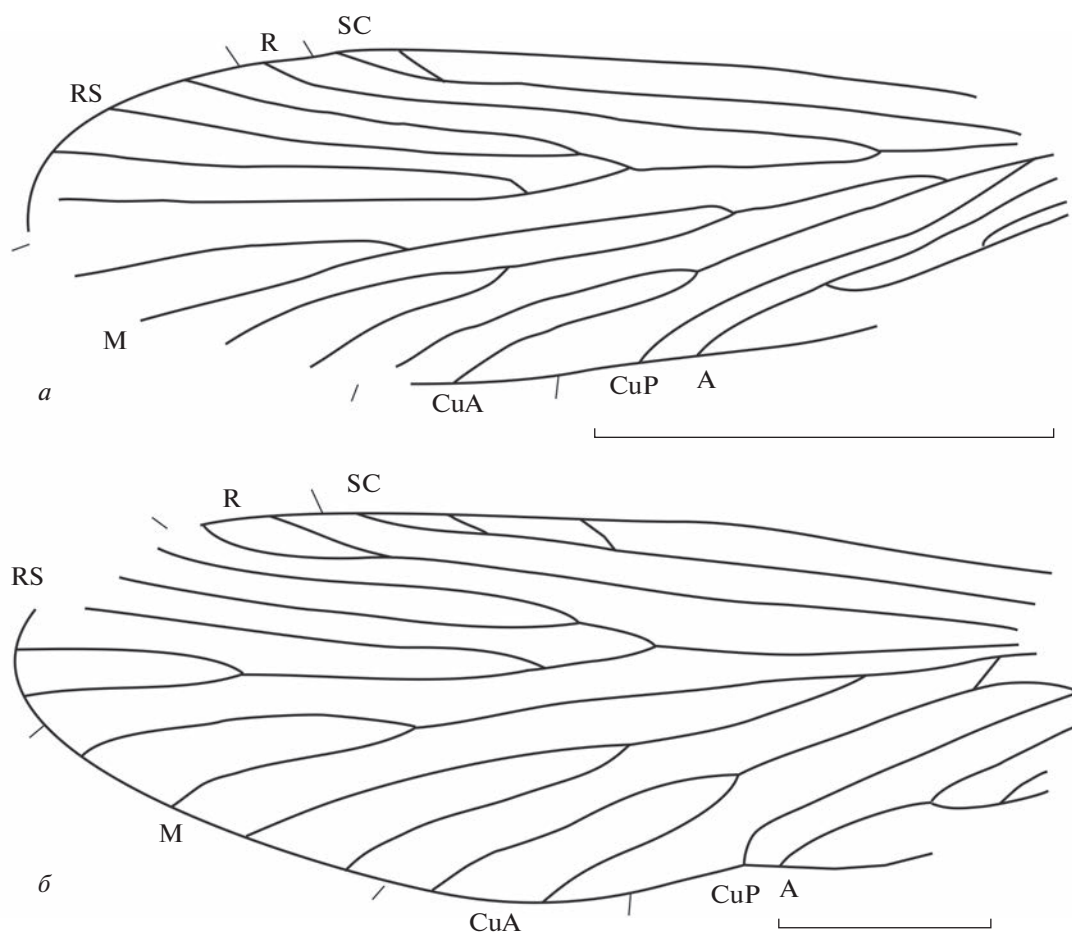


Рис. 2. Представители семейства Prorhyasophilidae из местонахождения Джайляучо, средний–верхний триас Киргизии: *а* – *Prorhyasophila gara* sp. nov., голотип ПИН, № 5330/83, длина масштабной линейки 1 мм; *б* – *P. batkenica* sp. nov., голотип ПИН, № 5330/200, длина масштабной линейки 2 мм.

***Prorhyasophila batkenica* Sukatsheva et Sinitshenkova, sp. nov.**

Табл. VI, фиг. 4

Название вида от Баткенского района Киргизии.

Голотип – ПИН, № 5330/200, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Киргизия, Джайляучо; средний–верхний триас, мадыгенская свита.

Описание (рис. 2, б). Переднее крыло довольно узкое, длина больше ширины в три раза. Наибольшая ширина крыла на уровне впадения CuA_2 в задний край крыла. Передний край крыла прямой, вершина немного вытянута, торнус округлый. SC и R длинные, прямые; SC с коротким развилком на вершине, впадает в C на середине третьей четверти крыла. R с длинным узким вершинным развилком, оканчивается в начале четвертой четверти длины крыла. Костальное и субкостальное поля одинаково широкие в основании и в средней части, но к вершине сужаются. В костальном поле на уровне вершины развилка RS имеется косая длинная поперечная жилка

c–sc. RS пятиветвистый, ствол RS в 4.7 раза длиннее ствола RS_{1+2} и в 2.3 раза длиннее ствола развилка F_2 в 2 раза длиннее ствола развилка F_1 . На RS_{3+4} имеется средней величины развилка, ствол которого почти равен по длине самому развилку. Ячей DC, MC и TC открытые. Ствол M в 1.8 раза короче ствола развилка F_3 и в 1.1 раза длиннее ствола развилка F_4 . Y-образная жилка не равнобедренная, нижнее плечо вдвое длиннее верхнего. Жилки CuP и A_1 впадают в задний край крыла в разных точках далеко друг от друга. Жилка A_1 в 1.6 раза длиннее A_2 , A_3 короткая. CuP и A_1 оканчиваются в начале второй четверти длины крыла.

Размеры в мм: длина крыла 11.0, ширина крыла 4.0.

Сравнение. Новый вид отличается от остальных четырех видов рода *Prorhyasophila* наличием дополнительного развилка на RS_{3+4} переднего крыла и имеет другие соотношения длин стволов всех апикальных развилков. *P. batkenica*

sp. nov. сходен с *P. furcata* Sukatsheva, 1973, описанным также из местонахождения Джайляучо, по наличию вершинных развилков на R и SC.

Материал. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кочнев Е.А. К вопросу изучения юрских угленосных отложений Ферганы // Недра Средней Азии. 1934. № 5–6. С. 136–158.
- Мартынов А.В. Ручейники. Trichoptera Annulipalpia, 1. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1934. 343 с. (Определители по фауне СССР. Т. 13).
- Новокошинов В.Г. Ранняя эволюция скорпионниц. М.: Наука, 1997. 138 с.
- Притыкина Л.Н. Новые триасовые стрекозы Средней Азии // Вишнякова В.Н., Длусский Г.М., Притыкина Л.Н. Новые ископаемые насекомые с территории СССР. М.: Наука, 1981. С. 5–42 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 183).
- Синиченкова Н.Д. Историческое развитие веснянок. М.: Наука, 1987. 143 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 221).
- Сукачева И.Д. Новые ручейники (Trichoptera) из мезозоя Средней Азии // Палеонтол. журн. 1973. № 5. С. 100–107.
- Сукачева И.Д. Отряд Phryganeida Latreille, 1810 // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С. 104–109 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 175).
- Сукачева И.Д. Историческое развитие отряда ручейников. М.: Наука, 1982. 112 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 197).
- Шаров А.Г. Филогения ортоптероидных насекомых. М.: Наука, 1968. 217 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 118).
- Щербakov Д.Е. О пермских и триасовых энтомофаунах в связи с биогеографией и пермо-триасовым кризисом // Палеонтол. журн. 2008. № 1. С. 15–32.
- Cockerell T.D.A. Some American fossil insects // Proc. U.S. Nat. Mus. 1916. V. 51. № 2146. P. 89–106.
- Eskov K.Yu., Sukatsheva I.D. Geographical distribution of the Paleozoic and Mesozoic caddisflies (Insecta: Trichoptera) // Proc. 8th Intern. Symp. Trichoptera. Columbus: Ohio Biol. Serv., 1997. P. 95–98.
- Ivanov V.D., Sukatsheva I.D. Order Trichoptera Kirby, 1815. The caddis flies // History of Insects / Eds. Rasnitsyn A.P., Quicke D.I.J. Dordrecht, Boston, L.: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 199–220.
- Fischer J., Voigt S., Schneider J.W. et al. A selachian freshwater fauna from the Triassic of Kyrgyzstan and its implication for Mesozoic shark nurseries // J. Vertebr. Paleontol. 2011. V. 31. № 5. P. 937–953.
- Kelly R.S., Ross A.J., Coram R.A. A review of necrotauliids from the Triassic/Jurassic of England (Trichoptera: Necrotauliidae) // Psyche. 2018. V. 2018. P. 1–12.
- Melnitsky S.I., Ivanov V.D., Sukatsheva I.D. Trichoptera. Caddisflies // The Khasurti Fossil Insect Lagerstätte. N.Y., 2020. P. 1322–1350 (Paleontol. J. V. 54. № 11).
- Pierwola A.A., Grimaldi D.A. First New World Necrotaulius reflects the Laurasian land masses (Insecta: Amphipnemoptera: Necrotauliidae) // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2022. V. 304. № 1. P. 37–50.
- Riek E.F. Fossil mecopteroid insects from the Upper Permian of New South Wales // Rec. Austral. Mus. 1953. V. 23. № 2. P. 55–87.
- Riek E.F. Fossil insects from the Triassic beds at Mt. Crosby, Queensland // Austral. J. Zool. 1955. V. 3. № 4. P. 654–691.
- Shcherbakov D.E. Magygen, Triassic Lagerstätte number one, before and after Sharov // Alavesia. 2008. V. 2. P. 113–124.
- Sinitshenkova N.D. A review of Triassic mayflies, with a description of new species from Western Siberia and Ukraine (Ephemera = Ephemeroptera) // Paleontol. J. 2000. V. 34. Suppl. 3. P. 275–283.
- Sukatsheva I.D., Aristov D.S. New caddisflies of the suborder Protomeropina (Insecta: Trichoptera) from the Permian of Russia // Paleontol. J. 2013. V. 47. № 7. P. 741–751.
- Tillyard R.J. Upper Permian insects of New South Wales, Part 2. The orders Mecoptera, Paramecoptera and Neuroptera // Proc. Linn. Soc. N.S.W. 1926. V. 51. № 3. P. 265–282.
- Van Dijk D.E., Geertsema H. Permian insects from the Beaufort Group of Natal, South Africa // Ann. Natal Mus. 1999. V. 40. № 1. P. 137–171.
- Voigt S., Buchwitz M., Fischer J. et al. Triassic life in an inland lake basin of the warm-temperate bioma – the Madygen Lagerstätte (Southwest Kyrgyzstan, Central Asia) // Terrestrial conservation Lagerstätten: windows into the evolution of life on land / Eds. Fraser N.C., Sues H.-D. Edinburgh: Dunedin Acad. Press, 2017. P. 65–104.
- Wieland G.R. South American fossil insect discovery // Amer. J. Sci. Ser. 5. 1926. V. 12. № 68. P. 130–135.
- Willmann R. Evolution und phylogenetisches System der Mecoptera (Insecta: Holometabola) // Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges. 1989. Bd 544. 153 s.

Объяснение к таблице VI

Все: Киргизия, местонахождение Джайляучо; средний–верхний триас, мадыгенская свита.

Фиг. 1. *Cladochorista curta* sp. nov., голотип ПИН, № 5330/92, отпечаток почти полного переднего крыла. Длина масштабной линейки 2 мм.

Фиг. 2. *Cladochoristella sola* sp. nov., голотип ПИН, № 5330/84, отпечаток почти полного переднего крыла. Длина масштабной линейки 1 мм.

Фиг. 3. *Prorhyasophila rara* sp. nov., голотип ПИН, № 5330/83, отпечаток почти полного переднего крыла. Длина масштабной линейки 2 мм.

Фиг. 4. *Prorhyasophila batkenica* sp. nov., голотип ПИН, № 5330/200, отпечаток почти полного переднего крыла. Длина масштабной линейки 1 мм.

A Review of the Triassic Caddisflies with a Description of New Species from the Middle–Upper Triassic of Kyrgyzstan

I. D. Sukatsheva¹, N. D. Sinitshenkova¹

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

A review of all Triassic caddisflies is compiled and their stratigraphic and geographical distribution is discussed. New species of the caddisflies of the families Cladochoristidae: *Cladochorista curta* sp. nov. and *Cladochoristella sola* sp. nov., and Prorhyacophilidae: *Prorhyacophila rara* sp. nov. and *P. batkenica* sp. nov. are described from the Dzhayloucho locality in Kyrgyzstan (Middle–Upper Triassic, Madygen Formation).

Keywords: Insecta, caddisflies, Trichoptera, Kyrgyzstan, Middle–Upper Triassic, new taxa

УДК 565.768.1

ELECTROCORYSSOPINI – НОВАЯ ТРИБА ПОДСЕМЕЙСТВА CONODERINAE (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE) ИЗ БАЛТИЙСКОГО ЯНТАРЯ

© 2023 г. А. А. Легалов^{a, b, c, *}

^aИнститут систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, 630091 Россия

^bАлтайский государственный университет, Барнаул, 656049 Россия

^cТомский государственный университет, Томск, 634050 Россия

*e-mail: fossilweevils@gmail.com

Поступила в редакцию 03.05.2022 г.

После доработки 18.05.2022 г.

Принята к публикации 18.05.2022 г.

Из позднеэоценового балтийского янтаря описана новая триба *Electrocoryssopini* trib. nov. подсемейства *Conoderinae*, включающая в себя новый род *Electrocoryssopus* gen. nov. с новым видом *E. andrushchenko* sp. nov. Новая триба сходна с современными трибами *Coryssopodini* и *Sphadasmini*, но отличается переднегрудью без бороздки для вкладывания головотрубки, слабовыпуклыми крупно-фасеточными глазами, бедрами без зубцов и голеньями без ункуса.

Ключевые слова: Curculionoidea, Conoderitae, новые таксоны, поздний эоцен

DOI: 10.31857/S0031031X23010087, **EDN:** FJVAFI

ВВЕДЕНИЕ

Долгоносики надтрибы *Conoderitae*, ранее рассматриваемой в качестве самостоятельного подсемейства (Alonso-Zarazaga, Lyal, 1999), являются характерными обитателями крон тропических деревьев. К надтрибе относятся 14 современных триб (Legalov, 2018), представители которых распространены в тропиках как Старого, так и Нового Света (Alonso-Zarazaga, Lyal, 1999), и одна вымершая триба из эоцена США (Легалов, 2018).

Несмотря на то, что *Conoderitae* массовы в современных сборах и хорошо летают, в отложениях их остатки встречаются очень редко. Самой ранней находкой является вымерший род трибы *Conoderini* из раннеэоценового янтаря Уз (Legalov et al., 2019; Legalov, 2020a), распространенной сейчас в Южной Африке. Триба *Palaeomallerini* описана из раннего–среднего эоцена Грин Ривер (Легалов, 2018). Имеется указание на находку представителя конодерит в балтийском янтаре без уточнения ее более конкретного систематического положения (Hieke, Pietrzeniuk, 1984). Несколько видов *Conoderitae* найдено в раннемиоценовых доминиканском и мексиканском янтарях (Zimmermann, 1971; Davis, Engel, 2006; Poinar, Legalov, 2014). В основном, это виды *Geratozygops* Davis et Engel, 2006, вероятно, являющегося синонимом современного рода *Zygops* Schoenherr, 1825, из трибы *Zygopini*, а также вид современного рода *Eulechriops* Faust, 1896 трибы *Lechriopini*.

Другие ископаемые находки *Conoderitae* неизвестны (Legalov, 2015, 2020b).

В статье описывается новый вид из нового рода, принадлежащего к новой трибе надтрибы *Conoderitae*. Это первая достоверная находка конодерит в позднем эоцене.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Описываемый экземпляр происходит из балтийского янтаря (прусская свита), добытого в окр. пос. Янтарный, который расположен на побережье Балтийского моря в Калининградской обл. (Россия). Возраст балтийского янтаря датируют от бартонского яруса, средний эоцен (Bukejs et al., 2019) до приабонского яруса, поздний эоцен (Perkovsky et al., 2007). Вероятным продуцентом балтийского янтаря был один из видов рода *Sciadopitys* семейства *Sciadopityaceae* (Sadowski et al., 2016).

Типовой материал хранится в коллекции Ин-та систематики и экологии животных СО РАН (ИСиЭЖ СО РАН), Новосибирск.

Описание и промеры сделаны под бинокулярным микроскопом Zeiss Stemi 2000-C. Фотографии получены от К.В. Андрущенко.

Автор благодарит за помощь в работе К.В. Андрущенко (Калининград, Россия).

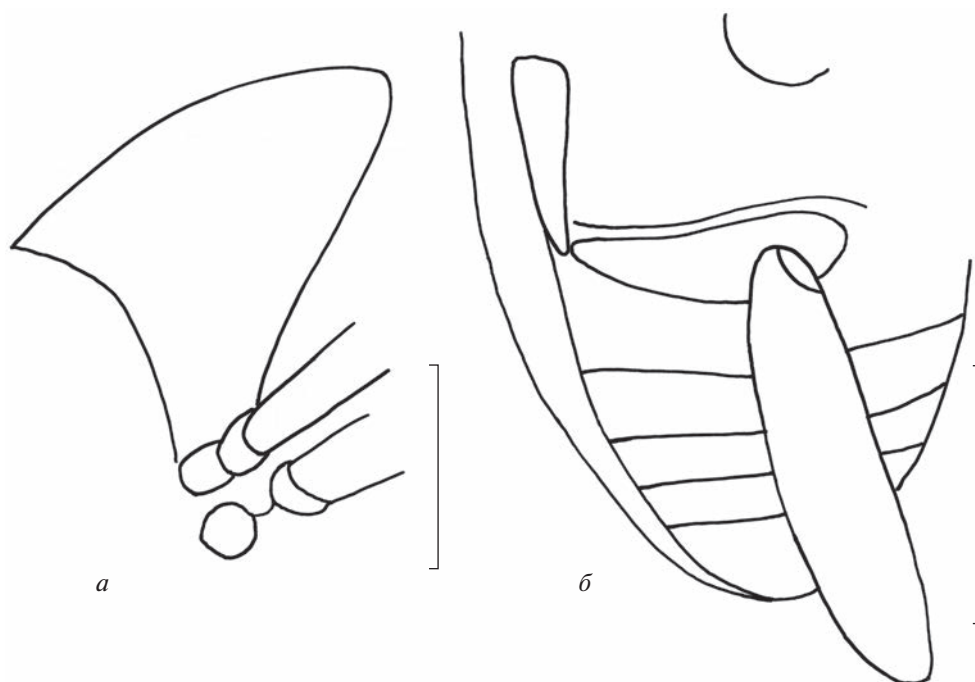


Рис. 1. *Electrocoryssopus andrushchenkoi* sp. nov., голотип BA2022/1: *a* — передне- и среднегрудь, дорсо-латерально; *б* — заднегрудь и брюшко, дорсо-латерально. Длина масштабного отрезка 0.5 мм.

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО CURCULIONIDAE LATREILLE, 1802

ПОДСЕМЕЙСТВО CONODERINAE SCHOENHERR, 1833

Надтриба *Conoderitae* Schoenherr, 1833

Триба *Electrocoryssopini* Legalov, trib. nov.

Типовой род — *Electrocoryssopus* gen. nov.

Диагноз. Тело мелкое, покрыто прилегающими волосками. Головотрубка длинная, немного длиннее переднеспинки, почти цилиндрическая, с глубокими усиковыми бороздками. Глаза крупные, округленные, слабо выступают из контура головы, грубо-фасеточные. Лоб очень узкий. Усики коленчатые, прикреплены возле середины головотрубки. Стволик не достигает глаза. Переднеспинка колоколовидная, выпуклая, с почти прямыми боками. Щиток почти квадратный, едва выступает над надкрыльями. Надкрылья явственно выпуклые, в плечах почти равные основанию переднеспинки. Переднегрудь без бороздки для вкладывания головотрубки. Тазиковые впадины переднегруды разделенные. Эпистерны заднегруды длинные и узкие, сужающиеся к заднему тазу. Первый—четвертый вентриты расположены в одной плоскости. Второй—четвертый вентриты брюшка почти равны по длине. Ноги длинные и тонкие. Передние тазы конические. Бедра слабо утолщенные, без зубцов. Голени почти прямые, узкие и длинные, без мукро. Первый и второй членики лапок трапециевидные. Третий членик лапок двухлопастный. Коготки широко расставленные, с тупыми зубцами.

Состав. Типовой род.

Сравнение. Новая триба сходна с трибами *Coryssopodini* и *Sphadasmini* из-за эпистерна заднегруды, сужающегося к задним тазикам, и почти равных в длину второму—четвертому вентритам брюшка, но отличается переднегрудью без бороздки для вкладывания головотрубки, слабо выпуклыми крупнофасетчатыми глазами, бедрами без зубцов и голеними без ункуса.

Замечания. Новая триба относится к семейству Curculionidae, поскольку характеризуется первым—четвертым вентритами, расположенными в одной плоскости, коленчатыми усиками и головотрубкой с глубокими усиковыми бороздками. Крупные глаза, узкий лоб и надкрылья, в плечах почти равные основанию переднеспинки, указывают на принадлежность новой трибы к надтрибе *Conoderitae* подсемейства *Conoderinae*.

Род *Electrocoryssopus* Legalov, gen. nov.

Название рода от *electri lat.* — янтарь и родового названия *Coryssopus*; м.р.

Типовой вид — *E. andrushchenkoi* sp. nov.

Диагноз. Совпадает с диагнозом трибы.

Видовой состав. Типовой вид.

Electrocoryssopus andrushchenkoi Legalov, sp. nov.

Название вида в честь К.В. Андрущенко (Калининград, Россия), предоставившего типовой образец для описания.

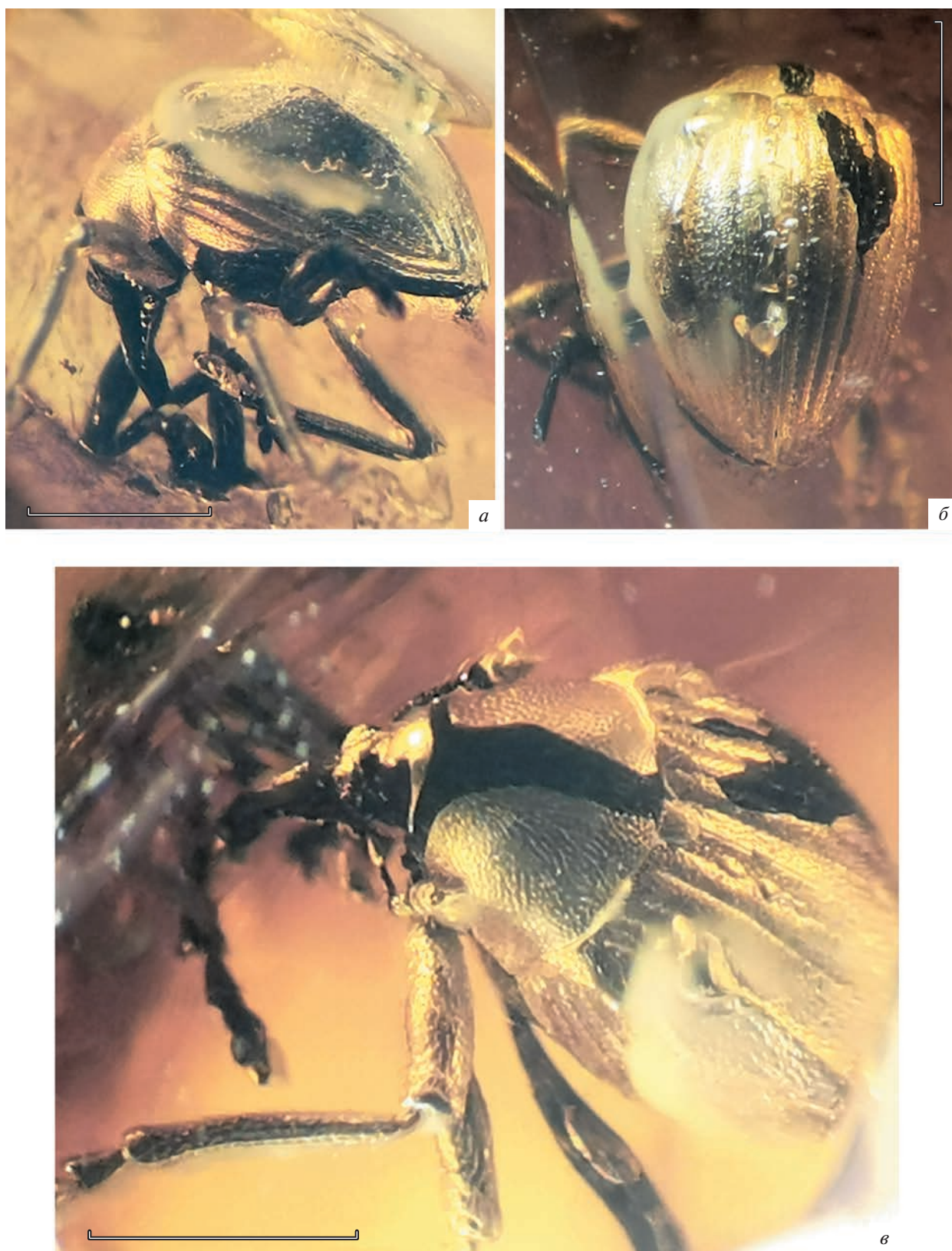


Рис. 2. *Electrocoryssopus andrushchenko* sp. nov., голотип BA2022/1, общий вид: *а* — сбоку, слева; *б* — сзади; *в* — сверху, спереди. Длина масштабного отрезка 1.0 мм.

Голотип — ВА2022/1; балтийский янтарь; поздний эоцен.

Описание (рис. 1, 2). Тело черное, покрытое редкими светлыми волосками. Головотрубка длинная, довольно тонкая, слабоизогнутая, мелко пунктированная. Длина головотрубки в 1.2 раза больше длины переднеспинки, в 7.2 раза больше ширины на вершине и на середине, в 6.1 раза больше ширины на основании. Усиковые бороздки явственные. Виски немного длиннее глаза. Темя уплощенное, почти гладкое. Стволик длинный, но немного не достигает глаза. Жгутик семичлениковый. Второй—восьмой членики усика конические. Длина первого членика в 6.8 раза больше его ширины на вершине. Длина второго членика в 2.1 раза больше его ширины на вершине и составляет 0.4 длины стволика. Ширина второго членика немного больше ширины стволика. Длина третьего членика в 2.0 раза больше его ширины на вершине и составляет примерно 0.8 длины второго членика. Ширина третьего членика составляет 0.9 ширины второго членика. Длина четвертого членика в 2.0 раза больше его ширины на вершине и составляет примерно 0.8 длины третьего членика. Ширина четвертого членика составляет примерно 0.8 ширины третьего членика. Длина пятого членика примерно в 1.7 раза больше его ширины на вершине. Ширина пятого членика равна ширине четвертого членика. Шестой—восьмой членики равной длины. Длина шестого членика примерно в 1.3 раза больше его ширины на вершине и немного меньше длины пятого членика. Ширина шестого членика в 1.1 раза больше ширины пятого членика. Длина седьмого членика равна его ширине. Ширина седьмого членика немного больше ширины шестого членика. Длина восьмого членика составляет 0.7 его ширины на вершине. Ширина восьмого членика в 1.4 раза больше ширины седьмого членика. Булава крупная, довольно компактная. Длина девятого членика составляет 0.7 его ширины на вершине и в 1.4 раза больше длины восьмого членика. Ширина девятого членика в 1.4 раза больше ширины восьмого членика. Длина десятого членика составляет примерно 0.5 его ширины на вершине и немного меньше длины девятого членика. Ширина десятого членика немного больше ширины девятого членика. Длина 11-го членика примерно в 1.3 раза больше его ширины на вершине и в 1.7 раза больше длины десятого членика. Ширина 11-го членика составляет 0.7 ширины десятого членика. Переднеспинка густо и мелко пунктированная. Длина переднеспинки в 1.4 раза больше ширины на вершине, едва больше ширины на середине и составляет 0.8 ширины на основании. Промежутки между точками значительно больше диаметра точек. Диск переднеспинки явственно выпуклый. Ширина основания переднеспинки составляет 0.9 ширины основания надкрылий.

Щиток явственный, почти полукруглый, равной длины и ширины. Плечи слабовыпуклые. Длина надкрылий почти в 2.3 раза больше длины переднеспинки, в 1.6 раза больше ширины на основании, в 1.2 раза больше ширины на середине и в 2.1 раза больше ширины в вершинной четверти. Бороздки надкрылий явственные, узкие. Промежутки широкие, едва выпуклые, мелко пунктированные. Ширина промежутков в 7.0—9.0 раз больше ширины бороздок. Переднегрудь без заглазных лопастей и без бороздки для вкладывания головотрубки, густо пунктированная. Пре- и посткоксовые части переднегруды очень короткие. Тазиковые впадины переднегруды разделенные, расположены на середине переднегруды. Тазиковые впадины среднегруды разделенные. Заднегрудь слабовыпуклая, густо пунктированная. Ее длина примерно в 1.3 раза больше длины заднего тазика. Брюшко выпуклое, пунктированное. Длина первого вентрита немного меньше длины заднего тазика. Длина второго вентрита немного меньше длины первого вентрита. Длина третьего вентрита равна длине второго вентрита. Длина четвертого вентрита составляет примерно 0.7 длины третьего вентрита. Длина пятого вентрита равна длине третьего и четвертого вентритов, вместе взятых. Длина переднего бедра примерно в 3.3 раза больше ширины на середине. Длина среднего бедра примерно в 4.4 раза больше ширины на середине. Длина заднего бедра примерно в 4.8 раза больше ширины на середине. Длина передней голени примерно в 6.0 раз больше ширины на вершине. Длина средней голени примерно в 6.4 раза больше ширины на вершине. Длина задней голени примерно в 6.7 раза больше ширины на вершине. Лапки длинные, составляют примерно половину длины голеней. Первый и второй членики лапок трапециевидные. Первый членик лапок более длинный, чем второй. Третий членик лапок двухлопастный. Пятый членик лапок немного выступает за третий членик.

Размеры в мм: длина тела без головотрубки — 2.1; длина головотрубки — 0.9.

Материал. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Легалов А.А. Новые виды долгоносикообразных жуков (Coleoptera: Curculionoidea) из эоцена Грин Ривер. Сообщение 2 // Палеонтол. журн. 2018. № 4. С. 69—76.
- Alonso-Zarazaga M.A., Lyal C.H.C. A world catalogue of families and genera Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) (excepting Scolytidae and Platypodidae). Barcelona: Entomopraxis, 1999. 315 p.
- Bukejs A., Alekseev V.I., Pollock D.A. Waidelotinae, a new subfamily of Pyrochroidae (Coleoptera: Tenebrionoidea) from Baltic amber of the Sambian peninsula and the interpretation of Sambian amber stratigraphy, age and location // Zootaxa. 2019. V. 4664. № 2. P. 261—273.

- Davis S.R., Engel M.S.* A zygopine weevil in Early Miocene amber from the Dominican Republic (Coleoptera; Curculionidae) // *Caribbean J. Sci.* 2006. V. 42. P. 255–257.
- Hieke F., Pietrzeniuk E.* Die Bernstein-Käfer des Museums für Naturkunde, Berlin (Insecta, Coleoptera) // *Mitt. Zool. Museum Berlin*. 1984. Bd 60. № 2. S. 297–326.
- Legalov A.A.* Fossil Mesozoic and Cenozoic weevils (Coleoptera, Obrienioidea, Curculionoidea) // *Paleontol. J.* 2015. V. 49. № 13. P. 1442–1513.
- Legalov A.A.* Annotated key to weevils of the World. Part 3. Subfamily Conoderinae (Coleoptera, Curculionidae) // *Ukr. J. Ecol.* 2018. V. 8. № 4. P. 494–503.
- Legalov A.A.* A review of the Curculionoidea (Coleoptera) from European Eocene ambers // *Geosciences*. 2020a. V. 10. № 1(16). P. 1–74.
- Legalov A.A.* Fossil history of Curculionoidea (Coleoptera) from the Paleogene // *Geosciences*. 2020b. V. 10(9). № 358. P. 1–50.
- Legalov A.A., Kirejtshuk A.G., Nel A.* New weevils (Coleoptera, Curculionoidea) from the earliest Eocene Oise amber // *Paleontol. J.* 2019. V. 53. № 7. P. 729–751.
- Perkovsky E.E., Rasnitsyn A.P., Vlaskin A.P., Taraschuk M.V.* A comparative analysis of the Baltic and Rovno amber arthropod faunas: representative samples // *Afr. Invertebr.* 2007. V. 48. P. 229–245.
- Poinar G.O. Jr., Legalov A.A.* New species of the subfamily Conoderinae (Coleoptera: Curculionidae) in Dominican amber // *Hist. Biol.* 2014. V. 26. № 5. P. 556–562.
- Sadowski E.-M., Schmidt A.R., Kunzmann L. et al.* Sciadopitys cladodes from Eocene Baltic amber // *Bot. J. Linn. Soc.* 2016. V. 180. № 2. P. 258–268.
- Zimmermann E.C.* Mexican Miocene amber weevils (Insecta: Coleoptera: Curculionidae) // *Univ. Calif. Publ. Entomol.* 1971. V. 63. № 2. P. 103–106.

Electrocoryssopini—a New Tribe of the Subfamily Conoderinae (Coleoptera: Curculionidae) from Baltic Amber

A. A. Legalov^{1, 2, 3}

¹*Institute of Systematics and Ecology of Animal, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia*

²*Altai State University, Barnaul, 656049 Russia*

³*Tomsk State University, Tomsk, 634050 Russia*

A new tribe *Electrocoryssopini* trib. nov., with a new genus *Electrocoryssopus* gen. nov. and a new species *E. andrushchenkoi* sp. nov., is described from Eocene Baltic amber. The new tribe is similar to the Recent tribes *Coryssopodini* and *Sphadasmini*, but differs in the prosternum not having a rostral channel, slightly convex coarsely faceted eyes, femora without teeth, and tibiae lacking unci.

Keywords: Curculionoidea, Conoderitae, new taxa, late Eocene

УДК 56.016.3:551.734.5

ВИД *PALMATOLEPIS TATARICA* OVNATANOVA ET GATOVSKY, 2020: ИСТОРИЯ ЕГО ВЫДЕЛЕНИЯ И ИНТЕРПРЕТАЦИИ В МИРОВОЙ ЛИТЕРАТУРЕ ПО КОНОДОНТАМ ПОЗДНЕГО ДЕВОНА

© 2023 г. Н. С. Овнатанова^a, *, Л. И. Кононова^b, **

^aВсероссийский научно-исследовательский геолого-разведочный нефтяной институт, Москва, 105118 Россия

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

*e-mail: ovnatanova@gmail.com

**e-mail: 2216614@list.ru

Поступила в редакцию 10.02.2022 г.

После доработки 25.08.2022 г.

Принята к публикации 25.08.2022 г.

Статья посвящена одному из широко развитых в фаменских отложениях мира представителю конодонтов группы *Palmatolepis subperlobata*, название которого в течение более полувека менялось от *Pa. subperlobata* subsp. *a* Helms, 1963 до *Pa. subperlobata helmsi* Ovnatanova, 1976 и затем *Pa. subperlobata tatarica* Ovnatanova et Gatovsky, 2020. В статье этот подвид рассматривается как самостоятельный вид, обсуждаются сходство и отличия его голотипа и голотипов видов, предложенных в качестве замены преокупированного названия. Предлагается авторская схема филогенетического развития группы *Pa. subperlobata*.

Ключевые слова: конодонты, *Palmatolepis*, биостратиграфия, поздний девон, фамен, филморфогенез

DOI: 10.31857/S0031031X23010105, **EDN:** FJVOMK

ВВЕДЕНИЕ

Более чем полуторавековая история изучения конодонтов, в т.ч. представителей позднедевонского рода *Palmatolepis* Ulrich et Bassler, открыла многие тайны возникновения и происхождения видов этого рода, что нашло отражение в многочисленных публикациях (Müller, 1956; Ziegler, 1962, 1969, 1971 и др.). По недавним подсчетам, в этом роде предложено свыше 200 видовых и подвидовых названий (Becker, Hartenfels, 2016), и их число продолжает увеличиваться. Неоднократные попытки выделения подродов не ссыкали множества сторонников, как и система мультиэлементных родов Е. Дзика (Dzik, 2006); видимо, разукрупнение этого рода еще впереди. Несомненным достижением явилась разработанная Й. Хелмсом во второй половине XX в. филморфогенетическая схема развития видов рода *Palmatolepis* в привязке к аммонитовой шкале (Helms, 1963), а в последующем — и к конодонтовой зональности. В этой схеме уже наметилось выделение ряда ветвей, которые Хелмс считал подродами, но они продолжают рассматриваться как группы близких друг к другу видов.

Последующий прогресс в изучении конодонтов был связан, в первую очередь, с установлением филогенетических связей в развитии рода *Pal-*

matolepis в фаменское время. Подробные результаты этих исследований освещены в монографии К. Цзы и В. Циглера (Ji, Ziegler, 1993) на основании обширной коллекции, полученной из разреза Лали (Lali) в Южном Китае. Этими исследователями впервые рассматривается происхождение и филогения группы *Pa. subperlobata* Branson et Mehl, 1934. Хотя виды этой группы относительно немногочисленны, они имеют существенное стратиграфическое значение, а *Pa. subperlobata* недавно предложено использовать в качестве маркера нижней границы фаменского яруса (Spaletta et al., 2017). Один из таксонов, входящих в состав этой группы, — это подвид *Pa. subperlobata tatarica* Ovnatanova et Gatovsky, 2020. Название и таксономический статус этого подвида вызывают разногласия, в связи с чем мы здесь попытаемся более обстоятельно рассмотреть его характеристику и место в общей филморфогенетической схеме группы *Pa. subperlobata*.

Виды рода *Palmatolepis* различаются на основании особенностей морфологии *Pa*-элементов. В статье при их характеристике использованы морфологические термины, объяснение которых дано ранее (Барсков и др., 1987; Ovnatanova, Kononova, 2008). В аппарат входят два симметричных *Pa*-элемента, правый и левый, не отличающиеся по форме и скульптуре друг от друга, что

упрощает анализ морфологии и сравнение таксонов этого рода.

ВИД *PALMATOLEPIS TATARICA*

Первым обратил внимание на формы, похожие на *Pa. subperlobata*, но отличающиеся пережимом внутренней лопасти, Хелмс (Helms, 1963). В его статье название *P. subperlobata* n. subsp. а появляется при описании филоморфогенеза рода *Palmatolepis* (Helms, 1963, с. 458); кратко приведены признаки, отличающие его от *Pa. subperlobata*. Затем название *P. (Pand.) subperlobata* n. subsp. а находим в подписи к филоморфогенетической схеме (Helms, 1963, с. 468) и в объяснениях к фототаблицам к форме *Palmatolepis (Pand.) subperlobata* subsp. а (Helms, 1963, с. 478, 480, 482). Таким образом, Хелмс не дал этому подвиду формального описания, рассматривая такие формы только как уклоняющиеся от основного морфотипа. Аналогичные “подвиды” с буквенными названиями он предложил выделять и у ряда других видов рода *Palmatolepis*, например, *Pa. (Panderolepis) serrata* n. subsp. а, считая их не заслуживающими статуса самостоятельного таксона.

Н.С. Овнатанова (1976), учитывая накопившийся за прошедшие годы материал, пришла к выводу о том, что такие формы заслуживают выделения в качестве самостоятельного подвида, и дала ему название *Pa. subperlobata helmsi* Ovnatanova, 1976, сделав его валидным. Это решение нашло поддержку среди части конодонтологов, и название *Pa. subperlobata helmsi* присутствует в ряде публикаций (Кононова, 1979; Наседкина, Плотникова, 1979; Барсков и др., 1987; Çapkinoğlu, 1997, 2005; Стрельченко, Кручек, 2013). Одновременно автоматически появился номинативный подвид *Pa. subperlobata subperlobata* Branson et Mehl, его упоминание можно найти в целом ряде работ (напр., Деулин, 2000; Плотицын и др., 2015), но многие продолжали считать выделение подвидов у этого вида нецелесообразным, ограничиваясь только видовым названием. Поэтому элементы *Pa. subperlobata helmsi* нередко фигурируют как принадлежащие *Pa. subperlobata* s.l. (Халымбаджа, Чернышева, 1978; Халымбаджа, 1981; Wang, 1989; Кузьмин, Мельникова, 1991; Ji, Ziegler, 1993; Metzger, 1994; Savage, Yudina, 1999).

Позднее, при изучении фаменных отложений Северо-Западного Таиланда, Н. Сэведж (Savage, 2013) выделил подвид *Pa. subperlobata lapoensis*, который отличается от номинативного подвида резко заостренной треугольной лопастью и заостренным задним концом; при этом, как и у *Pa. subperlobata subperlobata*, присутствует свободный лист и платформа практически гладкая (тонкошагреневая). Нами он рассматривается как самостоятельный вид.

В начале 2000-х гг. выяснилось, что, в соответствии со статьей 52.1 МКЗН (Международный..., 2000), название *Pa. subperlobata helmsi* должно считаться преокупированным, поскольку В. Циглером на год ранее был назван в честь Хелмса вид *Palmatolepis helmsi* Ziegler, 1962. Г. Клаппер с соавт. (Klapper et al., 2004) посчитали возможным использовать в качестве замещающего названия (повысив ранг подвида до вида) *Pa. lobicornis* Schülke, 1995. Этому предложению последовали, например, Г. Сильверию и др. (Silvério et al., 2021, с. 213), хотя у них в синонимике он фигурирует со старым названием *Pa. (Panderolepis) subperlobata* subsp. а.

В 2006 г. Е. Дзик (Dzik, 2006, с. 138) описал в составе аппаратного рода *Conditolepis* новый вид *C. linguiloba*, рассматриваемый им как синоним *Pa. superlobata helmsi*, но не как формальное замещающее название. В описании этого нового вида отсутствует синонимика, а для желающих ознакомиться с ней приведен перечень некоторых статей (Wolska, 1967; Wang, 1989; Ji, Ziegler, 1993; Metzger, 1994) без указания номеров таблиц и фотографий с изображением вида.

Таким образом, перечисленные выше действия не устранили омонимии названия *Pa. subperlobata helmsi*, поэтому Н.С. Овнатанова и Ю.А. Гатовский (2020) предложили для него новое название *Pa. subperlobata tatarica* Ovnatanova et Gatovsky, nom. nov. с сохранением его голотипа (Овнатанова, 1976, табл. IX, фиг. 7), что удовлетворяет требованиям МКЗН.

Род *Palmatolepis* Ulrich et Bassler, 1926

Palmatolepis tatarica Ovnatanova et Gatovsky, 2020

Palmatolepis (Panderolepis) subperlobata subspecies a: Helms, 1963, с. 458, 468, 478, 480, 482, Taf. 1, fig. 19; Taf. 2, figs. 23, 24; Taf. 3, fig. 10; text-fig. 2.17.

Palmatolepis subperlobata: Spasov, Filipović, 1966, pl. 3, figs. 1, 2; Glenister, Klapper, 1966, pl. 92, fig. 6 (только); Wolska, 1967, pl. 11, fig. 10 (только); Druce, 1976, pl. 63, fig. 3 a, b (только); Халымбаджа, Чернышева, 1978, с. 35, табл. 1, фиг. 21; Наседкина, Плотникова, 1979, табл. 3, фиг. 2; Халымбаджа, 1981, табл. 9, фиг. 11; Кузьмин, Мельникова, 1991, табл. 1, фиг. 19; Metzger, 1994, pl. 17, fig. 9 (только); Savage, Yudina, 1999, pl. 5, figs. 15, 16 (только).

Palmatolepis subperlobata subspecies a: Druce, 1976, с. 170, pl. 58, figs. 2 a—c; 5 a, b.

Palmatolepis subperlobata helmsi: Овнатанова, 1976, с. 113, табл. 9, фиг. 7 а, б; Овнатанова, 1979, pl. 1, figs. 29, 30 (только); Барсков и др., 1987, с. 29, табл. 4, фиг. 26 а, б; 28 и 30; Çapkinoğlu, 1997, pl. 3, fig. 25; Стрельченко, Кручек, 2013, табл. 1, фиг. 13.

Palmatolepis lobicornis: Klapper et al., 2004, fig. 7.30; Çapkinoğlu, 2005, табл. 4, фиг. 14, 17 (только); Бушнев и др., 2017, рис. 3, фиг. 23.

Palmatolepis linguiloba: Фортунатова и др., 2018, рис. 13, фиг. 6.

Palmatolepis subperlobata tatarica: Овнатанова, Гатовский, 2020, с. 111.

Г о л о т и п — ВНИГНИ, № 40/68, левый Ра-элемент; Татарстан, Приказанская площадь,

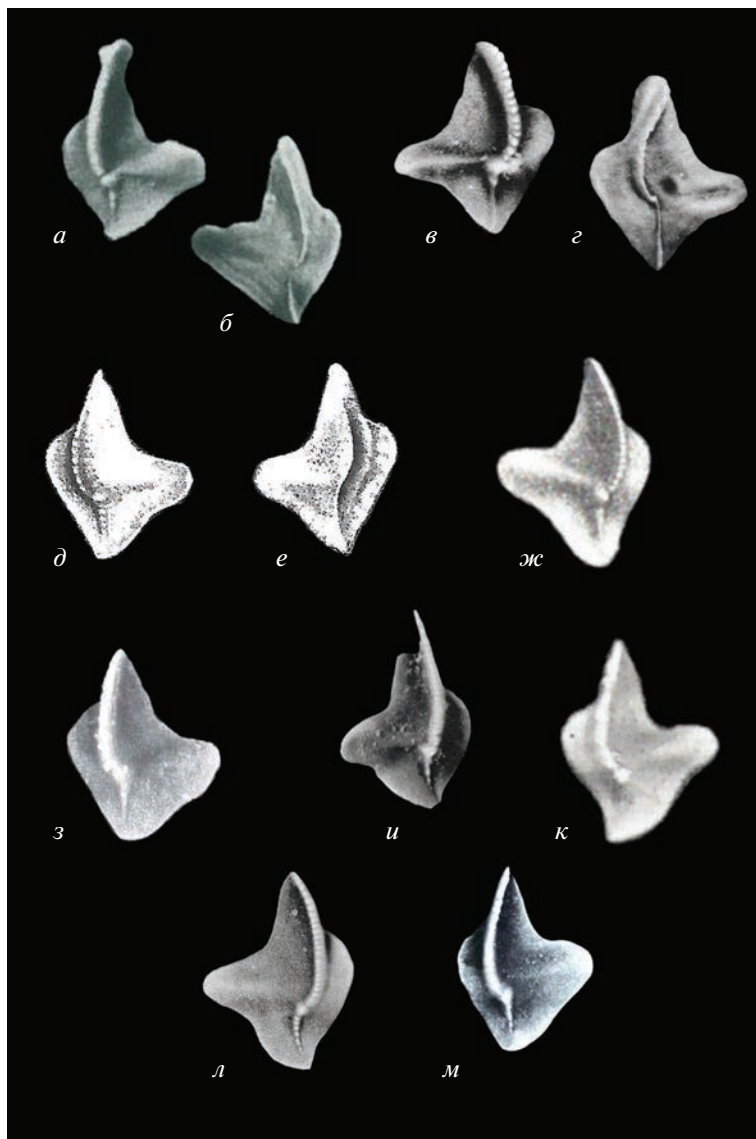


Рис. 1. Объем вида *Palmatolepis tatarica* Ovnatanova et Gatovsky, 2020 в понимании авторов статьи. На рисунке приведены изображения, заимствованные из работ разных авторов с использованными ими названиями: *а–г* – *Pa. subperlobata* subsp. *а* Helms, 1963: *а, б* – Helms, 1963, табл. 1, фиг. 19, табл. 3, фиг. 10: *а* – вид с оральной стороны; *б* – вид с абсоральной стороны; *в, г* – Druce, 1976, табл. 58, фиг. 2б, с: *в* – вид с оральной стороны, *г* – вид с абсоральной стороны; *д–з* – *Pa. subperlobata helmsi* Ovnatanova, 1976: *д, е* – Овнатанова, 1976, табл. 9, фиг. 7а, б (голотип): *д* – вид с оральной стороны, *е* – вид с абсоральной стороны; *ж* – Барсков и др., 1987, табл. 4, фиг. 30, вид с оральной стороны; *з* – Çarkinoğlu, 1997, табл. 3, фиг. 25, вид с оральной стороны; *и–л* – *Pa. subperlobata* Branson et Mehl, 1934: *и* – Glenister, Klapper, 1966, табл. 92, фиг. 6, вид с оральной стороны, *к* – Халымбаджа, 1981, табл. 9, фиг. 11, вид с оральной стороны; *л* – Metzger, 1994, табл. 17, фиг. 9, вид с оральной стороны; *м* – *Pa. lobicornis* Schülke, 1995: Klapper et al., 2004, рис. 7.30, вид с оральной стороны

скв. 116, инт. 1633.6–1630.1 м; фаменский ярус, нижнефаменский подъярус, зона *serpida*; рис. 1, *д, е* (Овнатанова, 1976, табл. 9, фиг. 7а, 7б).

О п и с а н и е (рис. 1, *а–м*; 2, *м*). Ра-элемент с относительно широкой, гладкой (тонкошагреневой) платформой треугольных очертаний. Передний край наружной стороны платформы приподнятый, выпуклый, имеет округлые очертания. Длинная округлая лопасть расположена на уровне

главного бугра и направлена вбок. Задний и передний синусы, оконтуривающие лопасть, неглубокие. Передний синус глубже заднего. Задний синус иногда чрезвычайно слабо выражен (рис. 1, *а, б*). Задний конец платформы заострен и приподнят. Свободный лист отсутствует. Осевого гребня зубчатый, сигмоидально изогнут, позади главного бугра выражен слабо. Края боковых сторон платформы подходят к осевому гребню на разных расстояниях.

Размеры голотипа в мм: $l = 0.7$ мм, $w = 0.5$ мм, где l — длина элемента, w — ширина элемента с учетом лопасти.

Изменчивость. Проявляется в вариациях длины лопасти от умеренной (рис. 1, *з, и, м*) до достаточно длинной (рис. 1, *а–ж, к*), а также в присутствии у некоторых экземпляров небольшого рудимента свободного листа. Меняется в процессе роста и задний конец платформы — от заостренного (рис. 1, *д, к*) до округлого (рис. 1, *ж, з, м*).

Сравнение. Сходен с *Pa. subperlobata* гладкой поверхностью платформы и четко выраженной лопастью, отличается относительно длинной, округлой лопастью и отсутствием свободного листа, тогда как у *Pa. subperlobata* свободный лист составляет $1/5–1/10$ длины платформы.

Распространение. Россия: Волго-Уральский регион, восточный склон Северного Урала, Тимано-Печорская провинция, зоны *serpida* — *Early marginifera*; Белоруссия, петриковский горизонт, зона *Late rhomboidea*; Германия, Босния: фаменские отложения, зона *Cheiloceras*, возможно *Platyclomenia*; Польша, Свентокшиские горы, разрез Яблони, зона *serpida*; Турция, формация Айинебуму, зона *serpida*; США, известняки Вест Рейндж и сланцы Пайлот в Неваде; Канада, формация Лонг Рапидс; Западная Австралия, формация Вирджин Хиллс.

СРАВНЕНИЕ ГОЛОТИПА *PA. TATARICA* С ГОЛОТИПАМИ *PA. LOBICORNIS* SCHÜLKE И *CONDITOLEPIS LINGUILOBA* DZIK

Голотип *Pa. tatarica* сходен с голотипом вида *Pa. lobicornis* Schülke треугольными очертаниями платформы, гладкой ее поверхностью, соединением боковых краев платформы с осевым гребнем на разных расстояниях, а также присутствием длинной лопасти. Различия выражаются в отсутствии свободного листа и рога у *Pa. tatarica*. Очертания лопасти волнистые, но без выпуклости (или рога).

Сходство голотипа *Pa. tatarica* с голотипом *Conditolepis linguiloba* Dzik проявляется в треугольных очертаниях платформы, ее гладкой поверхности, длинной округлой лопасти, отсутствии свободного листа, а также в соединении боковых сторон платформы со срединным гребнем на разных расстояниях. Основное различие проявляется в приподнятом, выпуклом, округлом очертании переднего края наружной стороны платформы у *Pa. tatarica* [этот признак был отмечен еще Хелмсом (Helms, 1963) как его утолщение в виде вздутия или выпуклости]. У голотипа *Co. linguiloba* этот признак (вздутие, выпуклость) не наблюдается; край передней части наружной стороны платформы пологий, плавно приближается к осевому гребню, не образуя выпуклости.

Различия выражаются также в разных соотношениях длины платформы к ее ширине (эта особенность становится очевидной, если мысленно убрать лопасть, искажающую эти параметры): у *Pa. tatarica* платформа относительно широкая (отношение длины платформы к ее ширине равно $2 : 1$), тогда как у *Co. linguiloba* платформа вытянута в длину (отношение длины к ширине составляет $3 : 1$). Положение лопасти у голотипа *Pa. tatarica* фиксируется на уровне главного бугра, тогда как у *Co. linguiloba* лопасть направлена к переднему концу платформы. Различия выражаются и в конфигурации переднего синуса, оконтуривающего лопасть: у *Pa. tatarica* передний синус неглубокий, пологий, тогда как у голотипа *Co. linguiloba* он глубокий. Задний конец платформы у голотипа *Pa. tatarica* слегка заострен и приподнят вверх; угол заостренности его равен 85° , тогда как у *Co. linguiloba* он составляет 60° .

Таким образом, *Pa. tatarica*, несмотря на достаточно заметное сходство с *Pa. lobicornis* и *Co. linguiloba*, является самостоятельной таксономической единицей.

СОСТАВ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ГРУППЫ *PALMATOLEPIS SUBPERLOBATA*

Вопросы филоморфогенеза *Pa. subperlobata* и связанных с ним родством других видов, как известно, обсуждаются в литературе, начиная с публикации Циглера (Ziegler, 1962), в которой анализировалась ветвь *Pa. subperlobata*—*Pa. glabra*, а также в первой филоморфогенетической схеме всего рода *Palmatolepis* (Helms, 1963), в которой принималось возникновение *Pa. subperlobata* s. str. от *Pa. triangularis* Sannemann, 1955, также показан подвид *Pa. (Pand.) subperlobata* n. subsp. а и его филогенетические связи.

Первая филогенетическая схема группы *Pa. subperlobata*, а также другие группы фаменских пальматолепид, рассматривались в монографии Цзы и Циглера (Ji, Ziegler, 1993) на основании коллекций, полученных при изучении разреза Лали (Lali) в Южном Китае. Позднее раннефаменские пальматолепиды, в т.ч. и группа *Pa. subperlobata*, анализировались И. Шюльке (Schülke, 1995), которым были выделены новые отнесенные к этой группе виды: *Pa. arcuata* Schülke и *Pa. lobicornis* Schülke.

В предлагаемую нами филоморфогенетическую схему группы *Pa. subperlobata* включены: *Pa. subperlobata* Branson et Mehl, 1934 и возникший от него вид *Pa. tatarica* Ovnatanova et GatoVsky, 2020 (= *Pa. subperlobata* helmsi Ovnatanova, 1976), *Pa. arcuata* Schülke, 1995, *Pa. lobicornis* Schülke, 1995, *Pa. wolskiae* Ovnatanova, 1969, *Pa. circularis* Szulczewski, 1971, *Pa. linguiloba* (Dzik, 2006),

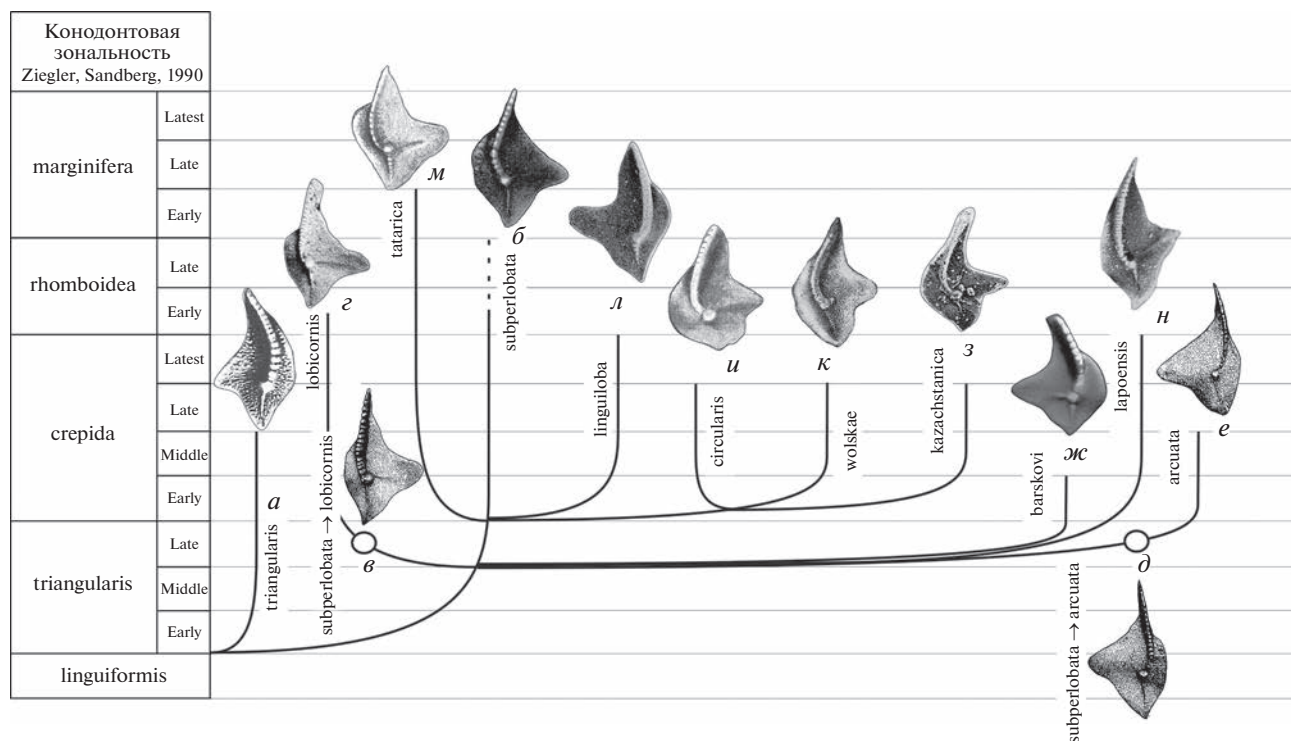


Рис. 2. Филоморфогенез группы *Palmatolepis subperlobata*: *a* — *Pa. triangularis*: Sannemann, 1955, табл. 24, фиг. 3 (голотип); *б* — *Pa. subperlobata*: Branson, Mehl, 1934, табл. 18, фиг. 11 (лектотип) (выбран: Ziegler, 1958, с. 64; изображение из: Over, 1997, табл. 10, фиг. 2); *в* — *Pa. subperlobata* Branson et Mehl, переходная форма к *Pa. lobicornis* Schülke (Schülke, 1995, рис. 26, фиг. 11); *г* — *Pa. lobicornis* Schülke: Schülke, 1995, рис. 26, фиг. 2 (голотип); *д* — *Pa. subperlobata* Branson et Mehl, переходная форма к *Pa. arcuata* Schülke (Schülke, 1995, рис. 26, фиг. 14); *е* — *Pa. arcuata* Schülke: Schülke, 1995, рис. 26, фиг. 5 (голотип); *ж* — *Pa. barskovi* Tagarieva et Artyushkova: Тагариева, Артюшкова, 2020, рис. 4, фиг. 1а (голотип); *з* — *Pa. kazachstanica* Kuzmin: Кузьмин, 1992, табл. 1, фиг. 4 (голотип); *и* — *Pa. circularis* Szulczewski: Szulczewski, 1971, табл. 15, фиг. 6а (голотип); *к* — *Pa. wolskae* Ovnatanova: Овнатанова, 1969, табл. 1, фиг. 6 (голотип); *л* — *Pa. linguiloba* (Dzik): Dzik, 2006, рис. 101 N (голотип); *м* — *Pa. tatarica* Ovnatanova et Gatovsky: Овнатанова, 1976, табл. 9, фиг. 7 (голотип); *н* — *Pa. lapoensis* Savage: Savage, 2013, фиг. 11.8 (голотип).

Pa. barskovi Tagarieva et Artyushkova, 2020, *Pa. kazachstanica* Kuzmin, 1992 (= *Pa. angulata* Johnston et Chatterton, 2001) и *Pa. lapoensis* Savage, 2013 (= *Pa. subperlobata lapoensis* Savage, 2013). Для облегчения восприятия морфологических особенностей нами приведены изображения голотипов всех видов этой группы (рис. 2), филогенетические связи которых рассматриваются в настоящей статье в привязке к конодонтовой зональности шкалы Циглера и Ч. Сандберга (Ziegler, Sandberg, 1990).

Вид *Pa. tenuipunctata* Sannemann, 1955, являющийся предковой формой для группы *Pa. glabra*, возможно, является самым поздним, терминальным членом группы *Pa. subperlobata*, так как у него чрезвычайно слабо выражена лопасть, но при этом сохраняется гладкая поверхность платформы — характерный признак этой группы. Авторы настоящей статьи разделяют мнение о родственной связи видов *Pa. tenuipunctata* и *Pa. glabra*, высказанное Циглером (Ziegler, 1962) и Хелмсом (Helms, 1963).

Родоначальник рассматриваемой группы, вид *Pa. subperlobata* (рис. 2, б), произошел от *Pa. triangularis* Sannemann (рис. 2, а) во время зоны Early triangularis, унаследовав от предка треугольные очертания платформы, хорошо выраженную лопасть и свободный лист. Существенным изменениям подверглась поверхность платформы за счет исчезновения бугорковой скульптуры, в результате чего она стала гладкой. В дальнейшем у большинства видов, произошедших от *Pa. subperlobata*, исчезает свободный лист.

Во время зоны Late triangularis от *Pa. subperlobata* возникает *Pa. arcuata* (рис. 2, е). Он связан с *Pa. subperlobata* предполагаемой переходной формой, изображенной Шюльке (Schülke, 1995, рис. 26, фиг. 14), она приведена здесь на рис. 2, д. У этой формы есть сходство с предком, выраженное в треугольных очертаниях платформы, гладкой поверхности, четко выраженной лопасти и наличии свободного листа. В процессе эволюционного перехода у *Pa. arcuata* происходило выпрямление переднего синуса и удлинение лопасти. Вид этот возник во время зоны Late triangu-

laris и завершил развитие в конце зоны Middle crepida (Schülke, 1995).

Во время зоны *triangularis* (возможно, *Late triangularis*, когда одновременно от *Pa. subperlobata* появляются *Pa. lobicornis*, *Pa. arcuata* и *Pa. barskovi*) возникает вид *Pa. lapoensis* (рис. 2, *н*), унаследовавший от предка треугольные очертания платформы, свободный лист и почти гладкую поверхность платформы. У него произошло углубление переднего синуса и выпрямление заднего синуса, а также изменились очертания лопасти — она стала заостренно-треугольной. Край передней части наружной стороны платформы становится близким к прямому, в отличие от предка, у которого эта часть платформы округлая. *Pa. lapoensis* распространен в зонах *triangularis* и *crepida* и до сих пор обнаружен только в Таиланде (Savage, 2013).

Вид *Pa. lobicornis* (рис. 2, *з*) произошел от *Pa. subperlobata* во время зоны *Late triangularis* и связан с предком переходной формой, которая сходна с *Pa. subperlobata* треугольными очертаниями платформы, гладкой поверхностью и хорошо выраженной лопастью, а также присутствием свободного листа и сигмоидально изогнутого осевого гребня, заканчивающегося вблизи заднего конца платформы. По-видимому, именно такая переходная форма приведена Шюльке на рисунке филогенетической схемы развития группы *Pa. subperlobata* (Schülke, 1995, рис. 26, фиг. 4). Она приведена нами здесь на рис. 2, *в*. У этой формы наблюдается небольшая извилистость края внутренней стороны платформы. В процессе развития вида *Pa. lobicornis* на переднем крае лопасти образуется утолщение в виде небольшого “рога” (рис. 2, *з*). Стратиграфическое распространение *Pa. lobicornis* охватывает зону *Late triangularis*—начало зоны *rhomboidea*.

От *Pa. subperlobata* во время зоны *Late triangularis* происходит *Pa. barskovi* (рис. 2, *ж*). От предка он унаследовал треугольные очертания платформы и ее гладкую поверхность, но исчез свободный лист. Отличительная особенность вида проявляется в высокой передней части осевого гребня, состоящей из узких заостренных зубцов, постепенно понижающихся и резко заканчивающихся до достижения ими главного бугра. Отличительная особенность *Pa. barskovi*, а именно — прерывистость осевого гребня, не была отмечена нами ранее у франских пальматолепид (Ovnatanova, Kononova, 2008), не зафиксирована она также и у фаменских видов. Это позволяет условно считать ветвь *Pa. barskovi* тупиковой. Подобная прерывистость осевого гребня изредка проявляется у некоторых других конодонтов, например, у *Polygnathus corpulentus* Gagiev et Kononova, у которого осевой гребень в средней части прерывается, становится едва заметным и в виде цепочки мелких

бугорков прослеживается вновь ближе к заднему концу платформы (Гагиев и др., 1987). Распространение *Palmatolepis barskovi* охватывает зоны *Late triangularis*—*Early crepida*.

В начале времени зоны *Early crepida* от *Pa. subperlobata* возникают *Pa. tatarica*, *Pa. wolskae* и, возможно, *Pa. linguiloba*. Вид *Pa. tatarica* (рис. 2, *м*) сохранил от предка гладкую поверхность платформы, ее треугольные очертания и сигмоидальный осевой гребень, но исчез свободный лист, углубился передний синус, и удлинилась лопасть. Передний край наружной стороны платформы стал приподнятым, выпуклым и округлым. Этот вид существовал в диапазоне зон *Early crepida*—*Early marginifera* включительно.

Вид *Pa. linguiloba* (рис. 2, *л*) унаследовал от *Pa. subperlobata* треугольные очертания платформы и ее гладкую поверхность, однако произошло сокращение длины свободного листа, вплоть до его полного исчезновения, удлинение лопасти и углубление переднего синуса (угол, образованный краями синуса, становится равным 90°). Нельзя исключить происхождение *Pa. linguiloba* и от *Pa. tatarica* за счет удлинения платформы, приведшего к исчезновению выпуклости и приподнятости переднего края наружной стороны платформы. Диапазон распространения вида охватывает зону *crepida*.

Вид *Pa. wolskae* (рис. 2, *к*) ответвился от *Pa. subperlobata* и сохранил гладкую поверхность платформы и небольшую лопасть, но абрис платформы стал неправильно-овальным, исчез свободный лист, передний и задний синусы стали более глубокими. Задний конец платформы приобрел языковидные очертания. Распространен в зонах *Early crepida*—*Late? crepida*.

Во время зоны *Early crepida* от *Pa. wolskae* возникает *Pa. circularis* (рис. 2, *и*), также с гладкой поверхностью платформы, небольшой лопастью и без свободного листа. Но у него платформа приобретает округлые очертания, сокращаются размеры лопасти, заостряется ее окончание. Лопасть очерчена относительно глубокими передним и задним синусами. Позади заднего синуса увеличивается степень выпуклости края платформы. Осевого гребень заканчивается, достигнув главного бугра, а задний гребень исчезает. Распространен в зонах *Early*—*Late*—*Latest? crepida*.

Во время зоны *Early crepida* от *Pa. wolskae* возникает и вид *Pa. kazakhstanica* (рис. 2, *з*). От предка он унаследовал гладкую поверхность платформы, языковидный контур заднего конца, отсутствие свободного листа. Однако произошло удлинение лопасти, углубление переднего и заднего синусов; края переднего синуса сходятся под углом 90°. Этот вид встречается в интервале зон *Early crepida*—*Late crepida*. К *Pa. kazakhstanica* можно отнести экземпляры, определенные под

различными названиями: *Pa. aff. circularis* (Sandberg, Ziegler, 1973, табл. 1, фиг. 1–12), *Pa. wolskae* [Klapper, Lane, 1985, рис. 15.1, 15.2?, 15.4, 15.5; Johnston, Chatterton, 1991, табл. 1, фиг. 22; Metzger, 1994, рис. 7.8, 7.9, 7.13 (только)]. Позднее Д. Джонстон и Б. Чаттертон описали аналогичные формы под новым названием *Palmatolepis angulata* из разрезов Канады (Johnston, Chatterton, 2001, с. 22, 23; табл. 5, фиг. 15–19; табл. 6, фиг. 4, 5), так как статья А.В. Кузьмина (1992) им была неизвестна. Авторы этого вида предполагали его возникновение от *Pa. wolskae* или форм близких к нему за счет удлинения лопасти. Вид *Pa. kazakhstanica* описан из фаменских отложений (зона *crepida*) Атасуйского рудного района в Центральном Казахстане (Кузьмин, 1992). В Канаде вид *Pa. angulata* известен из пачки Морро формации Пализер (Paliser), охватывающей верхнюю часть зоны Lower *crepida* и нижнюю часть зоны Upper *crepida* (Johnston, Chatterton, 2001, с. 23). В США *Pa. angulata* обнаружен в штате Невада в известняках Вест Рэндж в Бактрийских горах под названием *Pa. wolskae* (Metzger, 1994). Мы считаем, что все эти экземпляры должны быть отнесены к *Pa. kazakhstanica*, как опубликованному раньше, чем *Pa. angulata*, и, поэтому, имеющему приоритет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнение характеристик голотипов видов *Pa. tatarica* Ovnatanova et Gatovsky, 2020, *Pa. lobicornis* Schülke, 1995 и *Pa. linguiloba* (Dzik, 2006) позволило доказать, что вид *Pa. tatarica* является самостоятельной систематической единицей. Намечены филогенетические связи между видами группы *Pa. subperlobata*, куда входит и вид *Pa. tatarica* (рис. 2).

Состав группы *Pa. subperlobata* расширен: наряду с подвидом *Pa. subperlobata* subsp. а Helms, 1963 (= *Pa. tatarica*) и видами *Pa. wolskae* и *Pa. circularis*, ранее рассматриваемыми в составе этой группы (Ji, Ziegler, 1993), в группу *Pa. subperlobata* включены также виды *Pa. linguiloba*, *Pa. kazakhstanica* (= *Pa. angulata*), *Pa. arcuata*, *Pa. lobicornis*, *Pa. lapoensis*, наряду с *Pa. barskovi* Tagarieva et Artushkova, 2020, установленным недавно в фаменских отложениях Южного Урала (Тагариева, Артюшкова, 2020).

Авторы искренне благодарны А.С. Алексееву за конструктивную критику, ценные замечания и моральную поддержку. Неоценимую техническую помощь при подготовке настоящей рукописи к печати авторам оказали М.В. Васильева и А.К. Бернада.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барсков И.С., Алексеев А.С., Кононова Л.И., Мигдисова А.В. Определитель конодонтов верхнего девона и карбона. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. 144 с.
- Бушнев Д.А., Плотицын А.Н., Груздев Д.А., Бурдельная Н.С. Органическое вещество фаменских отложений южной части гряды Чернышева (разрез на р. Изьяель) // Нефтегазовая геология. Теория и практика. 2017. Т. 12. № 3. С. 1–17.
- Гагиев М.Х., Кононова Л.И., Пазухин В.Н. Конодонты // Фауна и биостратиграфия пограничных отложений девона и карбона Берчогур (Мугоджары). М.: Наука, 1987. С. 91–97.
- Деулин Ю.В. Конодонты верхнедевонских отложений севера Тимано-Печорской провинции и их стратиграфическое значение. Автореф. дисс. ... канд. геол.-мин. наук. Казань, 2000. 22 с.
- Кононова Л.И. Значение конодонтов для стратиграфии фаменских и турнейских отложений Урала // Конодонты Урала и их стратиграфическое значение. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 72–93.
- Кузьмин А.В. Использование конодонтов для расчленения фаменских отложений Атасуйского рудного района (Центральный Казахстан) // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1992. № 8. С. 30–40.
- Кузьмин А.В., Мельникова Л.И. Расчленение по конодонтам франских и нижнефаменских отложений южной части Хорейверской впадины (Тимано-Печорская провинция) // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1991. Т. 66. № 3. С. 62–72.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4-е. СПб.: ЗИН РАН, 2000. 221 с.
- Наседкина В.А., Плотникова Н.П. О верхнедевонских конодонтах на восточном склоне Северного Урала // Конодонты Урала и их стратиграфическое значение. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 52–68.
- Овнатанова Н.С. Новые верхнедевонские конодонты центральных районов Русской платформы и Тимана // Тр. ВНИГНИ. 1969. Вып. 93. С. 139–141.
- Овнатанова Н.С. Новые позднедевонские конодонты Русской платформы // Палеонтол. журн. 1976. № 2. С. 106–115.
- Овнатанова Н.С., Гатовский Ю.А. *Palmatolepis subperlobata tatarica* nom. nov. — новое подвидовое название для фаменского (верхний девон) подвида *Palmatolepis subperlobata helmsi* Ovnatanova, 1976 (Conodonta) // Палеонтол. журн. 2020. № 3. С. 111.
- Плотицын А.Н., Мизенс А.Г., Безносова Т.М. К стратиграфии пограничных фран-фаменских отложений р. Шарью (гряда Чернышева) // Вестн. Ин-та геол. Коми НЦ УрО РАН. 2015. № 11. С. 13–18.
- Стрельченко Т.В., Кручек С.А. Стратиграфия нижнефаменских отложений Припятского прогиба (Белоруссия) по конодонтам // Стратигр. Геол. корреляция. 2013. Т. 21. № 2. С. 22–42.
- Тагариева Р.Ч., Артюшкова О.В. Конодонтовая зональность нижнефаменских отложений карбонатных разрезов западного склона Южного Урала // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2020. Т. 95. № 2. С. 26–41.
- Фортулатова Н.К., Зайцева Е.Л., Кононова Л.И. и др. Литолого-фациальная и биостратиграфическая характеристика верхнедевонских отложений опорной скважины 1 Мелекесская (Мелекесская впадина, Волго-

- Уральская область) // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2018. Т. 93. № 5–6. С. 3–49.
- Халымбаджа В.Г. Конодонты верхнего девона востока Русской платформы, Южного Тимана, Полярного Урала и их стратиграфическое значение. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1981. 216 с.
- Халымбаджа В.Г., Чернышева Н.Г. Конодонты верхне-девонских отложений центральной части Волго-Уральской области и их стратиграфическое значение // Стратиграфия и палеонтология палеозоя востока Русской платформы. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1978. С. 3–42.
- Becker R.T., Hartenfels S. Species list of *Palmatolepis* // Subcommittee on Devonian Stratigraphy. Newsletter. 2016. № 31. P. 35–44.
- Branson E.B., Mehl M.G. Conodonts from the Grassy Creek Shale of Missouri // Missouri Univ. Studies. 1934. V. 8. № 3. P. 171–259.
- Çapkinoglu Ş. Conodont fauna and biostratigraphy of the Famennian of Büyükkada, İstanbul, Northwestern Turkey // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 1997. V. 35. № 2. P. 165–185.
- Çapkinoglu Ş. Upper Devonian (Upper Frasnian – Lower Famennian) conodont biostratigraphy of the Ayineburnu Formation (İstanbul Zone, NW Turkey) // Geol. Carpathica. 2005. V. 56. № 3. P. 223–236.
- Druce E.C. Conodont Biostratigraphy of the Upper Devonian reef complexes of the Canning Basin, western Australia // Bull. Austral. Bur. Miner. Res. Geol. Geophys. 1976. № 158. 303 p.
- Dzik J. The Famennian “Golgen age” of conodonts and ammonoids in the Polish part of the Variscan sea // Palaeontol. Pol. 2006. № 63. 359 p.
- Glenister B.F., Klapper G. Upper Devonian conodonts from the Canning Basin, western Australia // J. Paleontol. 1966. V. 40. № 4. P. 777–842.
- Helms J. Zur “Phylogenese” und Taxionomie von *Palmatolepis* (Conodontida, Oberdevon) // Geologie. 1963. Bd 12. № 4. S. 449–485.
- Ji Q., Ziegler W. The Lali section: An excellent reference section for Upper Devonian in South China // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 1993. № 157. 183 p.
- Johnston D.I., Chatterton B.D.E. Famennian conodont biostratigraphy of the Palliser Formation, Rocky Mountains, Alberta and British Columbia // Bull. Geol. Surv. Canada. 1991. № 417. P. 163–183.
- Johnston D.I., Chatterton B.D.E. Upper Devonian (Famennian) conodonts from the Palliser Formation and Wabamun Group, Alberta and British Columbia, Canada // Paleontogr. Canad. 2001. № 19. 154 p.
- Klapper G., Lane H.R. Upper Devonian (Frasnian) conodonts of the *Polygnathus* biofacies, N.W.T., Canada // J. Paleontol. 1985. V. 59. № 4. P. 904–951.
- Klapper G., Uyeno T.T., Armstrong D.K., Telford P.G. Conodonts of the Williams Island and Long Rapids Formations (Upper Devonian, Frasnian-Famennian) of the Onakawana B drillhole, Moose River Basin, Northern Ontario, with a revision of Lower Famennian species // J. Paleontol. 2004. V. 78. № 2. P. 371–387.
- Metzger R.A. Multielement reconstructions of *Palmatolepis* and *Polygnathus* (Upper Devonian, Famennian) from the Canning Basin, Australia, and Bactrian Mountain, Nevada // J. Paleontol. 1994. V. 68. № 3. P. 617–647.
- Müller K.J. Zur Kenntnis der Conodonten-Fauna des europäischen Devons, 1. Die Gattung *Palmatolepis* // Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges. 1956. № 494. 70 s.
- Over D.J. Conodont biostratigraphy of the Java Formation (Upper Devonian) and the Frasnian-Famennian boundary in western N.Y. State // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1997. № 321. P. 161–177.
- Ovnatanova N.S. Frasnian–Famennian conodonts of the Volgo-Ural Region // Serv. Geol. Belg. Prof. Pap. 1979. № 161. P. 62–70.
- Ovnatanova N.S., Kononova L.I. Frasnian conodonts from Eastern Russian Platform // Paleontol. J. 2008. V. 42. № 10. P. 997–1166.
- Sandberg C.A., Ziegler W. Refinement of standard Upper Devonian conodont zonation, based on sections in Nevada and West Germany // Geol. Palaeontol. 1973. V. 7. P. 97–122.
- Sannemann D. Beitrag zur Untergliederung des Oberdevons nach Conodonten // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 1955. Bd 100. № 8. S. 324–331.
- Savage N.M. Late Devonian conodonts from Northwestern Thailand. Eugene: Trinity Press, 2013. 48 p.
- Savage N.M., Yudina A.B. Late Devonian Syv'yu River Section, Timan Pechora basin, Northwestern Russia // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 1999. V. 37. № 2–3. P. 361–373.
- Schülke I. Evolutive Prozesse bei *Palmatolepis* in der frühen Famenne-Stufe (Conodonta, Ober-Devon) // Göttingen Arb. Geol. Paläontol. 1995. № 67. 108 s.
- Silvério G.G., Valenzuelo-Ríos J.I., Liao J. Upper Frasnian and lower Famennian (Upper Devonian) conodonts of the Compte section (Spanish Central Pyrenees) // Spanish J. Palaeontol. 2021. V. 36. № 2. P. 205–220.
- Spalettta C., Perri M.C., Over D.J., Corradini C. Famennian (Upper Devonian) conodont zonation: revised global standard // Bull. Geosci. 2017. V. 92. № 1. P. 31–57.
- Spasov H., Filipović I. The conodont fauna of the older and younger Palaeozoic in southeastern and northwestern Bosnia // Geol. Glasn. 1966. V. 11. P. 33–54 (In Bulgarian).
- Szulczewski M. Upper Devonian conodonts, stratigraphy and facial development in the Holy Cross Mts. // Acta Geol. Pol. 1971. V. 21. № 1. 129 p.
- Wang C.Y. Devonian conodonts of Guangxi // Mem. Nanjing Inst. Geol. Paleontol. 1989. V. 11. P. 51–96 (in Chinese).
- Wolska Z. Upper Devonian conodonts from the southwest region of the Holy Cross Mountains, Poland // Acta Paleontol. Pol. 1967. V. 12. № 4. P. 363–456.
- Ziegler W. Conodontenfeinstratigraphische Untersuchungen an der Grenze Middledevon/Oberdevon und in der Adorfstufe // Hess. L.-Amt. Bodenforsch. Notizbl. 1958. № 87. S. 7–77.
- Ziegler W. Taxionomie und Phylogenie Oberdevonischer Conodonten und ihre stratigraphische Bedeutung // Hess. L.-Amt. Bodenforsch. Abh. 1962. № 38. 166 S.
- Ziegler W. Eine neue Conodonten-Fauna aus dem höchsten Oberdevon // Forstsch. Geol. Rheinland Westfalen. 1969. № 17. S. 343–360.
- Ziegler W. Conodont Stratigraphy of the European Devonian // Mem. Geol. Soc. Amer. 1971. № 127. P. 227–284.
- Ziegler W., Sandberg C.A. The Late Devonian standard conodont zonation // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 1990. № 121. 115 p.

**The Species *Palmatolepis tatarica* Ovnatanova et Gatovsky, 2020:
History of Its Separation and Interpretation in the World Literature
on Conodonts of the Late Devonian**

N. S. Ovnatanova¹, L. I. Kononova²

¹*Research Geological Oil Institute, Moscow, 105118 Russia*

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

The article is devoted to a subspecies of *Pa. subperlobata*, the name of which changed for more than half a century from *Pa. subperlobata* subsp. a of Helms to the name *Pa. subperlobata helmsi* Ovnatanova, 1976 and subsequent renames associated, as it turned out later, with the preoccupation of the name *helmsi*. In the article, this subspecies is considered as an independent species and the similarities and differences of the holotype species *Pa. tatarica* Ovnatanova et Gatovsky, 2020 (= *Pa. subperlobata helmsi* Ovnatanova) with the holotypes of species recommended as replacement of the preoccupied name are discussed. The author's scheme of phylogenetic development of the *Pa. subperlobata* group is proposed.

Keywords: microfossils (conodonts), biostratigraphy, Late Devonian, Famennian, phylomorphogenesis

УДК 569.3.56.017.2

НОВЫЕ ДАННЫЕ О НЕОПЛЕЙСТОЦЕНОВОЙ ФАУНЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ РАЙОНА ПРИРОДНОГО ПАРКА “ЛЕНСКИЕ СТОЛБЫ” (БАССЕЙН СРЕДНЕЙ ЛЕНЫ, ЯКУТИЯ)

© 2023 г. Г. Г. Боевский^{a, b, *}, Е. Н. Машенко^{c, d, e}, И. В. Пономарев^f, Н. Г. Соломонов^g,
П. Р. Ноговицын^h, М. В. Щелчковаⁱ, А. Д. Степановⁱ, О. Б. Олейников^a

^aИнститут геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск, 677890 Россия

^bИнститут мерзлотоведения им. П.И. Мельникова СО РАН, Якутск, 677010 Россия

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

^dОтдел изучения мамонтовой фауны АН РС (Я), Якутск, 677007 Россия

^eЗарайская археологическая экспедиция Института Археология РАН, Москва, 117292 Россия

^fСеверо-Восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова, Якутск, 677000 Россия

^gИнститут биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, 677890 Россия

^hОйская средняя школа, пос. Немюгинцы, Хангаласский район, Якутия, 678012 Россия

ⁱИнститут археологии и этнографии СО РАН, Новосибирск, 630090 Россия

*e-mail: gboevskiy@mail.ru

Поступила в редакцию 01.07.2022 г.

После доработки 30.08.2022 г.

Принята к публикации 30.08.2022 г.

Приведены последние данные о новых находках млекопитающих мамонтовой фауны в бассейне Средней Лены (Якутия, природный парк “Ленские Столбы” и прилегающие районы). Составлен сводный список основных местонахождений мамонтовой фауны этого региона. Определено 11 видов крупных млекопитающих, среди которых впервые для данного региона установлено присутствие пещерного льва. Получена серия новых радиоуглеродных датировок, позволяющая констатировать, что захоронение остатков крупных млекопитающих неоплейстоцена происходило здесь во время каргинского интерстадиала (60 (55)–24 тыс. лет назад, MIS-3). Полученные датировки и видовой состав согласуются с данными о том, что каргинский интерстадиал был наиболее благоприятным для распространения мамонтовой фауны на территории Якутии. Результаты исследований показывают, что в позднем неоплейстоцене экологическая приуроченность *Ovis pivicola* отличалась от современной. Впервые отмечается распространение *Panthera spelaea* в районе среднего течения р. Лена.

Ключевые слова: поздний неоплейстоцен, стратиграфия, Средняя Лена, мамонтовая фауна, шерстистый мамонт, ленская лошадь, первобытный бизон, каргинский интерстадиал, MIS-3

DOI: 10.31857/S0031031X2301004X, EDN: FIXEDM

ВВЕДЕНИЕ

Результаты исследований мамонтовой фауны в Центральной Якутии до недавнего времени были весьма неполными, а радиоуглеродные датировки остатков ископаемых млекопитающих единичны (Боевский и др., 2016). Изучение мамонтовой фауны позднего неоплейстоцена предполагает комплексные исследования и серийное применение различных лабораторных анализов для определения условий среды и детализации природных процессов. Этот подход дает возможность подробных стратиграфических построений. Одним

из результатов проведенных исследований является установление состава мамонтовой фауны различных регионов северо-восточной части Евразии.

В данной работе проанализированы ранее опубликованные данные и приведены результаты изучения мамонтовой фауны из местонахождений среднего течения р. Лена, в т. ч. — информация о составе и распространении крупных млекопитающих мамонтовой фауны в Центральной Якутии и о встречаемости разных видов мамонтовой фауны в местонахождениях этого региона.

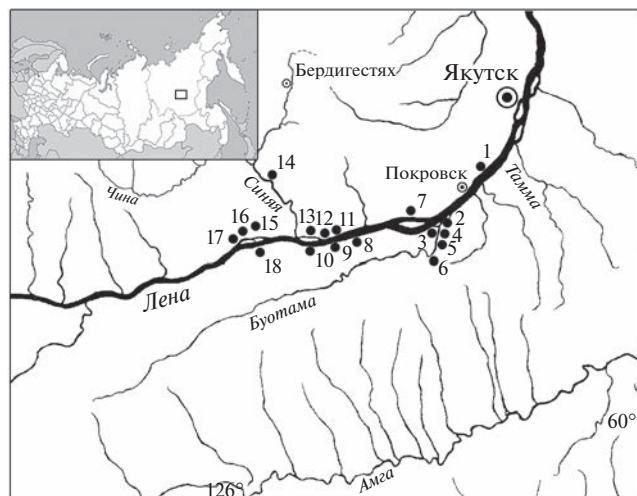


Рис. 1. Географическое положение местонахождений мамонтовой фауны в бассейне Средней Лены: 1 — карьер Куталаах, 2 — о-в Улахан Ары, 3–5 — устье р. Буотама, 6 — Куох Хайа, 7 — Часовня, 8 — Диринг-Юрях, 9 — Лабыя, 10 — Куранах, 11 — Батамайы, 12 — Хатынг, 13 — От-Юрях, 14 — среднее течение р. Синяя, 15 — Санга-Сайылык, 16 — Ой Муран, 17 — Ньюргунуу, 18 — Улахан Тарын.

ДАННЫЕ О ГЕОЛОГИЧЕСКОМ СТРОЕНИИ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБ ОСТАТКАХ КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Местонахождения неоплейстоценового возраста, рассмотренные в настоящей статье, расположены в районе среднего течения р. Лена. Они имеют различный генезис. Большинство из них сложено аллювиальными отложениями. По правому берегу вскрываются отложения следующих свит неоплейстоцена: бестяхской (тобольское время среднего неоплейстоцена) — представлены песками с галькой, мощность 1.0–7.5 м; огдокунской (самаровское время среднего неоплейстоцена) — представлены песками со щебнем, мощность до 10–19.5 м; мавринской (ширтинское время среднего неоплейстоцена — казанцевское время позднего неоплейстоцена) — отложения представлены песками мощностью 14.5–16.5 м; верхне-неоплейстоценовой дьолкуминской — отложения представлены песками мощностью 5–20 м, возраст которых, по данным радиоуглеродных определений, составляет 20–11 тыс. лет (Алексеев и др., 1990а; Камалетдинов, Минюк, 1991; Спектор и др., 2017; Правкин и др., 2018).

Неоплейстоценовые отложения, слагающие левый берег р. Лена, представлены аллювиальными фациями разновысотных террас реки и ее притоков: перекрытыми осадочными породами покровской свиты (вторая половина нижнего неоплейстоцена, лебедский горизонт — галечники с небольшим содержанием валунов, пески с гравием, мелкой галькой и суглинками); отложениями

II надпойменной аккумулятивной 18–22-метровой террасы (сергеляхской) (верхний неоплейстоцен, каргинский и сартанский горизонты — представлены галечниками, песками, суглинками, мощностью до 33 м) и отложениями I надпойменной аккумулятивной 8–12-метровой террасы (якутской): верхний неоплейстоцен, сартанский горизонт — нижний голоцен; они представлены базальными галечниками, перекрываемыми песками с прослоями супесей и суглинков, мощностью до 22 м (рис. 1) (Алексеев и др., 1990а; Камалетдинов, Минюк, 1991; Сергеев и др., 2014).

Новые и ранее опубликованные данные, проанализированные в данном исследовании, относятся к остаткам млекопитающих, обнаруженных на правом и левом бортах долины р. Лена в ее среднем течении. Местонахождения расположены в районе природного парка «Ленские Столбы» и прилегающих территорий (рис. 1).

На р. Буотама остатки млекопитающих мамонтовой фауны происходят из отложений дьолкуминской свиты сартанского времени и из покровных отложений лессово-ледового комплекса (едомная свита, муруктинский–сартанский горизонты), о чем говорят радиоуглеродные датировки каргинского времени. В районе устья р. Буотама были отмечены находки остатков бурого медведя *Ursus arctos* L., пещерного льва *Panthera spelaea* (Goldfuss, 1810), шерстистого мамонта *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799), шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1799, ленской лошади *Equus lenensis* Russanov, 1968, благородного оленя *Cervus elaphus* L., 1758, лося, близкого американскому *Alces* cf. *americanus* (Clinton, 1822), северного оленя *Rangifer tarandus* (L., 1758), степного бизона *Bison priscus* (Bojanus, 1827), снежного барана *Ovis nivicola* Eschscholtz, 1829 (Камалетдинов, Минюк, 1991; Боесков и др., 2016).

На Диринг-Юряхском обнажении, расположенном у устья одноименного ручья, вскрываются неоплейстоценовые отложения; в них были найдены остатки *E. lenensis*, *B. priscus*, *Alces* sp. (Алексеев и др., 1990а; Камалетдинов, Минюк, 1991).

На о-ве Улахан-Ары, расположенном на р. Лена близ устья р. Буотама, в 1980-х гг. сотрудники ИГ ЯФ СО АН СССР обнаружили остатки шерстистого мамонта, ленской лошади, благородного оленя, северного оленя, бизона и снежного барана (Боесков и др., 2016).

За 26 лет исследований были обнаружены местонахождения мамонтовой фауны в карьере Куталаах, в устье р. Буотама, на ручьях Часовня, Лабыя и Куранах, в местностях Батамайы, Куох Хайа, Санга-Сайылык, Хатынг, От-Юрях, Ой Муран, Ньюргунуу (рис. 1). Коллекция остатков крупных млекопитающих мамонтовой фауны

включает в себя более 700 образцов, хранящихся в настоящее время в музее Ойской средней школы и в геологическом музее ИГАБМ СО РАН (Боевских и др., 1998, 2011). В 2012 и в 2014 гг. в устье р. Буотама поиском и изучением остатков млекопитающих мамонтовой фауны занимались экспедиционные отряды АН РС (Я) и ИГАБМ СО РАН. Летом 2021 г. сотрудник ИГАБМ СО РАН О.Б. Олейников обнаружил скопление костных остатков крупных млекопитающих мамонтовой фауны в среднем течении р. Синяя. Всего им было собрано 28 костей, отнесенных к шести видам. В 2016 г. была опубликована предварительная статья о находках остатков мамонтовой фауны на Ленских Столбах и прилегающих территориях в 1995–2014 гг. (Боевских и др., 2016). Настоящая публикация дополнена обсуждением данных о находках 2015–2021 гг. на новых и на ранее известных местонахождениях мамонтовой фаунистического комплекса в этом районе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Во время экспедиционных работ 1995–2021 гг. авторами проводился сбор остатков млекопитающих мамонтовой фауны из типовых разрезов верхнеплейстоценовых аллювиальных отложений в бассейне Средней Лены (Куталаах, Куох Хая, Диринг-Юрях, Лабыйа, Куранах, Часовня, Хатынг, От-Юрях, среднее течение р. Синяя, Санга-Сайбылык, Ой Муран, Ньургунуу, Улахан Тарын), а также локальных скоплений неоплейстоценовых костных остатков аллювиального происхождения (о-в Улахан Ары, устье р. Буотама, Батамайы) (рис. 1, табл. 1).

Всего в 1995–2021 гг. собрано более 700 костей и костных фрагментов млекопитающих мамонтовой фауны. Для определения остеологического материала использовались различные определители и опубликованные данные по крупным представителям мамонтовой фауны, а также сравнительные остеологические коллекции рецензированных млекопитающих, имеющиеся в ИГАБМ СО РАН.

Авторами определены и исследованы костные остатки, собранные в устье р. Буотама и хранящиеся в музеях поселков Качикатты и Синск, Ойской средней школы (пос. Немюгинцы) и Октемского лицея (пос. Октемцы) (все — Хангаласский р-н Якутии).

Выбранные для датирования образцы остатков млекопитающих передавались в различные профильные лаборатории России и лаборатории иностранных научных центров для датирования радиоуглеродным методом (табл. 2).

Отложения, вмещающие остатки неоплейстоценовых млекопитающих на местонахождении р. Буотама, охарактеризованы с помощью палино-

логических данных, представленных А.И. Томской (Музей мамонта АН РС (Я)). Полученные ею данные представлены в данной работе (см. ниже).

В работе использованы подразделения плейстоцена, согласно постановлению Межведомственного стратиграфического комитета России (1998) (Постановление о квартере..., 1998). По Российской региональной шкале нижний неоплейстоцен установлен в пределах хронологического интервала 1.8–0.8 млн лет. Средний неоплейстоцен по этой шкале установлен в пределах 0.8–0.13 (0.12) млн лет, а верхний неоплейстоцен — 0.13 (0.12)–0.01 млн лет; начало голоцена — 0.01 млн лет.

Принятые сокращения: ИГАБМ СО РАН — Ин-т геологии алмаза и благородных металлов Сибирского отделения Российской академии наук (г. Якутск); ИГ ЯФСОАН — Ин-т геологии Якутского филиала Сибирского отделения академии наук СССР (г. Якутск); ЯГОМ — Якутский государственный объединенный музей истории и культуры народов севера им. Емельяна Ярославского (г. Якутск); АН РС (Я) — Академия наук Республики Саха (Якутия) (г. Якутск); КЗ СВФУ — кафедра зоологии Северо-Восточного федерального ун-та им. М.К. Аммосова (г. Якутск).

Аббревиатуры, используемые в учреждениях, в которых получены радиоуглеродные датировки: GrA — Университет г. Гронинген, Нидерланды; СОАН — Ин-т геологии и минералогии им. В.С. Соболева СО РАН, г. Новосибирск; ГИН — Геологический ин-т РАН, г. Москва; ОхА — Оксфордский университет, Великобритания; АА — Университет Аризоны, г. Тусон, США.

Исследования Г.Г. Боевских выполнены в рамках Государственного задания ИГАБМ СО РАН и при финансовой поддержке гранта РФ № 21-17-00054.

Авторы признательны директору Октемского лицея Семенову Ю.И. и преподавателю географии Кардашевской Н.Г., под чьим руководством школьниками Октемского лицея была собрана коллекция остатков млекопитающих мамонтовой фауны в устье р. Буотама, изученная авторами данной статьи.

Авторы благодарят местных жителей и учителей Хангаласского р-на Якутии: А.А. Филиппова, В.В. Кузьмину, П.С. Федотова, Е.К. Терентьева, старшего инспектора природного парка “Ленские Столбы” С.А. Герасимова — за информацию о находках остатков млекопитающих мамонтовой фауны, а также школьников, участников экспедиции “Эллэйада” разных лет — за помощь в поисках и в сборе остатков ископаемых животных.

Авторы признательны рецензентам за высказанные ими замечания, позволившие значительно улучшить данную публикацию.

Таблица 1. Остатки крупных млекопитающих мамонтовой фауны из верхнечетвертичных местонахождений басс. Средней Лены (природный парк “Ленские столбы” и прилегающие территории). Обозначение “+” – наличие вида в палеонтологических или археологических сборах, “–” – отсутствие вида

Отряд, вид	Карьер Куталаах	О-в Улахан Ары	р. Буотама		Часовня	Диринг Юрях	Лабыйа	Куранах	Батамайы	Хатынг	От-Юрях	Санта-Сайылык	Р. Синяя, среднее течение	Ой-Муран	Ньургунуу	Улахан Тарын
			Устье	Куох Хайа												
ХИЩНЫЕ																
Волк	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Canis lupus																
Бурый медведь	—	+	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Ursus arctos																
Пещерный лев	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Panthera spelaea																
ХОБОТНЫЕ																
Шерстистый мамонт	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Mammuthus																
primigenius																
НЕПАРНОКОПЫТНЫЕ																
Шерстистый носорог	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—
Coelodonta antiquitatis																
Ленская лошадь	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	—	+
Equus lenensis																
ПАРНОКОПЫТНЫЕ																
Благородный олень	—	+	+	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Cervus elaphus																
Лось, близкий американскому,	+	+	+	—	—	+	+	+	+	—	—	—	+	—	—	—
Alces cf. americanus																
Северный олень	—	+	+	—	+	+	+	+	—	+	—	—	+	+	+	—
Rangifer tarandus																
Первобытный бизон	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+	—	—	+	+	+	+
Bison priscus																
Снежный баран	—	+	+	—	—	+	+	+	+	+	—	+	—	—	—	—
Ovis nivicola																

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ

Куталаах – карьер в окрестностях с. Немюгинцы (рис. 1, 1). Основание разреза сложено песчано-галечными отложениями, по-видимому, покровской свиты второй половины нижнего неоплейстоцена. Выше расположены верхнечетвертичные лессовидные суглинки мощностью до 4–5 м, содержащие остатки представителей мамонтовой фауны. Найдены остатки пяти видов крупных млекопитающих: шерстистого мамонта, шерсти-

стого носорога, ленской лошади, лося и первобытного бизона (табл. 1).

О-в Улахан Ары (рис. 1, 2). Расположен напротив устья р. Буотама и по берегам протоки Качикатской. Сложен аллювиальными песчаными отложениями разного возраста, верхнечетвертичными и голоценовыми. На южном и юго-восточном берегах острова и в протоке Качикатской были найдены костные остатки млекопитающих мамонтовой фауны, выносимых из устья р. Буотама. Нами в результате многолетних поисковых работ здесь были обнаружены остатки де-

Таблица 2. Результаты радиоуглеродного датирования остатков млекопитающих мамонтовой фауны басс. Средней Лены (природный парк “Ленские столбы” и прилегающие территории). Приведены некалиброванные даты

Вид животного	Местонахождение	Материал	Абсолютный возраст по ^{14}C , лабораторный номер, источник
Пещерный лев <i>P. spelaea</i>	р. Буотама, 3 км от устья	Фрагмент черепа	$41\,540 \pm 355$ (GrA-62445)
Шерстистый мамонт <i>M. primigenius</i>	руч. Куранах	Фрагмент коренного зуба	$>40\,000$ (СОАН-7837)
Шерстистый носорог <i>C. antiquitatis</i>	руч. Лабыйа	Фрагмент черепа	$36\,200 \pm 330$ (СОАН-7838)
Ленская лошадь <i>E. lenensis</i>	р. Часовня	Фрагмент нижней челюсти	$9\,790 \pm 60$ (ГИН-14697)
Благородный олень <i>C. elaphus</i>	руч. Куранах	Фрагмент рога	$17\,400 \pm 200$ (ГИН-11024)
	руч. Куранах	Фрагмент рога	$35\,810 \pm 280$ (ГИН-14701)
	руч. Куранах	Фрагмент рога	$36\,470 \pm 280$ (OxA-18925) (Meiri et al., 2014)
	о-в Улахан Ары	Фрагмент рога	$>37\,600$ (AA-34500)
	о-в Улахан Ары	Фрагмент рога	$>37\,900$ (AA-34499)
	р. Буотама	Фрагмент рога	$29\,980 \pm 160$ (OxA-18920) (Meiri et al., 2014)
	руч. Диринг-Юрях	Фрагмент черепа	$30\,010 \pm 230$ (OxA-20921) (Meiri et al., 2014)
Плейстоценовый бизон <i>B. priscus</i>	о-в Улахан Ары	Фрагмент черепа	$31\,560 \pm 240$ (ГИН-14696)
Снежный баран <i>O. nivicola</i>	руч. Куранах	Фрагмент черепа	$>45\,000$ (GrA-38803)
	р. Эдэй, р. Санга-Сайылык	Фрагмент черепа	$>40\,000$ (ГИН-14409)
	р. Синяя, район устья	Фрагмент черепа	$20\,520 \pm 95$ (GrA-62466)

вяти видов крупных млекопитающих: бурого медведя, шерстистого мамонта, шерстистого носорога, ленской лошади, благородного оленя, лося, северного оленя, первобытного бизона и снежного барана (табл. 1). Значения радиоуглеродных дат, полученных по костным остаткам с о-ва Улахан Ары (табл. 2) колеблются от 31.3 до >37.6 тыс. лет, что свидетельствует о преимущественно каргинском времени накопления костеносного горизонта.

Устье р. Буотама (рис. 1, 3–5). Правый (высокий) берег р. Буотама сложен метаморфизированными карбонатными породами нижнего кембрия. Здесь имеются, по крайней мере, три местонахождения, обозначенных на рис. 1 как 3, 4 и 5. На Усть-Буотамском обнажении (рис. 1, 4) отложения мавринской свиты среднего неоплейстоцена перекрыты песками дьолкуминской свиты сартанского времени позднего неоплейстоцена (Галанин, Павлова, 2019). Недавно показано, что основная толща Усть-Буотамского обнажения (от 40 до 80 м) сложена не мавринской (МИС-7–МИС-5), а дьолкуминской свитой (МИС-2) (Га-

ланин, 2021). Тем не менее, датировки каргинского времени с местонахождения в устье р. Буотама (табл. 2) свидетельствуют о том, что в данном районе имеются отложения лессово-ледового комплекса (едомная свита), очевидно, локально подстилающие дьолкуминскую свиту. На левом берегу р. Буотама сформирована серия невысоких неоплейстоценовых террас, сложенных лессовидными суглинками, содержащими остатки млекопитающих мамонтовой фауны. В разрезах и на бечевнике устья реки обнаружены остатки 10 видов крупных млекопитающих мамонтовой фауны: бурого медведя, пещерного льва, шерстистого мамонта, шерстистого носорога, ленской лошади, благородного оленя, лося, северного оленя, первобытного бизона и снежного барана (табл. 1). Это одно из немногих местонахождений района, где обнаружены *U. arctos* (рис. 2, а) и часть черепа *P. spelaea* (рис. 2, б).

Остатки *M. primigenius* представлены зубами и фрагментами бивней. Бивень, принадлежность которого к самцу этого вида установлена по методике Н.К. Верещагина и А.Н. Тихонова (1986),



имеет полную длину по наружной кривизне 195 см и диаметр у выхода из альвеолы 12.5 см (рис. 2, в).

Два датированных радиоуглеродным методом образца с этого местонахождения отнесены к каргинскому интерстадиалу (табл. 2).

Местонахождение “Куох Хайа” (рис. 1, б) расположено на склоне возвышения левого берега р. Буотама, в 8 км выше устья. Преобладающим видом этого местонахождения является *M. primigenius*. В 1996 г. на этом месте были найдены несколько десятков костей мамонта, вытаявших из береговых отложений с глубины 4 м (Боескоров и др., 1998). Палинологический анализ отложений с Куох Хайа (глинистые отложения с включениями желтого суглинка на глубине 4 м, захоронение остатков скелета мамонта) был проведен А.И. Томской. Результаты анализа показали преобладание пыльцы древесных и кустарниковых растений (55.5%). Среди кустарниковых растений выявлено наличие березки тошей (12.1%), березы Миддендорфа (11%) и кедрового стланика (5%). Древесные растения представлены пыльцой сосны (9.4%), лиственницы (6%), ели (3.4%), березы белой (7.7%) и тополя. На втором месте по численности находится группа спор (30.8%), в которой преобладают споры зеленых мхов (15.2%), присутствуют споры (в порядке уменьшения их количества) папоротниковых, гроздовника, плауна северного, хвоща, плауна сплюсненного. Немногочисленная группа пыльцы травянистых растений (13.7%) относится, в основном, к осоковым (10.3%), а также включает в себя пыльцу подорожника и полыни.

Количественный и таксономический составы спорово-пыльцевого спектра свидетельствуют о развитии сосново-лиственничных лесов с примесью березы; на пойме существовали озера и болота.

Представленные данные о флоре местонахождения на р. Буотама позволяют сделать заключение о его каргинском возрасте (Боескоров и др., 1998).

Руч. Часовня (рис. 1, 7), левый приток р. Лена, в 45 км к юго-западу от г. Покровск. Местонахождение остатков млекопитающих позднего неоплейстоцена. Отложения, содержащие остатки млекопитающих мамонтовой фауны, маломощные (0.3–0.5 м), сложены покровными супесями

и суглинками. Эти отложения покрывают пятую надпойменную террасу (45–55 м) р. Лена, которую относят к среднему неоплейстоцену (Коржуев, 1977). В местонахождении представлены следующие виды млекопитающих мамонтовой фауны: волк, шерстистый мамонт, шерстистый носорог, ленская лошадь, благородный олень, северный олень, первобытный бизон (табл. 1).

Руч. Диринг-Юрях (рис. 1, 8), впадает в р. Лена на правом берегу в 140 км выше г. Якутск. На правом борту ручья в верхней части образуемого им разреза вскрываются средне- и верхнеоплейстоценовые отложения мавринской свиты (Алексеев и др., 1990а). Это — мелко-среднезернистые горизонтально-слоистые пески с редкими прослоями супесей. В них собраны остатки восьми видов крупных млекопитающих: *Mammuthus* sp., *C. antiquitatis*, *E. lenensis*, *A. cf. americanus*, *R. tarandus*, *B. priscus*, *O. nivicola* (Алексеев и др., 1990б) (табл. 2). Тем не менее, позднее из образцов, собранных в этих песках, с помощью метода термолюминисцентного анализа были получены датировки от 17 ± 4 до 13 ± 1 тыс. лет, соответствующие сартану (Waters et al., 1997). Датированные остатки благородного оленя с обнажения Диринг-Юрях имеют каргинский возраст (табл. 2). На данном обнажении представлены покровные отложения едомной свиты и каргинские аллювиально-озерные; и в тех, и в других имеются остатки мамонтовой фауны.

Руч. Лабыйя (рис. 1, 9), правый берег р. Лена, 220 км выше Якутска. Ручей прорезает в устьевой части карбонатные породы куторгинской свиты нижнего кембрия. По бортам ручья представлены рыхлые отложения верхнего неоплейстоцена, из которых происходят остатки восьми видов крупных млекопитающих: шерстистого мамонта, шерстистого носорога, ленской лошади, благородного оленя, лося, северного оленя, первобытного бизона и снежного барана (табл. 1). Основные сборы остатков млекопитающих проведены в разрезе устья ручья. Радиоуглеродная датировка фрагмента черепа *C. antiquitatis* указывает на каргинский возраст (табл. 2).

Руч. Куранах (рис. 1, 10), правый берег р. Лена, примерно 300 км выше Якутска. Местонахождение расположено примерно в 600 м вверх по течению от устья руч. Куранах, на левом берегу. Высота обнажения около 30 м. Верхнюю часть

Рис. 2. Некоторые новые находки остатков млекопитающих мамонтовой фауны из басс. Средней Лены: а — экз. музея Ойской средней школы, № 25, левая нижнечелюстная кость *Ursus arctos*, 2014 г.; б — экз. ЯГОМ, № 447, фрагмент черепа *Panthera spelaea*, 2014 г.; в — экз. музея Октемского лицея, № 1, правый бивень *Mammuthus primigenius*, 2016 г.; г — экз. музея Октемского лицея, № 2, нижняя челюсть *M. primigenius*, 2016 г.; все — устье р. Буотама; д — экз. КЗ СВФУ, № 36, правая плечевая кость *Coelodonta antiquitatis*; е — фрагмент левого рога *Cervus elaphus*, экз. КЗ СВФУ, № 37, взрослый самец; ж — фрагмент левого рога *C. elaphus*, экз. КЗ СВФУ, № 38, молодой самец; з — левая нижнечелюстная кость *Bison priscus*, экз. КЗ СВФУ, № 39, взрослая особь; и — правая нижнечелюстная кость *B. priscus*, экз. КЗ СВФУ, № 40, молодая особь; все — 2019 г., руч. Куранах; к — экз. КЗ СВФУ, № 41, левая бедренная кость *B. priscus* с погрызами хищника, 2016 г., устье р. Буотама; л — экз. ИГАБМ, № 7124, фрагмент черепа *Ovis nivicola*, 2006 г., руч. Куранах.

обнажения составляют лессовидные суглинки позднелепестового возраста мощностью до 26–27 м, в которых захоронены костные остатки млекопитающих мамонтовой фауны и остатки растений. В заложенном шурфе вскрываются отложения огдокунской и мавринской свит муруктинско-каргинского времени, и дьолкуминской свиты. Ниже располагаются пески с галькой бестяхской свиты. В образце, отобранном для спорово-пыльцевого анализа из лессовидных суглинков с глубины 15 м, преобладают споры (41.5%) разных видов зеленых мхов (14.3%), папоротниковых (11.7%), плаунка северного (9%), печеночные мхи и хвощ (5.2%). Пыльца травянистых растений (35.1%) большей частью принадлежит осоковым (20.8%) и сложноцветным (7.8%); присутствует пыльца злаковых, лилейных и полыни якутской. Еще меньшую часть спектра составляет пыльца древесных и кустарниковых растений (23.4%). Значительное содержание спор зеленых мхов, пыльцы осоковых и присутствие пыльцы лилейных свидетельствует о накоплении вмещающих их суглинков в относительно влажных и прохладных климатических условиях каргинского времени (Боесков и др., 1998).

Под обнажением руч. Куранах и непосредственно в лессовидных суглинках найдены остатки следующих видов: бурого медведя, шерстистого мамонта, шерстистого носорога, ленокской лошади, благородного оленя, лося, северного оленя, первобытного бизона и снежного барана (табл. 2). Датировки двух рогов благородного оленя из этого местонахождения – каргинского времени (табл. 2), датировки мамонта и снежного барана – за пределами для данного метода датирования и, предположительно, также каргинские (табл. 2). Одна датировка, полученная по образцу рога *C. elaphus* (табл. 2), соответствует сартанскому возрасту. На рис. 2 представлены находки остатков следующих видов из данного обнажения: *C. antiquitatis*, *C. elaphus*, *B. priscus*, *O. nivicola* (рис. 2, д–и, л).

На небольших верхнелепестовых обнажениях исследуемого региона собран материал по крупным млекопитающим мамонтовой фауны: устье р. Батамайы (рис. 1, 11); Хатынг (рис. 1, 12), окрестности с. Тиит-Ары; устье руч. От-Юрях (рис. 1, 13); среднее течение р. Синяя (рис. 1, 14), Санга-Сайылык, окрестности с. Эдэй (рис. 1, 15); устье руч. Ой-Муран (рис. 1, 16); устье руч. Ньургунуу (рис. 1, 17), устье руч. Улахан Тарын (рис. 1, 18) (табл. 1). Из местонахождения Санга-Сайылык датирован фрагмент черепа *O. nivicola*, получена “запредельная” дата: >40 тыс. лет; из устья р. Синяя сартанская датировка получена по фрагменту черепа того же вида (табл. 2). По образцам из остальных местонахождений пока не получены радиоуглеродные датировки, но, скорее всего, они будут относиться к

каргинско-сартанскому времени, т. к. по предварительному заключению, находки костей животных из данных местонахождений происходят из льдистых едомных отложений.

ОБСУЖДЕНИЕ

Данные о составе видов млекопитающих мамонтовой фауны местонахождений среднего течения р. Лена показывают присутствие 11 видов: *C. lupus*, *U. arctos*, *P. spelaea*, *M. primigenius*, *C. antiquitatis*, *E. lenensis*, *C. elaphus*, *Alces cf. americanus*, *R. tarandus*, *B. priscus*, *O. nivicola*. Во всех 14 местонахождениях количественно преобладают остатки шерстистого мамонта, затем следуют ленокская лошадь, носорог и бизон (табл. 1).

Установленный авторами список видов крупных млекопитающих не отражает полного биологического разнообразия мамонтовой фауны Якутии в позднем неоплейстоцене в целом (до 16 видов) (Боесков, Барышников, 2013). Отсутствуют *Vulpes lagopus* L., 1758, *Vulpes vulpes* L., 1758, *Gulo gulo* L., 1758, *Ovibos pallantis* (H. Smith, 1827) и *Saiga tatarica borealis* Tschersky, 1876. Остатки хищников, как и в других местонахождениях этого возраста, редки.

В среднем течении р. Лена имеются находки ископаемых остатков сайгака и овцебыка, но они находятся далеко за пределами природного парка “Ленские столбы”, выше или ниже по течению р. Лена (Боесков, 2003; Боесков и др., 2003; Спектор и др., 2017). Тем не менее, эти находки привязаны к широкой и пологой долине реки, по которой могли проходить пути перемещений этих видов. “Ленские столбы” и прилегающие территории могли посещаться сайгаком и овцебыком во время их расселений по долине р. Лена, и их остатки, скорее всего, будут здесь найдены в дальнейшем.

Находки в данном регионе остатков снежного барана показывают, что этот вид обитал в позднем неоплейстоцене по обе стороны р. Лена, причем, как во время каргинского интерстадиала (Боесков и др., 2011), так и во время сартанского оледенения (табл. 2). В настоящее время *O. nivicola* не встречается в районе среднего течения р. Лена, являясь типично горным видом (Ревин и др., 1988; Кривошапкин, Яковлев, 1999). Ископаемые находки снежного барана на приречных участках Центрально-Якутской равнины и Приленского плато, где отдельные возвышения достигают (и достигали в плейстоцене) лишь 200–300 м над уровнем моря, свидетельствуют о том, что этот вид в плейстоцене мог обитать на слабосхолмленной местности и даже на равнинах (Боесков, 2011). Скорее всего, с окончанием неоплейстоцена, данный вид изменил свою ланд-

шафтную привязку в силу изменения экологических условий в голоцене.

В 2014 г. близ устья р. Буотама впервые был обнаружен фрагмент черепа пещерного льва (рис. 2, б), что доказывает обитание этого хищника в бассейне Средней Лены. По-видимому, не случаен каргинский возраст этой находки (табл. 2), т.к. во время этого термохрона пещерный лев имел наиболее широкое распространение в Восточной Сибири (Боескоров, Барышников, 2013).

Радиоуглеродная датировка остатков ленокской лошади с р. Часовня, 9790 ± 60 лет (табл. 2), свидетельствует о том, что этот вид не вымер в Центральной Якутии в конце неоплейстоцена, а продолжал существовать здесь и в начале голоцена. До сих пор были свидетельства того, что *E. lenensis* обитала в голоцене только на крайнем севере Якутии (Лазарев, 2008; Boeskorov et al., 2014).

В 2011 г. на о-ве Улахан Ары найден фрагмент черепа первобытного бизона с роговым стержнем очень крупных размеров (длина по большой кривизне 655 мм, окружность основания 420 мм), один из наибольших, найденных на территории Якутии (Лазарев, 2008). По размерам рогового стержня этот экземпляр ближе к крупному бизону среднего неоплейстоцена *B. priscus crassicornis* Richardson, 1854, чем к бизону позднего неоплейстоцена *B. priscus occidentalis* Lucas, 1898. Вместе с тем, радиоуглеродная датировка этой находки указывает на то, что ее возраст соответствует каргинскому интерстадиалу позднего неоплейстоцена. Скорее всего, это свидетельствует о наиболее комфортных условиях обитания этого вида в каргинское время, что способствовало увеличению размеров тела.

По данным Томской, проанализировавшей спорово-пыльцевые спектры, формирование большей части костеносных горизонтов на местонахождениях Куранах и Куох Хая происходило в каргинское время (Боескоров и др., 1998). Значительная часть радиоуглеродных датировок костей животных со Средней Лены (о-в Улахан Ары, устье р. Буотама, ручьи Диринг-Юрях, Лабыйа и Куранах) — каргинские (41.5–30 тыс. лет) или, предположительно, каргинские (более 45, 40, 37.9, 37.6 тыс. лет). И только две даты относятся ко времени сартанского оледенения (20.5 и 17.5 тыс. лет) (табл. 2).

Установленный список видов в целом характеризует как местонахождения каргинского возраста (Лабыйа; по-видимому, Улахан Ары и Санга-Сайылык), так и местонахождения каргинско-сартанского возраста (устье Буотамы, Диринг-Юрях, Куранах). Следует отметить, что на территории Якутии практически одинаковый набор видов млекопитающих характеризует каргинский интерстадиал и сартанское оледенение (Лазарев, 2008; Боескоров, Барышников, 2013). Это соот-

ветствует взглядам А.В. Шера (1997) на то, что «межледниковую» растительность Северо-Восточной Сибири нельзя сравнивать с современной таежной формацией, т.к. она незначительно отличалась от тундростепной растительности холмных фаз позднего плейстоцена, представляя собой березовое редколесье с примесью лиственных, кустарники и травянистые ассоциации. Радиоуглеродные датировки местонахождений данного региона позволяют утверждать, что отложения каргинского возраста количественно преобладают над сартанскими (табл. 2).

Представленные данные показывают, что основной период накопления остатков неоплейстоценовых млекопитающих в районе Ленских Столбов приходится на период каргинского интерстадиала (60 (55)—24 тыс. лет назад). Тафономические условия, способствующие аккумуляции остатков млекопитающих в этом хронологическом интервале, точно не установлены. Предполагается, что одним из факторов могло быть протаивание мерзлоты и формирование термокарстовых ловушек, заболоченных участков или иных опасных для крупных животных зон (Верещагин, 1979; Лазарев, 2008). Вместе с тем, данные о геологическом строении большей части рассмотренных в данной работе местонахождений указывают на то, что многие из них имеют аллювиальный и, в ряде случаев, пролювиальный генезис, а также, частично, эоловый (отложения дьолкуминской свиты). Это может быть одной из причин представленности в этом районе одних видов млекопитающих мамонтовой фауны и отсутствия других.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для рассматриваемого региона впервые было установлено присутствие *P. spelaea*. По косвенным данным (наличию погрызов на бедренной кости бизона с устья р. Буотама) можно предполагать распространение здесь росوماхи *Gulo gulo* L., 1758. Доминирующим видом в структуре тафоценозов позднего неоплейстоцена этого региона был шерстистый мамонт, остатки которого представлены во всех изученных местонахождениях среднего течения р. Лена (табл. 1). Распространение других установленных здесь видов, скорее всего, указывает на определенные экологические и тафономические особенности данного района, благоприятствующие распространению здесь именно данных видов.

Практически во всех местонахождениях района многочисленны остатки шерстистого носорога, ленокской лошади, северного оленя и плейстоценового бизона — типичных широко распространенных в Палеарктике видов мамонтовой фауны. Следует отметить, что остатки шерстистого носорога в позднем неоплейстоцене наиболее широко представлены на плоскогорьях и в доли-

нах горных рек (Шер, 1976; Voeskorov, 2001). По-видимому, слабовсхолмленно-равнинный рельеф Приленского плато соответствовал экологическим потребностям этого вида.

Довольно частые находки остатков благородного оленя и лося, являющихся в настоящее время таежными видами, по-видимому, говорят о мозаике ландшафтов в позднем неоплейстоцене Средней Лены: фитоценозы открытых пространств (степи, луга) сочетались с разреженными группировками древесных растений с кустарниковыми сообществами. Именно мозаичностью ландшафтов с преобладанием травяных сообществ и разнотравья с участками кустарниковых тундр и лесов объясняется высокая продуктивность “мамонтовой степи” и наличие среди мамонтовой фауны животных с разными экологическими предпочтениями (Guthrie, 1982, 1990). С другой стороны, это также косвенно может свидетельствовать об экологической пластичности этих видов и об их распространении в голоцене в других экологических нишах.

Радиоуглеродные датировки остатков ископаемых животных каргинского возраста, полученные на ряде местонахождений Средней Лены, свидетельствуют о том, что отложения едомной свиты верхнего неоплейстоцена имеют более широкое распространение в данном регионе, чем предполагалось ранее (Алексеев и др., 1990а, б). Очевидно, эти отложения во многих местах подстилают широко распространенную здесь дьолкуминскую свиту. Датировки сартанского времени, полученные на обнажении Куранах и в низовьях р. Синяя, свидетельствуют о присутствии здесь дьолкуминских отложений. Таким образом, в данном регионе необходимо провести дальнейшие палеонтологические и стратиграфические исследования на местонахождениях мамонтовой фауны, которые дали бы возможность детализировать биостратиграфическое расчленение отложений верхнего неоплейстоцена.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев М.Н., Гриненко О.В., Камалетдинов В.А. и др. Неогеновые и четвертичные отложения Нижнеалданской впадины и Средней Лены (Центральная Якутия). Путеводитель геологической экскурсии. Якутск: Изд-во ЯНЦ СО АН СССР, 1990а. 44 с.
- Алексеев М.Н., Камалетдинов В.А., Зигерт Х. и др. Проблемы геологии палеолитического памятника Диринг-Юрях. Якутск: Изд-во ГКП ЯПГО, 1990б. 48 с.
- Боескоров Г.Г. К систематике и распространению баранов рода *Ovis* (Artiodactyla, Bovidae) в плейстоцене и голоцене Сибири и Дальнего Востока // Зоол. журн. 2001. Т. 80. № 2. С. 243–256.
- Боескоров Г.Г. Систематическое положение благородного оленя *Cervus elaphus* L. (Cervidae, Artiodactyla, Mammalia) из неоплейстоцена Северо-Восточной Азии // Палеонтол. журн. 2005. № 5. С. 73–84.
- Боескоров Г.Г., Барышников Г.Ф. Позднечетвертичные хищные млекопитающие Якутии. СПб.: Наука, 2013. 199 с.
- Боескоров Г.Г., Бурнашев Н.Н., Соломонов Н.Г. Находки остатков мамонтовой фауны на территории Национального парка “Ленские столбы” // Наука и образование. 1998. № 2. С. 95–97.
- Боескоров Г.Г., Егоров С.С., Тихонов В.Г. О распространении овцебыка на территории Якутии в плейстоцене и голоцене // Влияние климатических и экологических изменений на мерзлот. экосистемы. Тр. 2й междунар. конф. / Ред. Б.И. Иванов, Т.Х. Максимов. Якутск: ЯФ изд-ва СО РАН, 2003. С. 400–405.
- Боескоров Г.Г., Ноговицын П.Р., Мащенко Е.Н. и др. Новые данные о млекопитающих мамонтовой фауны бассейна Средней Лены (Якутия; природный парк “Ленские столбы” и прилегающие территории) // Докл. Акад. наук. Науки о Земле. 2016. Т. 469. № 2. С. 190–194.
- Боескоров Г.Г., Ноговицын П.Р., Тихонов А.Н., Соломонов Н.Г. Ископаемый снежный баран из Якутии // Докл. Акад. наук. 2011. Т. 439. № 5. С. 704–707.
- Верещагин Н.К. Почему вымерли мамонты. Л.: Наука, 1979. 127 с.
- Верещагин Н.К., Тихонов А.Н. Исследование бивней мамонтов // Тр. ЗИН АН СССР. 1986. Т. 149. С. 3–14.
- Галанин А.А. Позднечетвертичные песчаные покровы Центральной Якутии (Восточная Сибирь): строение, фациальный состав и палеоэкологическое значение // Криосфера Земли. 2021. Т. 25. № 1. С. 3–34. <https://doi.org/10.15372/KZ20210101>
- Галанин А.А., Павлова М.Р. Позднечетвертичные дюнные образования (дьолкуминская свита) Центральной Якутии (Часть 2) // Криосфера Земли. 2019. Т. 23. № 1. С. 3–16.
- Гриненко В.С., Камалетдинов В.А., Слостенов Ю.Л., Шербаков О.И. Геологическое строение Большого Якутска // Региональная геология Якутии: сб. научн. статей. Якутск: изд-во ЯГУ, 1995. 155 с.
- Камалетдинов В.А., Минюк П.С. Строение и характеристика отложений бестяхской террасы Средней Лены // Бюлл. комиссии по изуч. четверт. периода. 1991. № 60. С. 67–68.
- Коржуев С.С. Геоморфология речных долин и гидроэнергетическое строительство. М.: Наука, 1977. 176 с.
- Кривошапкин А.А., Яковлев Ф.Г. Снежный баран Верхоянья. Якутск: Сахаполиграфиздат, 1999. 134 с.
- Лазарев П.А. Крупные млекопитающие антропогена Якутии. Новосибирск: Наука, 2008. 160 с.
- Постановление о квартере (сокращенном названии четвертичной системы) и понижении возрастного уровня нижней границы // Постановление Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. 1998. Вып. 30. С. 19–20.
- Правкин С.А., Большинов Д.Ю., Поморцев О.А. и др. Рельеф, строение и возраст четвертичных отложений долины р. Лены в Якутской излучине // Вестн. СПб. ун-та. Науки о Земле. 2018. Т. 63. Вып. 2. С. 209–229. <https://doi.org/10.21638/11701/spbu07.2018.206>
- Ревин Ю.В., Сопин Л.В., Железнов Н.К. Снежный баран. Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 1988. 190 с.

Сергеенко А.И., Белолобский И.Н., Боескоров Г.Г. Корреляция разрезов плейстоцена в правобережье Средней Лены (Центральная Якутия) // Геология и минерально-сырьевые ресурсы Северо-Востока России: Матер. Всеросс. научно-практ. конф. Якутск: Изд-во СВФУ, 2014. С. 433–438.

Спектор В.В., Спектор В.Б., Боескоров Г.Г. и др. Перигляциальный аллювий Центрально-Якутской равнины по данным изучения опорного обнажения Песчаная гора // Вестн. Забайкал. гос. ун-та. 2017. Т. 23. № 5. С. 45–59.

Шер А.В. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена Крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки. М.: Наука, 1971. 310 с.

Шер А.В. Природная перестройка в Восточно-Сибирской Арктике на рубеже плейстоцена и голоцена и ее роль в вымирании млекопитающих и становлении современных экосистем (сообщ. 2) // Криосфера Земли. 1997. № 2. С. 3–11.

Boeskorov G.G. Woolly rhino (*Coelodonta antiquitatis*) distribution in Northeast Asia // *Deinsea*. 2001. № 8. P. 15–20.

Boeskorov G.G., Potapova O.R., Mashchenko E.N. et al. Preliminary analyses of the frozen mummies of mammoth (*Mammuthus primigenius*), bison (*Bison priscus*) and horse (*Equus* sp.) from the Yana-Indigirka Lowland, Yakutia, Russia // *Integrative Zool.* 2014. V. 9. № 4. P. 471–480.

Guthrie R.D. Mammals of the mammoth steppe as paleoenvironmental indicators // *Paleoecology of Beringia* / Eds. D.M. Hopkins, J.V. Matthews Jr., C.E. Schweger, S.B. Young. N.Y.: Acad. Press, 1982. P. 307–326.

Guthrie R.D. *Frozen Fauna of the Mammoth Steppe: The Story of Blue Babe*. Chicago: Univ. Chicago Press, 1990. 323 p.

Meiri M., Lister A.M., Collins M.J. et al. Faunal record identifies Bering isthmus conditions as constraint to end-Pleistocene migration to the New World // *Proc. Roy. Soc. B (Biol. Sci.)*. 2014. V. 281. № 1776. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2167>

Waters M., Forman S., Pierson G. Diring-Yuriakh: A lower paleolithic site in Central Siberia // *Science*. 1997. V. 275. P. 1281–1284.

New Data on the Neopleistocene Mammal Fauna from the Region of the Natural Park “Lenskie Stolby” (Middle Lena River Basin, Yakutia)

G. G. Boeskorov^{1, 2}, E. N. Maschenko^{2, 4, 5}, I. V. Ponomarev⁶, N. G. Solomonov⁷, P. R. Nogovitsyn⁸, M. V. Shchelchkova⁶, A. D. Stepanov⁹, O. B. Oleinikov¹

¹*Diamond and Precious Metals Geology Institute, Siberian Branch of RAS, Yakutsk, 677890 Russia*

²*Melnikov's Permafrost Institute Siberian Branch of RAS, Yakutsk, 677010 Russia*

³*Borissiak Paleontological Institute RAS, Moscow, 117647 Russia*

⁴*Department of Mammoth Fauna Studies, Academy of Sciences of the Republic of Sakha (Yakutia), Yakutsk, 677007 Russia*

⁵*Zaraisk Archaeological Expedition of the Institute of Archeology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117292 Russia*

⁶*M.K. Ammosov's North-Eastern Federal University, Yakutsk, 677000 Russia*

⁷*Institute of Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch of RAS, Yakutsk, 677890 Russia*

⁸*Oyskaya Secondary School, Nemyuginty village, Khangalassky district, Yakutia, 678012 Russia*

⁹*Institute of Archeology and Ethnography, Siberian Branch of RAS, Novosibirsk, 630090 Russia*

The data on new finds of the remains of Mammoth fauna mammals in the basin of Middle Lena River (Yakutia, the area of natural park “Lenskiye Stolby (Lena Pillars)” and adjacent territories) is represented in the article. Based on these data, the species composition of the mammoth fauna list of large mammalian species from this region was specified. 11 species of large mammals were identified, among which, for the first time for this region, the presence of a cave lion was established. A series of new radiocarbon datings allowing to note that mass burials of the Pleistocene mammalian remains were mainly formed in this region during the Karginian interstadial (60 (55)–24 thousand years ago, MIS-3). The obtained radiocarbon dates and species composition are consistent with the data that the Karginian interstadial was the most favorable for the distribution of the mammoth fauna in the territory of Yakutia. The results of the studies show that in the Late Pleistocene, the ecological preferences of *Ovis nivicola* differed from the modern ones. For the first time, the distribution of *Panthera spelaea* is revealed in the region of the middle reaches of the Lena River.

Keywords: Late Pleistocene, Holocene, stratigraphy, Middle Lena River, Mammoth fauna, woolly mammoth, Lena horse, Pleistocene bison, radiocarbon dating, Karginian interstadial, MIS-3

УДК 569.735.5:551.793(477.75)

ПЕРВАЯ НАХОДКА ОВЦЕБЫКА РОДА MEGALOVIS (ARTIODACTYLA, BOVIDAE) В НИЖНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ ПЕЩЕРЫ ТАВРИДА В КРЫМУ

© 2023 г. И. А. Вислобокова*

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

*e-mail: ivisl@paleo.ru

Поступила в редакцию 15.07.2022 г.

После доработки 30.08.2022 г.

Принята к публикации 30.08.2022 г.

На основе новых материалов установлено присутствие *Megalovis latifrons* Schaub, 1923 в раннеплейстоценовой фауне пещеры Таврида в Крыму, возраст которой, по данным биохронологии, составляет 1.8–1.5 млн лет. Дано описание фрагмента лобной кости с частью рогового стержня, неполных верхнечелюстной и нижнечелюстной костей, а также пястной и плюсневой костей. Редкие находки этого крупного ископаемого представителя *Ovibovini* были известны лишь из нижнего плейстоцена юга Западной и Центральной Европы. Мегаловисы обитали в Евразии во второй половине раннего и самом начале среднего плейстоцена. В России они найдены впервые. Находка в Крыму расширяет представления об эволюции, а также географическом и стратиграфическом распространении этого вида.

Ключевые слова: *Megalovis latifrons*, *Ovibovini*, ранний плейстоцен, Крым, пещера Таврида

DOI: 10.31857/S0031031X23010142, **EDN:** FKXZSO

ВВЕДЕНИЕ

Пещера Таврида у пос. Зуя к востоку от Симферополя — крупное местонахождение плейстоценовых позвоночных, открытое в 2018 г. при прокладке федеральной автотрассы “Таврида” (Лопатин и др., 2019). Среди материалов, полученных в 2021 г., присутствуют остатки ископаемого рода *Megalovis*. Они найдены в основном слое с фауной, возраст которой, по биостратиграфическим данным, — 1.8–1.5 млн лет. На территории России мегаловисы найдены впервые.

Род *Megalovis* Schaub, 1923 относится к подсемейству *Caprinae* Gill, 1872 семейства *Bovidae* Gray, 1821 и обычно включается в состав трибы *Ovibovini* Gray (овцебыков). Он отличается от всех других родов этой трибы очень крупными размерами, особенностями строения черепа, роговых стержней, зубов и костей конечностей. Этот род известен по очень редким находкам из плейстоцена Евразии в интервале примерно от 2.2 до 0.7 млн л. н.

В Европе род *Megalovis* представлен двумя видами: *M. latifrons* Schaub, 1923 и *M. balcanicus* Crégut-Bonnoure et Dimitrijević, 2006. Остатки *M. latifrons* найдены в трех местонахождениях: Сенез во Франции (Schaub, 1923, 1937, 1943) (типовое местонахождение), Эрпфингер Хёле в Германии

(Lehmann, 1957) и Фынтына луи Митилан в Румынии (Radulesco, Samson, 1962). *M. balcanicus* известен лишь из Трлицы в Черногории (Crégut-Bonnoure, Dimitrijević, 2006). Кроме того, остатки мегаловисов присутствуют в местонахождениях Болгарии (Сливница, Варшец и пещера Козарника) (Spasov, Crégut-Bonnoure, 1999; Spasov, 2005; Crégut-Bonnoure, 2007; Fernandez, Crégut, 2007) и Италии (Пирро Норд) (*Ovibovini*: De Giuli et al., 1986, 1990; Crégut-Bonnoure, 2002; Masini, Sala, 2007).

В Азии род *Megalovis* представлен тремя видами, найденными на территории Китая: *M. pive-teaui* Schaub, 1937, Нихэвань, Хэбэй (Schaub 1937; Tong et al., 2021, 2022), *M. wimani* Schaub, 1937, Ян-Шао-Цун (Loc. A), Сангкан-хо, Хэнань (Schaub, 1937), и *M. guangxiensis* Han, 1987, Лючен, Гуанси (Han, 1987). Остатки последнего присутствуют в ряде местонаждений Южного Китая (в основном, южнее р. Янцзы), часто вместе с *Gigantopithecus* (e.g., Dong et al., 2020; Dong, Bai, 2021).

Диагностика видов *M. latifrons* и *M. balcanicus* основывается на особенностях строения лобной кости и положения роговых стержней, а также на размерах и некоторых особенностях щечных зубов. Китайские виды различаются размерами и особенностями щечных зубов и пястных костей.

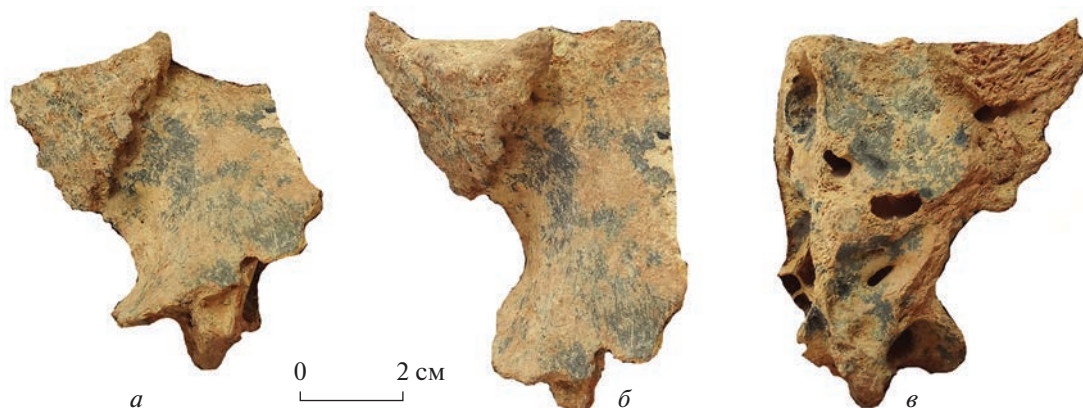


Рис. 1. *Megalovis latifrons* Schaub, 1923, экз. ПИН, № 5644/301, фрагмент лобной кости с частью основания рогового стержня: *а* — спереди, *б* — сверху, *в* — снизу; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

Сведения о морфологии *Megalovis* довольно скудны, и родственные связи не очень ясны. Находки остатков этих “гигантских овец” в Тавриде и результаты их изучения представляют большой интерес, так как позволяют получить новые данные для уточнения эволюции и распространения этого рода, а также расширяют представления о биоразнообразии раннеплейстоценовой фауны Тавриды и региона в целом.

Автор выражает благодарность А.В. Лаврову (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, ПИН), Д.О. Гимранову (Ин-т экологии растений и животных УрО РАН) и всем участникам раскопок за сбор материалов в 2021 г.; д-рам Л. Костеру (Музей естественной истории, г. Базель), и Вей Донгу (Ин-т палеонтологии позвоночных и палеоантропологии АН Китая, г. Пекин) за присланные фотографии образцов и статьи; а также проф. Н. Спасову (Национальный музей естественной истории, г. София) за полезную информацию о находках в Болгарии и проф. В. Димитриевич (Ун-т Белграда) о находках в Трлице в Черногории.

ОПИСАНИЕ И СРАВНЕНИЕ МАТЕРИАЛА

СЕМЕЙСТВО BOVIDAE GRAY, 1821

ПОДСЕМЕЙСТВО CAPRINAE GILL, 1872

Т р и б а *Ovibovini* Gray, 1872

Род *Megalovis* Schaub, 1923

Megalovis latifrons Schaub, 1923

Megalovis latifrons: Schaub, 1923, с. 292–295, рис. 5; 1937, с. 30; 1943, с. 281, 282, рис. 5–7; 1962, с. 262; Crégut-Bonnouire, Dimitrijević, 2006, с. 725; Crégut-Bonnouire, 2007, с. 80; Fernandez, Crégut, 2007, с. 432.

Antilope sp.: Schaub, 1923, с. 291; 1937, с. 28.

Голотип — Музей естественной истории, г. Базель, № NMB, Se 556, почти полный череп с основаниями роговых стержней, изображен в ра-

боте С. Шайба (Schaub, 1923, рис. 5); Франция, местонахождение Сенез; нижний плейстоцен (поздний виллафранк).

О п и с а н и е (рис. 1–3). Фрагмент лобной кости с частью основания рогового стержня экз. ПИН, № 5644/301 спереди обломан чуть позади орбиты, а сзади примерно на уровне середины основания рогового стержня (рис. 1). Лобная кость сильно пневматизирована. Лобная часть лобной кости плоская, четко отделена от наклоненной и вогнутой латеральной части. Основания рогов сравнительно слабо сдвинуты назад. Минимальное расстояние между небольшим сосудистым отверстием (2.5 мм) у аборального конца надглазничного желоба и основанием рога — около 34 мм. Сохранившая часть основания рогового стержня направлена в сторону и немного назад и вверх. Контакт рогового стержня с пеньком хорошо выражен. Он скошен относительно продольной оси черепа и, следовательно, расстояние между передними краями роговых стержней было больше, чем между их задними краями. Костная ткань основания рогового стержня с каналами для крупных сосудов. Довольно широкий лобный синус заходит в основание рогового стержня примерно на высоту 8 мм (рис. 1, *в*).

Фрагмент левой стороны лицевого отдела черепа экз. ПИН, № 5644/302 состоит из части верхнечелюстной кости с P^3-M^1 и альвеолами P^2 и небольшой части предчелюстной кости (рис. 2). В верхней части образца сохранился широкий желоб (шириной около 6 мм) подглазничного канала, ведущий в подглазничное отверстие, *foramen infraorbitale*, расположенное на уровне контакта P^3 и P^4 , как у голотипа *M. latifrons*. Ряд премоляров относительно длинный, его длина (от альвеолы P^2) — ~58.2 мм.

Премоляры P^3 и P^4 экз. ПИН, № 5644/302 лишь слегка затронуты стиранием. Коронки до-

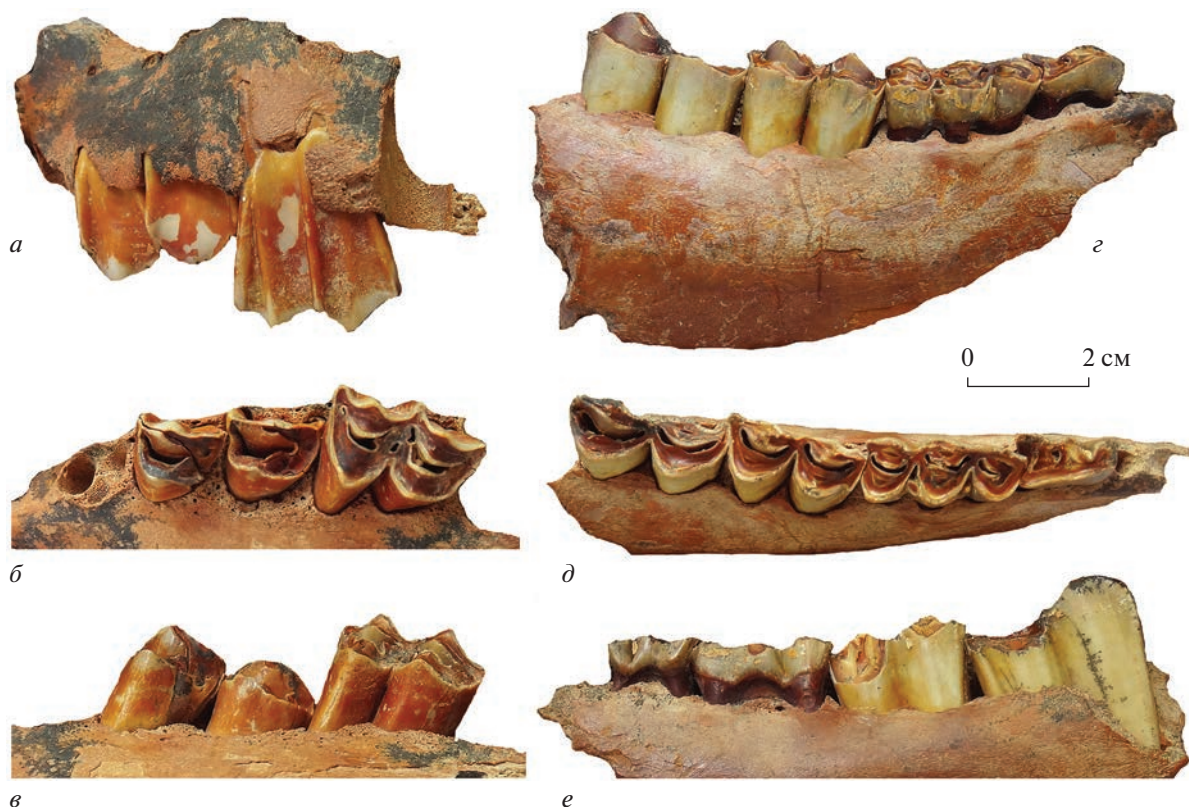


Рис. 2. *Megalovis latifrons* Schaub, 1923: а–в — экз. ПИН, № 5644/302, фрагмент правой верхнечелюстной кости с P^3-M^1 ; г–е — экз. ПИН, № 5644/303, фрагмент правой нижнечелюстной кости с dP_3-M_2 ; а, г — с буккальной, б, д — с окклюзиальной, в, е — с лингвальной сторон; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

вольно высокие (высота P^3 — 24.75 мм), немного отклонены назад. Они сужаются к основанию на буккальной стороне, и на поверхности окклюзии спереди немного шире, чем сзади. Передний край коронки P^3 слабовыпуклый, а на P^4 он более прямой. Коронка P^4 сильнее уплощена лингвально. На буккальной стороне коронок столбик паракона широкий (6–7 мм), на P^3 он слегка сдвинут кпереди, а на P^4 занимает срединное положение. Хорошо развитый парастиль (шириной до 4 мм) и более слабый метастиль (~1.6 мм) немного расширяются к основанию коронок. Нижние концы парастиля и столбика паракона слегка вздуты, сливаются в основании, выемка между ними узкая, V-образная. На лингвальной стороне протокон шире гипокон (сильнее выступает лингвально), их разделяет слабая вертикальная бороздка. В долинке присутствует медиальный гребень (*crista medialis*), отходящий от протокона и сильно отклоненный назад в направлении к метастилу. Размеры зубов даны в табл. 1.

Верхний моляр M^1 экз. ПИН, № 5644/302 слабо стерт. Его коронка сравнительно высокая (32.75 мм), индекс гипсодонтности равен 67%. Коронка сужается к основанию на буккальной

стороне и расширяется к основанию букколингвально. На поверхности окклюзии задняя половина коронки немного длиннее и заметно уже передней. Переднее лингвальное полулуние более угловатое по сравнению с задним. На буккальной стороне коронки хорошо развиты парастиль, мезостиль и метастиль; из них парастиль наиболее широкий (3.3 мм), а метастиль — наиболее слабый. Парастиль и мезостиль округлены, они чуть вздуты в основании. Столбик паракона прямой, развит сильнее, чем столбик метакона. На поверхности окклюзии парастиль и мезостиль выступающие, столбики паракона и метакона слегка угловатые. Парастиль, столбик паракона и мезостиль немного отогнуты вперед, как и у других представителей *Ovibovini*.

Тело нижней челюсти экз. ПИН, № 5644/304 заметно утолщено под молярами. Ряд премоляров длинный, его длина (от альвеолы dP_2) ~ 52.49 мм. Нижние моляры M_1 и M_2 с частично разрушенными стенками лингвальных полулуний. Коронки этих зубов сравнительно высокие, удлиненные, без эктостилида. Лингвальные стенки сравнительно плоские, с хорошо развитым парастилидом, более слабым энтостилидом, слабо выступающим

Таблица 1. Сравнение промеров щечных зубов видов рода *Megalovis*¹

Промеры (мм)	<i>M. latifrons</i>	<i>M. latifrons</i>	<i>M. balcanicus</i>	<i>M. piveteaui</i>	<i>M. wimani</i>	<i>M. guangxiensis</i>	
	Таврида	Сенез	Трлица	Нихэвань	Хэнань	Лючен	Куюкюе
P ³ L	17.16	16.6–17.2	16.6–17.2	20*	17*		
P ³ W	16.41		19.3				
P ⁴ L	17.31	15.8–16.7	16.0–17.8	21*	18*		
P ⁴ W		15.6–15.8	17.4–20.6				
M ¹ L	25.3	22.4–23.1	21.7–27.9	28*	27.5*	23.9–26.9	20.6+
M ¹ W	21.93	19.4	20.7–24.5			21.3–25.3	
dP ₃ L	14.97					20.6–24.3	22.3–24.8
dP ₃ W	8.92					11.4–12.6	9.9–11.4
dP ₄ L	25.98					33.5–35.0	34.1–35.8
dP ₄ W	11.03					14.6–14.8	14.8–15.9
M ₁ L	24.14	21.6–24.1	23.6–26.4	25		24.0–28.4 24*	21.1–31.1
M ₁ W	13.68	15.7–16.28	14.2			14.0–15.4 15.8*	13.9–20.4
M ₂ L	27.36	26.4–27.3	24.6–29.1	30		30.0–35.5 28*	24.9–35.8
M ₂ W	14.88	16.9	16.1–16.8			13.2–18.5 16.0*	16.1–20.2

¹ С использованием опубликованных данных (Schaub, 1923, 1937; Teilhard de Chardin, Piveteau, 1930; Han, 1987; Crégut-Bonpoure, Dimitrijević, 2006; Dong et al., 2020); * — голотипы.

метастилоидом и слабо вздутыми столбиками метаконида и энтокониды. Между метастилоидом и столбиком энтокониды лингвальная стенка коронки заметно углублена, имеет вид выемки с гранями. На поверхности окклюзии передние половины коронок немного короче и шире задних, лингвальные полулуния очень слабо угловатые.

Нижние молочные зубы dP₃ и dP₄ сильно стерты. Коронка dP₃ узкая спереди, сильно расширена кзади. Парастилид и параконид хорошо развиты. Метаконид скошен назад, отделен от параконида открытой, широкой, V-образной долиной и очень слабо выступает лингвально. На поверхности окклюзии задний край коронки вогнут. На dP₄ передняя доля зуба немного уже двух задних и чуть скошена по отношению к ним. Две задние доли зуба примерно равны по ширине и длине. На буккальной стороне коронки присутствуют два базальных столбика.

Пястная и плюсовая кости умеренно массивные (рис. 3). Медиальные части их диафизов значительно шире и толще латеральных частей. Ширина дистальных эпифизов превышает ширину проксимальных эпифизов. На пястной кости экз. ПИН, № 5644/304 проксимальный эпифиз немного поврежден сзади у латерального края. Проксимальная суставная поверхность округлен-

но-треугольного очертания. Ее более крупная медиальная фасетка для os trapezoideocapitatum с сильновыпуклым передним краем. Сзади между этой фасеткой и латеральной фасеткой для os hamatum (unciforme), лежит серповидный узкий желоб (шириной около 4 мм), с небольшим отверстием в средней части. На передней (дорсальной) поверхности пястной кости у проксимального конца хорошо развита шероховатость для лучевого разгибателя запястья, m. extensor carpi radialis, а на задней поверхности присутствуют медиальный и латеральный бугорки для сухожилий мышц-флексоров (e.g., m. flexor carpi radialis et m. flexor carpi ulnaris). Диафиз постепенно расширяется к дистальному эпифизу примерно с середины длины кости. Передняя поверхность диафиза округленная. Отверстие проксимального канала пястной кости, canalis metacarpi proximalis, крошечное. Дорсальный продольный желоб, sulcus longitudinalis dorsalis, на месте слияния третьей и четвертой пястных костей (mc III и mc IV) очень слабый. Он немного углубляется и расширяется (до 3–3.5 мм) около очень маленького отверстия дистального канала пястной кости, canalis metacarpi distalis, расположенного на значительной высоте от суставных блоков для сочленения с первыми фалангами III и IV пальцев. Задняя по-



Рис. 3. *Megalovis latifrons* Schaub, 1923: а–е – экз. ПИН, № 5644/304, правая пястная кость; д–з – экз. ПИН, № 5644/305, правая плюсневая кость; а, ж – спереди, б, з – сзади, в, д – сверху, г, е – снизу; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

верхность диафиза уплощенная, немного вогнутая в проксимальной части, где с боков хорошо выражены шероховатости для связок II и V пястных костей.

Переднезадний диаметр проксимального эпифиза плюсневой кости экз. ПИН, № 5644/305 превышает его ширину. Проксимальная суставная поверхность с передним краем, выступающим округленным углом вперед; медиальная и латеральная стороны суставной поверхности почти прямые, слабо расходящиеся, а задний край S-образно изогнут. Между передними (дорсальными) фасетками, медиальной для *os cuneiforme* II + III и латеральной для *os naviculocuboideum*, лежит маленькое сосудистое отверстие, а позади него более крупное отверстие, которое ведет в *canalis metatarsi proximalis*, открывающийся на плантарной поверхности у проксимального конца. Задняя (плантарная) латеральная фасетка для *os naviculocuboideum* длинная, немного смещена латерально и слабо наклонена. На передней поверхности кости *sulcus longitudinalis dorsalis* расширяется на уровне небольшого *canalis metatarsi distalis*, расположенного на значительной высоте от суставных блоков. Задняя поверхность диафи-

за в нижней части уплощена. На середине длины кости, переднезадний диаметр диафиза больше его ширины.

Размеры в мм, индексы в %. Экз. ПИН, № 5644/304, пястная кость, длина (L), поперечный диаметр (DT), переднезадний диаметр (DAP), проксимальный (prox), дистальный (dist), диафиз (diaph) в середине: L – 220.5; DTprox × DAPprox – 56.5 × 38.2; DTdist × DAPdist – 62 × 36; DTdiaph × DAPdiaph – 34.83 × 27.27; индекс уплощенности проксимального эпифиза (DAPprox/DTprox – 68; индекс массивности (DTdiaph/L) – 16; индекс ширины дистального эпифиза (DTdist/L) – 28.

Экз. ПИН, № 5644/305, плюсневая кость: L – 245.5; DTprox × DAPprox – 45.75 × 46; DTdist × DAPdist – 55.75 × 31.8; DTdiaph × DAPdiaph – 31.25 × 32.3; индекс массивности (DTdiaph/L) – 13; индекс ширины дистального эпифиза (DTdist/L) – 23.

Сравнение и замечания. По морфологии и размерам образцы из Тавриды соответствуют *M. latifrons* Schaub, 1923 из нижнего плейстоцена Сенез, Франция (2.2–1.5 млн л. н., ca. 2 млн л. н.; Delson et al., 2006), реперного место-

нахождения позневиллафранкской зоны MNQ18 (рис. 1–3, табл. 1). Особенности строения сохранившихся частей лобной и верхнечелюстной костей, а также положение основания рогового стержня идентичны таковым голотипа *M. latifrons* – Se 556, описанного Шaubом (1923).

По морфологии и размерам щечных зубов экз. ПИН, № 5644/302 также хорошо соответствует голотипу, и лишь длина верхнего ряда премоляров немного превосходит таковую голотипа (длина P^2 – P^4 = 52 мм; длина P_2 – P_4 = 51 мм; Schaub, 1923). Некоторые отличия P^3 , P^4 и M^1 экз. ПИН, № 5644/302 от аналогичных зубов голотипа (напр., присутствие *crista medialis* на P^3 и P^4) обусловлены разной степенью стирания щечных зубов у форм из Тавриды и Сенез (у последних они более стерты). Строение и размеры нижних моляров M_1 и M_2 экз. ПИН, № 5644/303 сходны с таковыми нижнечелюстной кости паратипа Se 401.

Пястная кость экз. ПИН, № 5644/303 из Тавриды по морфологии, а также ширине проксимального и дистального эпифизов, соответствует паратипу Se 1731 *M. latifrons* из Сенез и из близкого ему по возрасту местонахождения Фынтына луи Митилан, Румыния (DTprox: 56.5 и 56 мм; DTdist: 60 и 64 мм соответственно), но она немного длиннее и стройнее (рис. 4). Индекс DTdist/L пястной кости *M. latifrons* из Сенез – 30% (по Schaub, 1937), а из Фынтына луи Митилан – 33.3% (Radulesco, Samson, 1962, рис. 1, табл. 1).

От *M. balcanicus* Crégut-Bonnouire et Dimitrijević, 2006 из Трлицы, Черногория (MNQ18–20, 1.8–0.7 млн л. н.), *Megalovis* из Тавриды отличается более плоским лбом, более резким наклоном латеральной вогнутости между основанием рогового стержня и орбитой, меньшим расстоянием переднего края основания рога от орбиты, а также менее косым положением контакта между пеньком и роговым стержнем.

Голотип *M. balcanicus* – неполный череп TRL 88/66/1 с роговыми стержнями, без носовых костей и базальной части – хранится в Университете Белграда (Crégut-Bonnouire, Dimitrijević, 2006, табл. I, фиг. 1a–d). В. Дмитриевич сообщила мне, что он найден в слое 2 (Layer II) (конец раннего плейстоцена, MmQ3; Crégut-Bonnouire, Dimitrijević, 2006, табл. III, фиг. 1a–c; MNQ20, >0.7 млн л. н.; Fernandez, Crégut, 2007), который соответствует нашему слою 5 (начало среднего плейстоцена, MmQ3, MIS19) (Agadzhanyan et al., 2017; Vislobokova et al., 2020). Паратипы найдены и в нижележащих слоях. Возраст нижнего фаунистического горизонта TRL11–10 – 1.8–1.5 млн лет (Vislobokova et al., 2020). Диагноз *M. balcanicus* включает в себя особенности лобных костей между глазницами и роговыми стержнями, а также особенности положения основания рогового стержня, которые отличают его от голотипа

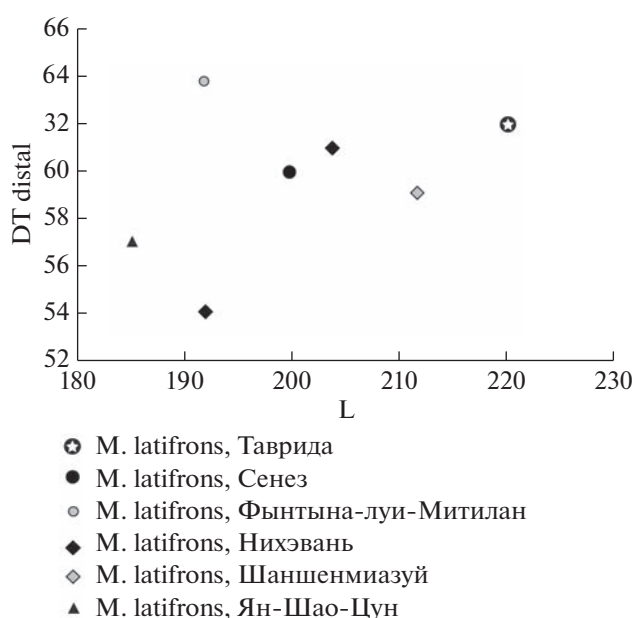


Рис. 4. Соотношение параметров пястных костей у овивовин рода *Megalovis* (с использованием данных: Teilhard de Chardin, Piveteau, 1930; Schaub, 1937; Radulesco, Samson, 1962; Tong et al., 2022).

M. latifrons. Эта часть черепа у обоих видов пневматизирована. Полное строение роговых стержней у *M. latifrons* остается неизвестным. Их более поздняя реставрация у голотипа (Schaub, 1932, 1943, рис. 5, 6), возможно, основанная на образце Se 1983 *Pliotragus*, не может использоваться для сравнительных анализов до новых находок, подтверждающих такое строение роговых стержней у этого вида (см. Spassov, Crégut-Bonnouire, 1999; Gentry, 2001; Crégut-Bonnouire, 2002).

У голотипа *M. latifrons* Se 556 лоб плоский, и верхние края орбит лежат в одной плоскости; основания роговых стержней, округлые в сечении, сильно наклонены в стороны и несколько назад (Schaub, 1923). А у голотипа *M. balcanicus* TRL 88/66/1 лоб выпуклый; основания роговых стержней, вытянутые в переднезаднем направлении и уплощенные, направлены в стороны и почти сразу отгибаются вперед. Они сильнее сдвинуты назад от заднего края орбит и больше скошены относительно сагиттальной плоскости черепа (передний край рога расположен гораздо латеральнее, чем его задняя сторона) (Crégut-Bonnouire, Dimitrijević, 2006). По этим признакам образец из Тавриды соответствует *M. latifrons* и отличается от *M. balcanicus*.

Megalovis из Тавриды отличается от *M. balcanicus* также по ряду признаков строения зубов, таких как: 1) присутствие вертикальной бороздки на лингвальной стенке P^3 и P^4 ; 2) отсутствие на M^1 базального столбика (есть на $M1$ / TRL 88/23/5); 3) отсутствие на нижних молярах буккального

цингулума между лингвальными полулуниями; 4) большая длина метастилида на нижних молярах (на зубах из Трлицы метастилид развит лишь в верхней половине коронки). Все эти признаки, по данным Э. Крегут-Боннур и В. Димитриевич, отличают *M. latifrons* от *M. balcanicus* (см. Crégut-Bonnoure, Dimitrijević, 2006).

Эти виды отличаются и по строению P_4 , которое отражает их разные эволюционные уровни. В процессе эволюции происходило сокращение длины и ширины второй доли зуба. У *M. latifrons* Se 401 вторая доля сравнительно длинная и шире передней доли. У *M. balcanicus* вторая доля уже передней доли, и она короче, чем у *M. latifrons* (см. Crégut-Bonnoure, Dimitrijević, 2006, табл. II, фиг. 14, 15).

Следует отметить, что до находки в Тавриде строение нижних молочных зубов у *M. latifrons* было неизвестно. У европейских *Megalovis* единственный dP_4 TRL 90/79/4 был описан из Трлицы (Crégut-Bonnoure, Dimitrijević, 2006, табл. II, фиг. 10b, c). Строение dP_4 экз. ПИН, № 5644/303 в целом сходно с таковым у *M. balcanicus*, но этот зуб стерт сильнее и его стили слабее. Особенности строения dP_3 на этом образце в целом согласуются с эволюционным уровнем P_3 и P_4 Se 401. По строению P_3 *M. latifrons* немного примитивнее, чем у *M. balcanicus*. Метаконид на P_3 у Se 401 и у TRL 01/22/7 скошен назад, но у первого, в отличие от второго, переднее крыло метаконида не сливается с параконидом. Нижний молочный dP_3 у *M. guangxiensis* из нижнего плейстоцена пещеры Куекуе (1.2–0.8 млн л. н.), Гуанси, имеет более прогрессивное строение, чем у формы из Тавриды; его коронка короче и спереди шире (см. Dong et al., 2020, рис. 2B, F).

Другие находки мегаловисов в Европе менее представительны. В Болгарии *M. aff. latifrons* идентифицирован в фауне Варшец по M^3 и двум M_2 (Spassov, 2005), *M. aff. balcanicus* – в фауне пещеры Козарника по единственному неполному M_3 (Fernandez, Crégut, 2007) и *Megalovis* sp. – по неполным нижним челюстям и костям конечностей из Сливницы (Spassov, Crégut-Bonnoure, 1999; *Megalovis aff. latifrons*: Spassov, 2005; Crégut-Bonnoure, 2007). По данным исследователей, *Megalovis* из Сливницы отличается от *M. latifrons* некоторыми признаками строения нижних моляров (в частности, более слабым лингвальным рельефом), но отражают ли эти отличия географическую изменчивость вида или в Сливнице представлен другой вид, пока не ясно (Spassov, Crégut-Bonnoure, 1999; Spassov, 2005; Crégut-Bonnoure, 2007). Кроме того, *Megalovis* присутствует в фауне Пирро Норд в Италии, где представлен кончиком рогового стержня, двумя верхними молярами (M^2 и M^3) и астргалом (*Ovibovini*: De Giuli et al., 1986,

табл. I, фиг. 3, 4; *Megalovis* sp.: Crégut-Bonnoure, 2002; Crégut-Bonnoure, Dimitrijević, 2006; Masini, Sala, 2007).

В конце раннего плейстоцена европейские и китайские виды *Megalovis* были значительно разобщены географически и палеозоогеографически и, скорее всего, представляли разные ветви эволюции рода. Многие особенности строения этих видов отражают общность происхождения и параллелизм в эволюции европейских и китайских ветвей. Хронологическое положение местонахождений и распространение видов рода *Megalovis* показаны на рис. 5.

Виды *M. piveteaui* Schaub, 1937 и *M. wimani* Schaub, 1937 из Северного Китая лишь немного отличаются от *M. latifrons* размерами зубов, а также длиной и массивностью пястных костей (Schaub, 1937).

Вид *M. piveteaui* выделен Шаубом по верхнечелюстной и пястной костям из местонахождения Санкан-хо классической фауны Нихэвань (2.2–1.7 млн л. н.; Tong et al., 2021). Они были описаны П. Тейяр де Шарденом и Ж. Пивто как “*Oviboviné* gen. indet.” и хранятся в Национальном музее естественной истории в Париже (Teilhard de Chardin, Piveteau, 1930, табл. XIII, фиг. 2, 4). К этой же форме был отнесен фрагмент основания правого рогового стержня, уплощенного ($DAP = 82$ mm, $DT = 55$ mm), направленного в сторону и загнутого вперед (Teilhard de Chardin, Piveteau, 1930, рис. 27), который также, возможно, принадлежал *M. piveteaui*. Лучевая и пястная кости этого вида недавно найдены в местонахождении Шаншен-миазуй бассейна Нихэвань (Tong et al., 2021, 2022).

Вид *M. wimani* представлен лишь двумя образцами в коллекции Университета Уппсалы: верхнечелюстной костью с P^2 – M^3 (голотип) и пястной костью из местонахождения Ян-Шао-Цун (Лос. А), Хэнань (Schaub, 1937, рис. 1, 2). Вид *M. guangxiensis* Han, 1987 выделен по неполным верхне- и нижнечелюстным костям и отдельным зубам из раннего плейстоцена Лючена (~2 млн л. н.), Гуанси; его голотип – нижнечелюстная кость с P_2 – M_3 V 58829.1 хранится в Ин-те палеонтологии позвоночных и палеоантропологии АН Китая (Han, 1987, табл. IX, фиг. 4). По присутствию хорошо развитых базальных столбиков на молярах этот вид отличается почти от всех представителей рода, в том числе и от *Megalovis* из Тавриды. Базальные столбики отмечены лишь на M_3 *M. aff. balcanicus* из пещеры Козарника (Fernandez, Crégut, 2007).

Пястная кость из Тавриды длиннее, чем у китайских видов. Индекс ее массивности (DT_{dist}/L) близок к таковым у *M. piveteaui* (28–30%, $n = 2$) из классической фауны Нихэвань и у *M. piveteaui* (28%) из фауны Шаншенмиазуй бассейна Нихэ-

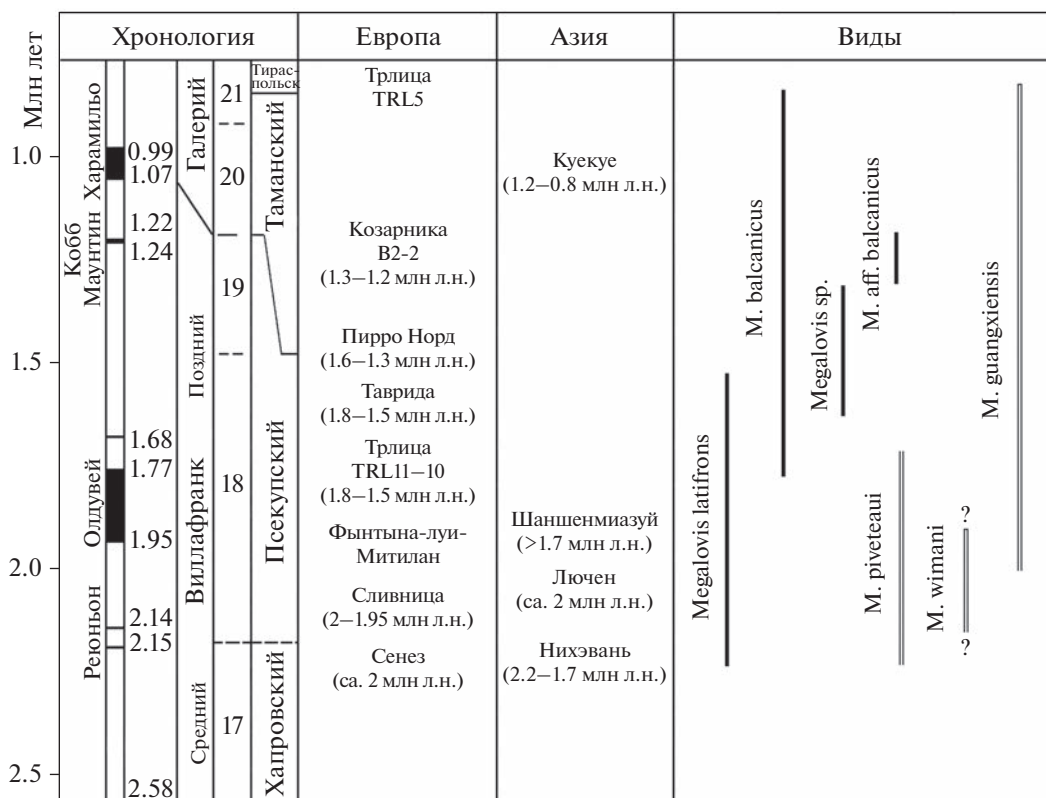


Рис. 5. Хронологическое положение местонахождений и распространение видов рода *Megalovis* (с использованием данных: Crégut-Bonnoure, 2005, 2007; Delson et al., 2006; Fernandez, Crégut, 2007; Spassov, 2016; Sardella et al., 2018; Dong et al., 2020; Tong et al., 2021, 2022).

вань (Teilhard de Chardin, Piveteau, 1930; Radulesco, Samson, 1962; Tong et al., 2022), и меньше, чем у *M. wimani* (са. 31%) из Ян-Шао-Цун (Лос. А), Хэнань (см. Schaub, 1937, рис. 2).

В фауне Тавриды *Megalovis latifrons* сосуществовал с другим представителем трибы *Ovibovini* — *Soergelia minor* Moyá-Sola, 1987, который встречался в интервале 1.8–1.2 млн л. н. (Вислобокова, 2022). Эти виды имеют определенное сходство, на что обращали внимание и другие исследователи, и предполагали, что первый мог быть предком второго (напр., Moyá-Solá, 1987; Crégut-Bonnoure, 2002). Новые данные о морфологии и распространении видов *M. latifrons* и *S. minor* позволяют считать, что это сходство говорит о близком родстве и, по-видимому, общности происхождения *Megalovis* и *Soergelia*. *M. latifrons* был крупнее и отличается от *S. minor* рядом морфологических признаков (как примитивных, так прогрессивных): 1) основания рогов у *M. latifrons* довольно сильно сдвинуты назад по сравнению с голотипом *S. minor* VM 85 SI M24-39 и экз. VM 84. P-5-23 из типового местонахождения Вента Мицена (MNQ20, 1.3 млн л. н., MmQ2; Moyá-Solá, 1987); 2) коронки верхних предкоренных P^3 и P^4 отклоняются назад (у *S. minor* не отклоняются); 3) зад-

ние половины коронок P^3 и P^4 сильнее удлинены, столбик паракона лежит ближе к переднему краю коронок; у *S. minor* столбик паракона на равном расстоянии от переднего и заднего краев коронки; 4) коронки P^3 и P^4 более уплощены лингвально, у *S. minor* их контур здесь более угловатый; 5) на буккальной стенке M^1 основания столбика паракона и парастили слиты и образуют узкую V-образную “выемку”; у *S. minor* эта “выемка” U-образная (у паратипа, Moyá-Solá, 1987, табл. 3С); 6) нижнечелюстная кость в области диастемы у паратипа Se 401 выше, и длина диастемы меньше длины M_1 – M_3 ; у *S. minor* она низкая и длинная, длина диастемы немного меньше длины P_2 – M_3 (см. Вислобокова, 2022, рис. 3); 7) четвертая (задняя) долька на P_3 и P_4 открывается на заднем краю коронки, у *S. minor* — у ее заднезвнутреннего угла; 8) столбик метастилида на M_2 и M_3 мощнее и длиннее (простирается до основания коронки), и между ним и энтоконидом стенка коронки сильнее углублена, с резкими гранями; у *S. minor* столбик метастилида короткий, углубление слабое и сглаженное, стенка коронки в целом более уплощена; 9) парастилид развит сильнее; 10) пястная кость длиннее (признаки 4, 8, 9 и 10 по Moyá-Solá, 1987 и нашим данным).

В процессе эволюции у овивовин метаподии становились массивнее. Индексы ширины дистального эпифиза пястной кости и массивности диафиза у *M. latifrons* близки к таковым у *S. minor* из Вента Мицены, 27–30% ($m = 28.54$) и 15–17% ($m = 15.75$, $n = 8$) (вычислены по: Moyá-Solá, 1987). У *S. elisabethae* Schaub, 1951 из среднего плейстоцена Зюссенборна эти индексы равны 29 и 19% (по: Schaub, 1951). Сравнительно небольшие величины этих индексов у *M. latifrons* из Тавриды могут говорить о довольно низком эволюционном уровне этой популяции. По размерам пястные и плюсневые кости у *M. latifrons* (в том числе из Тавриды) крупнее, чем у *S. minor* и *S. elisabethae*. Так, длина пястной кости у этих видов *Soergelia*, соответственно, равна 160.2–177.0 мм ($m = 168.46$, $n = 8$) и 180 мм (по данным Schaub, 1951; Moyá-Solá, 1987).

Общие размеры у европейских *Megalovis*, как и у *Soergelia*, возможно, увеличивались от более ранних раннеплейстоценовых популяций к более поздним. Связано ли это увеличение с индивидуальной изменчивостью, эволюцией автохтонных форм или, как у *Soergelia*, с разными дисперсионными волнами, покажут новые находки и дальнейшие исследования.

М а т е р и а л. Фрагмент лобной кости с частью основания рогового стержня, экз. ПИН, № 5644/301; фрагмент левой стороны лицевого отдела черепа с P^3-M^1 и альвеолами P^2 , экз. ПИН, № 5644/302; часть левой нижнечелюстной кости с dP_3-M_2 , экз. ПИН, № 5644/303; правая пястная кость, экз. ПИН, № 5644/304; правая плюсневая кость, экз. ПИН, № 5644/305; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование позволило установить присутствие еще одного вида *Ovibovini*, *Megalovis latifrons* Schaub, 1923, в раннеплейстоценовой фауне пещеры Таврида (1.8–1.5 млн л. н.), и получить дополнительные данные о морфологии этого вида (в частности, строении нижних молочных зубов и плюсневой кости). Крымские *M. latifrons*, по-видимому, были немного крупнее более ранних форм из Франции и Румынии. Находка *M. latifrons* в Крыму уточняет некоторые аспекты эволюции этого вида, а также его географическое и стратиграфическое распространение.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда, № 22-14-00214, <https://rscf.ru/project/22-14-00214/>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вислобокова И.А. О первой находке *Soergelia minor* (*Artiodactyla*, *Bovidae*) в нижнем плейстоцене пещеры Та-

врида в Крыму и истории рода *Soergelia* // Палеонтол. журн. 2022. № 3. С. 61–70.

Лопатин А.В., Вислобокова И.А., Лавров А.В. и др. Пещера Таврида — новое местонахождение раннеплейстоценовых позвоночных в Крыму // Докл. Акад. наук. 2019. Т. 485. № 3. С. 381–385.

Agadzhanian A.K., Vislobokova I.A., Shunkov M.V., Ulyanov V.A. Pleistocene mammal fauna of the Trlica locality, Montenegro // Fossil Imprint. 2017. V. 73. № 1–2. P. 93–114.

Crégut-Bonnoure E. Les Ovibovini et Caprini (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae, Caprinae) du Plio-Pléistocène d'Europe: systématique, évolution et biochronologie. Thèse Doct. d'Etat ès Sciences, Université de Lyon I, 2002. 386 p.

Crégut-Bonnoure E. Nouvelles données paléogéographiques et chronologiques sur les Caprinae (Mammalia, Bovidae) du Pléistocène moyen et supérieur d'Europe // Munibe Antropol. Arkeol. 2005. V. 57. P. 205–219.

Crégut-Bonnoure E. Apport des Caprinae et Antilopinae (Mammalia, Bovidae) à la biostratigraphie du Pliocène terminal et du Pléistocène d'Europe // Quaternaire. 2007. V. 18. № 1. P. 73–97.

Crégut-Bonnoure E., Dimitrijević V. *Megalovis balcanicus* sp. nov. and *Soergelia intermedia* sp. nov. (Mammalia, Bovidae, Caprinae), new Ovibovini from the Early Pleistocene of Europe // Rev. Paléobiol. 2006. V. 25. № 2. P. 723–773.

De Giuli C., Masini F., Torre D. The latest Villafranchian faunas in Italy: the Pirro Nord Fauna (Apricena, Gargano) // Palaeontogr. Ital. 1986. V. 74. P. 56–62.

De Giuli C., Masini F., Torre D. The latest Villafranchian faunas in Italy: the Pirro Nord local fauna (Apricena, Gargano) // Quartärpaläontologie. 1990. Bd 8. P. 29–34.

Delson E., Faure M., Gueren C. Franco-American renewed research at the Late Villafranchian locality of Senèze (Haute Loire), France // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 2006. Bd 256. P. 275–290.

Dong W., Bai W.P. *Artiodactyla* assemblages associated with *Gigantopithecus blacki* in China // Acta Anthropol. Sin. 2021. V. 40. № 3. P. 490–502.

Dong W., Wang Y., Bai W.P. et al. Late Early Pleistocene *Artiodactyls* associated with *Gigantopithecus* from Queque Cave, Chongzuo, Guangxi, South China // Acta Anthropol. Sin. 2020. V. 39. P. 71–83.

Fernandez P., Crégut E. Les Caprinae (Rupicaprini, Ovibovini, Ovini et Caprini) de la séquence Pléistocène de Kozarnika (Bulgarie du Nord): morphométrie, biochronologie et implications phylogéniques // Rev. Paléobiol. 2007. V. 26. № 2. P. 425–503.

Gentry A.W. An ovibovine (Mammalia, Bovidae) from the Neogene of Stratzing, Austria // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 2001. Bd 102A. P. 189–199.

Han D. *Artiodactyla* fossils from the Giant Ape Cave in Licheng, Guangxi // Mem. Inst. Vertebr. Palaeontol. Palaeoanthropol. Acad. Sin. 1987. № 18. P. 135–208.

Lehmann U. Weitere Fossilfunde aus dem ältesten Pleistozän der Erpfinger Höhle (Schwäbische Alb) // Mitt. Geol. Staatinst. Hamburg. 1957. Bd 26. S. 60–99.

Masini F., Sala B. Large- and small-mammal distribution patterns and chronostratigraphic boundaries from the Late Pliocene to the Middle Pleistocene of the Italian peninsula // Quatern. Intern. 2007. V. 160. P. 43–56.

- Moyá-Solá S.* Los bovidos (Artiodactyla, Mammalia) del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, Granada, España) // *Paleontol. Evol.* 1987. № 1. P. 181–236.
- Radulesco C., Samson P.* Sur la présence de *Megalovis latifrons* dans le Villafranchien d'Olténie (Roumanie) // *Vertebr. Palasiat.* 1962. V. 6. № 3. P. 262–269.
- Radulesco C., Samson P.* Biochronology and evolution of the Early Pliocene to the Early Pleistocene mammalian faunas of Roumania // *Boll. Soc. Paleontol. Ital.* 2001. V. 40. P. 285–291.
- Sardella R., Bellucci L., Bona F. et al.* Before and after the earliest Homo dispersal in Europe: Evidence from the Early Pleistocene sites of the Italian Peninsula // *C. R. Palevol.* 2018. V. 17. № 4–5. P. 287–295.
- Schaub S.* Neue und wenig bekannte Cavicornier von Senèze // *Ecl. Geol. Helv.* 1923. Bd 18. S. 281–295.
- Schaub S.* Die Ruminantier des ungarischen Praeglacialis // *Ecl. Geol. Helv.* 1932. Bd 25. S. 319–335.
- Schaub S.* Ein neuer Cavicornier aus dem Oberpliocen von Honan // *Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala.* 1937. Bd 27. P. 25–31.
- Schaub S.* Die oberpliocene Säugetierfauna von Senèze (Haute-Loire) und ihre verbreitungsgeschichtliche Stellung // *Ecl. Geol. Helv.* 1943. Bd 36. S. 270–289.
- Schaub S.* Soergelia n. gen., ein Caprine aus dem thuringischen Altpleistocen // *Ecl. Geol. Helv.* 1951. Bd 44. S. 375–381.
- Spassov N.* The mammalian megafauna from the Late Villafranchian localities Varshets and Slivnitsa (Bulgaria) and the biochronology of the Villafranchian in S.-E. Europe. Ph. D. Thesis. Sofia: NMNH, 1999.
- Spassov N.* Brief review of the Pliocene ungulate fauna of Bulgaria // *Quaternaire.* 2005. V. 2. P. 201–212.
- Spassov N.* Southeastern Europe as a route for the earliest dispersal of Homo toward Europe: ecological conditions and the timing of the first human occupation of Europe // *Paleoanthropology of the Balkans and Anatolia: Human Evolution and its Context* / Eds. Harvati K., Roksandic M. Dordrecht: Springer, 2016. P. 281–290.
- Spassov N., Crégut-Bonnoure E.* Premières données sur les Bovidae Villafranchiens de Bulgarie // *C. R. Acad. Sci. Paris.* 1999. V. 328. P. 493–498.
- Teilhard de Chardin P., Piveteau J.* Les mammifères fossils de Nihewan (Chine) // *Ann. Paléontol.* 1930. V. 19. P. 1–134.
- Tong H.-W., Zhang B., Chen X. et al.* Chronological significance of the mammalian fauna from the Early Pleistocene Shanshenmiaozui site in Nihewan Basin, northern China // *Acta Anthropol. Sin.* 2021. V. 40. № 3. P. 469–489.
- Tong H.-W., Zhang B., Chen X. et al.* New fossils of small and medium-sized bovids from the Early Pleistocene site of Shanshenmiaozui in Nihewan Basin, North China // *Vertebr. Palasiat.* 2022. V. 60. № 2. P. 134–168.
- Vislobokova I.A., Agadzhanyan A.K., Lopatin A.V.* The case of Trlica TRL11–10 (Montenegro): Implications for possible early hominin dispersals into the Balkans in the middle of the Early Pleistocene // *Quatern. Intern.* 2020. V. 554. P. 15–35.

The First Finding of the Genus *Megalovis* (Artiodactyla, Bovidae) in the Lower Pleistocene of the Taurida Cave in the Crimea

I. A. Vislobokova

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

The presence of *Megalovis latifrons* Schaub, 1923 is discovered in the composition of the Early Pleistocene fauna (1.8–1.5 Ma) of Taurida Cave in the Crimea. A fragment of the frontal bone with a part of the horn core, the incomplete upper and lower jaws, the metacarpus and metatarsus of *M. latifrons* are described. This large fossil representative of Ovibovini has been known only by the very rare finds from the Lower Pleistocene of the south of Western and Central Europe. *Megalovis* inhabited Eurasia in the late Early Pleistocene and a very beginning of the Middle Pleistocene. In Russia this species is found for the first time. The data obtained are important for clarifying the morphological features and geographic and stratigraphic distribution of this species.

Keywords: *Megalovis latifrons*, Ovibovini, Early Pleistocene, Crimea, Taurida Cave

УДК 569.4:551.793(729.1)

НОВЫЕ НАХОДКИ РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA, MAMMALIA) В ПЛЕЙСТОЦЕНОВОМ МЕСТОНАХОЖДЕНИИ ЭЛЬ-АБРОН (КУБА)

© 2023 г. В. В. Росина^а, *, А. В. Лопатин^а, **, А. К. Агаджанян^а, ***, С. Фиоль Гонсалес^б, ****

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

^бНациональный музей естественной истории Кубы, Гавана, Кайе Обиспо 61, Куба

*e-mail: ros@paleo.ru

**e-mail: alopai@paleo.ru

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

****e-mail: sory1090@gmail.com

Поступила в редакцию 15.08.2022 г.

После доработки 12.09.2022 г.

Принята к публикации 12.09.2022 г.

В результате изучения новых материалов по рукокрылым из слоя VII позднеплейстоценового карстового местонахождения Эль-Аброн (провинция Пинар-дель-Рио, Куба) определены остатки *Macrotus waterhousii* Gray, *Artibeus anthonyi* (Wołoszyn et Silva Taboada), *Brachyphylla nana* Miller, *Phyllonycteris poeyi* Gundlach, *Monophyllus redmani* Leach (Phyllostomidae), *Antrozous koopmani* Orr et Silva Taboada (Vespertilionidae), *Pteronotus parnellii* (Gray) (Mormoopidae) и *Rhizomops brasiliensis* (Geoffroy) (Molossidae). Присутствие исчезнувших в историческое время эндемичных для Кубы видов *Artibeus anthonyi* и *Antrozous koopmani* характерно для позднеплейстоценовых тафоценозов острова.

Ключевые слова: Chiroptera, Phyllostomidae, Vespertilionidae, Mormoopidae, Molossidae, поздний плейстоцен, Куба

DOI: 10.31857/S0031031X23010129, **EDN:** FKBODR

ВВЕДЕНИЕ

Рукокрылые — одна из самых успешных в эволюционном отношении групп млекопитающих с почти повсеместным распространением. Эти единственные активно летающие млекопитающие играют исключительно важную роль в биоценозах и экосистемах планеты. Особенно богаты и разнообразны ассоциации рукокрылых, обитающих в тропических регионах Палеарктики и Неарктики.

Позднеплейстоценовые и голоценовые позвоночные из местонахождений Кубы и других Антильских островов представляют особый интерес с позиций изучения эволюции биоразнообразия Южной и Центральной Америки, особенностей видообразования и феноменов вымираний в голоценовое время. Особенно актуальны исследования рукокрылых — одной из самых разнообразных групп млекопитающих, в составе которой много как эндемиков, так и видов с широким ареалом обитания в современности.

Предшествующие исследования показали, что развитие сообществ рукокрылых в четвертичный период было тесно связано с историей древних

людей. В частности, это установлено для палеолитических памятников Горного Алтая (Росина, 2005; Rossina, 2006). Разностороннее влияние антропогенного фактора на современные популяции рукокрылых также хорошо известно (Mancina et al., 2007). Изучение четвертичных фаун рукокрылых позволяет подойти к решению многих вопросов палеобиогеографии и палеоэкологии Кубы и всего Карибского региона.

В указанном отношении весьма перспективно позднеплейстоценовое местонахождение Эль-Аброн (22°40' с.ш., 83°28' з.д.) в провинции Пинар-дель-Рио на западе о. Куба. Отложения пещеры Эль-Аброн богаты остатками представителей четвертичной фауны позвоночных, накопление которых происходило в основном из погадок хищных птиц (Suárez, Díaz-Franco, 2003, 2011; Suárez, 2004). При этом тафоценоз включает в себя многочисленные остатки как самих хищных птиц, которые гнездились в пещере, так и их жертв — преимущественно, грызунов, насекомых, мелких птиц, рептилий и земноводных (Díaz-Franco, 2001; Suárez, Díaz-Franco, 2003, 2011; Suárez, 2004; Fiol González, 2015). Находки некоторых из них представляют особый интерес с

Таблица 1. Плейстоценовые рукокрылые из слоя VII местонахождения Эль-Аброн (n — число остатков) и их находки в других местонахождениях Кубы. Обозначения: * — вымерший или исчезающий вид; П — вид-пещерник, преимущественно населяющий убежища пещерного типа; Д — вид, преимущественно населяющий убежища древесного типа (см. Solari et al., 2019)

Рукокрылые	n (%)	Экология	Другие ископаемые находки на Кубе
Phyllostomidae	61 (89.7%)		
Macrotus waterhousii Gray, 1843	40 (58.8%)	П	Antony, 1919; Silva Taboada, 1974; Orihuela, 2012; Orihuela et al., 2020a
Artibeus anthonyi (Wołoszyn et Silva Taboada, 1977)*	9 (13.2%)	Д/П?	Orr, Silva Taboada, 1960; Balseiro et al., 2009; Orihuela et al., 2020a
Brachyphylla nana Miller, 1902	8 (11.8%)	П	Antony, 1919; Arredondo, 1970; Silva Taboada, 1974; Wołoszyn, Silva Taboada, 1977; Orihuela, 2012; Orihuela et al., 2020a
Phyllonycteris poeyi Gundlach, 1861	2 (2.95%)	П	Martin, 1972; Orihuela et al., 2020a, b
Monophyllus redmani Leach, 1821	2 (2.95%)	П	Silva Taboada, 1974; Orihuela et al., 2020a
Vespertilionidae	5 (7.4%)		
Antrozous koopmani Orr et Silva Taboada, 1960*	5 (7.4%)	Д/П?	Viera, 2004; Orihuela et al., 2020a
Mormoopidae	1 (1.45%)		
Pteronotus parnellii (Gray, 1843)	1 (1.45%)	П	Martin, 1972; Orihuela et al., 2020b
Molossidae	1 (1.45%)		
Rhizomops brasiliensis (Geoffroy, 1824)	1 (1.45%)	П	Martin, 1972; Orihuela et al., 2020b
Bcero	68 (100%)		

точки зрения изучения палеобиоразнообразия, палеобиогеографии, палеоэкологии и палеобиологии вымерших животных Кубы (Зеленков, Гонсалес, 2020; Syromyatnikova et al., 2020, 2021; Лопатин, 2021a, б).

Ископаемые остатки рукокрылых в местонахождении Эль-Аброн также очень многочисленны (Suárez, Díaz-Franco, 2003). Из этого местонахождения был описан один из вымерших видов американских листоносов — *Phyllops silvai* Suárez et Díaz-Franco, 2003.

В 2018–2019 гг. в ходе работ Совместной российско-кубинской палеонтологической экспедиции были проведены раскопки четвертичных отложений пещеры Эль-Аброн и собран новый костный материал, в т.ч. по рукокрылым (Зеленков и др., 2021). Особенно богатым оказался комплекс позвоночных из верхнеплейстоценового слоя VII, имеющего радиоуглеродную датировку 17406 ± 161 лет (калиброванный возраст 20050–21474 лет) (Suárez, Díaz-Franco, 2003, 2011). В настоящей работе представлены результаты изучения остатков рукокрылых из слоя VII местонахождения Эль-Аброн.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Геологическое, седиментологическое и биостратиграфическое описание местонахождения Эль-Аброн приведены в более ранних публика-

циях (Suárez, Díaz-Franco, 2003; Fiol González, 2015).

Всего было изучено 105 костных фрагментов рукокрылых, собранных из слоя VII. До видового уровня удалось определить 68 костных остатков, представленных черепами или их ростральными частями с зубами и без зубов, фрагментами верхнечелюстных и нижнечелюстных костей и изолированными зубами (табл. 1; рис. 1–3). В работе использована современная таксономическая номенклатура (Solari et al., 2019) и традиционная терминология зубных рядов (Miller, 1907).

Изученный материал хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН; колл. № 5807) в Москве. Фотографии изготовлены с использованием электронного стереоскопического микроскопа Di-Li D-67659 с камерой HDMI-AF 16:9 и цифрового зеркального фотоаппарата Nikon D800 с объективом AF-S Micro NIKKOR 60mm f/2.8G ED.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В тафоценозе слоя VII местонахождения Эль-Аброн установлено присутствие восьми видов рукокрылых (табл. 1), принадлежащих к четырем семействам: американских листоносов *Phyllostomidae* Gray, 1825 (подсемейства *Macrotinae* Van Den Bussche, 1992, *Glossophaginae* Bonaparte, 1845 и *Stenodermatinae* Gervais, 1856), гладконосов *Ves-*



Рис. 1. Рукокрылые из слоя VII местонахождения Эль-Аброн, Куба, верхний плейстоцен: *а–к* – *Artibeus anthonyi* (Wołoszyn et Silva Taboada, 1977): *а–в* – экз. ПИН, № 5807/1022, череп с обоими Р4: *а* – с вентральной стороны, *б* – с правой латеральной стороны, *в* – с дорсальной стороны; *г–е* – экз. ПИН, № 5807/1023, роstralная часть черепа с обоими Р4: *г* – с вентральной стороны, *д* – с правой латеральной стороны, *е* – с дорсальной стороны; *ж, з* – экз. ПИН, № 5807/1034, левая нижнечелюстная кость с р4: *ж* – с окклюзиальной стороны, *з* – с лабиальной стороны; *и, к* – экз. ПИН, № 5807/1036, неполная нижняя челюсть без зубов: *и* – с правой лабиальной стороны, *к* – с окклюзиальной стороны; *л, м* – *Antrozous koopmani* Org et Silva Taboada, 1960, экз. ПИН, № 5807/1026, неполная нижняя челюсть с обоими р4: *л* – с окклюзиальной стороны, *м* – с левой лабиальной стороны; *н–у* – *Brachyphylla nana* Miller, 1902: *н–п* – экз. ПИН, № 5807/1038, роstralная часть черепа без зубов: *н* – с вентральной стороны, *о* – с правой латеральной стороны, *п* – с дорсальной стороны; *р, с* – экз. ПИН, № 5807/1040, фрагмент нижней челюсти с правыми р4 и м3: *р* – с правой лабиальной стороны, *с* – с окклюзиальной стороны; *т, у* – экз. ПИН, № 5807/1042, неполная нижняя челюсть с обоими р4: *т* – с левой лабиальной стороны, *у* – с окклюзиальной стороны; *ф–э* – *Macrotus waterhousii* Gray, 1843: *ф–ц* – экз. ПИН, № 5807/1001, череп с поврежденной мозговой коробкой и обоими рядами Р2–М3: *ф* – с вентральной стороны, *х* – с правой латеральной стороны, *ц* – с дорсальной стороны; *ч, ш* – экз. ПИН, № 5807/1002, череп с поврежденной мозговой коробкой и обоими рядами Р4–М3: *ч* – с вентральной стороны, *ш* – с правой латеральной стороны; *щ, э* – экз. ПИН, № 5807/1009, правая нижнечелюстная кость с р3–м3: *щ* – с окклюзиальной стороны, *э* – с лабиальной стороны.

pertilionidae Gray, 1821, подбородколистных листоносовых Mormoopidae de Saussure, 1860 и бульдоговых летучих мышей Molossidae Gervais, 1856.

Подсемейство Macrochinae семейства Phyllostomidae представлено видом *Macrotus waterhousii* Gray, 1843 (рис. 1, *ф–э*). Материалы по листоносу Уотерхауса включают в себя 40 образцов: черепные фрагменты разной сохранности, верхнечелюстные и нижнечелюстные остатки (табл. 1). Изученная плейстоценовая форма морфологически сходна с современными представителями ви-

да (Anderson, Nelson, 1965, рис. 3), которые являются типичными энтомофагами и демонстрируют характерное для этого типа питания строение зубной системы (рис. 2, *а–в*): удлиненную за счет крупных премоляров переднюю часть зубного ряда при значительной редукции третьих моляров. Диета современных кубинских популяций данного вида включает в себя крупных, зачастую нелетающих, насекомых Lepidoptera, Orthoptera и Odonata (см. ссылки в: Solari et al., 2019).

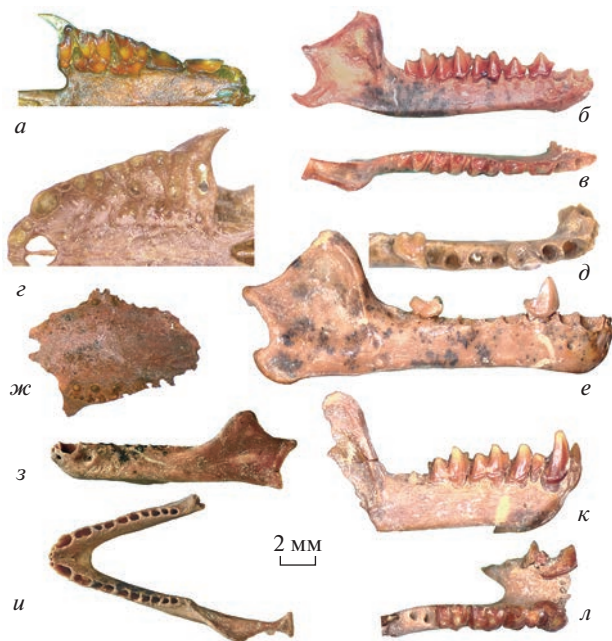


Рис. 2. Зубные ряды рукокрылых из слоя VII местонахождения Эль-Аброн, Куба, верхний плейстоцен: *a–в* — *Monophyllus waterhousii* Gray, 1843: *a* — экз. ПИН, № 5807/1001, правый верхний зубной ряд с окклюзиальной стороны; *б, в* — экз. ПИН, № 5807/1009, правая нижнечелюстная кость с $p3-m3$: *б* — с лабиальной стороны, *в* — с окклюзиальной стороны; *г–е* — *Brachyphylla nana* Miller, 1902: *г* — экз. ПИН, № 5807/1024, роstralная часть черепа с альвеолами зубов с окклюзиальной стороны; *д, е* — экз. ПИН, № 5807/1040, фрагмент нижней челюсти с правыми $p4$ и $m3$: *д* — с окклюзиальной стороны, *е* — с правой лабиальной стороны; *жс–и* — *Phyllonycteris roeyi* Gundlach, 1861: *жс* — экз. ПИН, № 5807/1052, фрагмент черепа без зубов с вентральной стороны; *з, и* — экз. ПИН, № 5807/229, неполная нижняя челюсть без зубов: *з* — с левой лабиальной стороны, *и* — с окклюзиальной стороны; *к, л* — *Antrozous koopmani* Orr et Silva Taboada, 1960, экз. ПИН, № 5807/1025, фрагмент нижней челюсти с правыми $c1-m2$ и левыми $c1-p4$: *к* — с правой лабиальной стороны; *л* — с окклюзиальной стороны.

Подсемейство Glossophaginae представлено в тафоценозе видами *Monophyllus redmani* Leach, 1821 (триба Glossophagini Bonaparte, 1845; рис. 3, *a–в*), *Brachyphylla nana* Miller, 1902 (рис. 1, *и–у*; 2, *г–е*) и *Phyllonycteris roeyi* Gundlach, 1861 (триба Brachyphyllini Gray, 1866; рис. 2, *жс–и*).

Со времен Г. Миллера (Miller, 1907) роды *Phyllonycteris* и *Erophylla* выделяют в самостоятельное подсемейство Phyllonycterinae (напр., Wetterer et al., 2000). Однако новейшие молекулярные и морфологические исследования свидетельствуют о близком филогенетическом родстве между *Brachyphylla*, *Phyllonycteris* и *Erophylla*, что позволяет объединять эти роды в трибу Brachyphyllini в

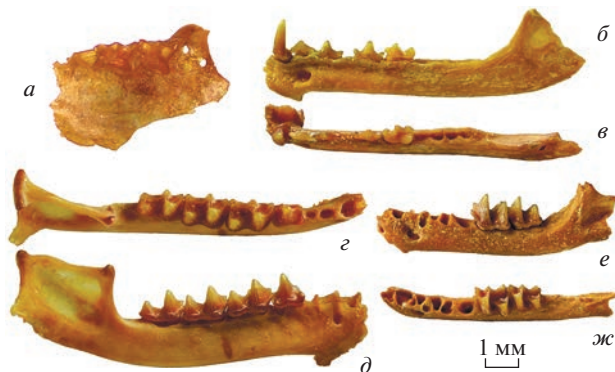


Рис. 3. Мелкие рукокрылые из слоя VII местонахождения Эль-Аброн, Куба, верхний плейстоцен: *a–в* — *Monophyllus redmani* Leach, 1821: *a* — экз. ПИН, № 5807/1051, фрагмент левой верхнечелюстной кости с $M1-M2$ с окклюзиальной стороны; *б, в* — экз. ПИН, № 5807/227, фрагмент нижней челюсти с левыми $c1-m1$ и неполной восходящей ветвью: *б* — с левой лабиальной стороны, *в* — с окклюзиальной стороны; *г, д* — *Pteronotus parnellii* (Gray, 1843), экз. ПИН, № 5807/242, правая нижнечелюстная кость с $p4-m3$: *г* — с окклюзиальной стороны, *д* — с лабиальной стороны; *е, жс* — *Rhizomops brasiliensis* (Geoffroy, 1824), экз. ПИН, № 5807/232, фрагмент левой нижнечелюстной кости с $m2-m3$ и неполной восходящей ветвью: *е* — с лабиальной стороны, *жс* — с окклюзиальной стороны.

составе подсемейства Glossophaginae (Davalos et al., 2014; Rojas et al., 2016; Solari et al., 2019).

Среди представителей подсемейства Glossophaginae самым многочисленным видом в изученном тафоценозе оказался американский листонос *Brachyphylla nana* (рис. 1, *жс–и*; 2, *г–е*), морфологически неотличимый от современных популяций (Swanepoel, Genoways, 1983, рис. 1). Верхние моляры этого вида утратили типичную W-образную форму стилирной полки за счет буккального смещения паракона и метакона, формирующих высокий буккальный гребень. Сильно расширенная лингвальная часть коронок верхних моляров формирует выраженный лингвальный гребень, образованный элементами, которые трудно гомологизировать с элементами коронок типично насекомоядных рукокрылых (Siles, Rios, 2019, рис. 2). Современный вид *Brachyphylla nana*, обитающий на Кубе, является всеядной формой, питающейся преимущественно нектаром и пыльцой, но его пища часто включает в себя фрукты и насекомых (см. ссылки в: Solari et al., 2019).

Костные остатки более мелких видов, *Phyllonycteris roeyi* (рис. 2, *жс–и*) и *Monophyllus redmani* (рис. 3, *a–в*), встречаются в тафоценозе значительно реже (табл. 1). Листонос Лича, *Monophyllus redmani*, представлен в материале фрагментом верхнечелюстной кости с $M1-M2$ (экз. ПИН, № 5807/1051, рис. 3, *a*) и нижнечелюстным фрагментом с $c1-m1$ и неполной восходящей ветвью

(экз. ПИН, № 5807/227; рис. 3, б, в), по строению идентичными соответствующим скелетным элементам современных представителей вида (Freeman, 1998, рис. 9.5). Эта мелкая форма филлостомид питается нектаром и имеет очень мелкие зубы.

Остатки кубинского цветочного листоноса *Phyllonycteris roeyi* представлены фрагментом верхнечелюстной кости без зубов (экз. ПИН, № 5807/1052; рис. 2, ж) и лишенной зубов нижней челюстью (экз. ПИН, № 5807/229; рис. 2, з, у). Нижняя челюсть *Phyllonycteris roeyi* отличается от очень сходного вида *Erophylla sezekorni* Gundlach, 1861 наличием альвеол двух корней нижнего малого премоляра (p2), которые по длине практически равны альвеолам корней p4 (рис. 2, у). Расположение сохранившихся альвеол корней премоляров и моляров верхнечелюстного фрагмента (экз. ПИН, № 5807/1052; рис. 2, ж) свидетельствует о свободном (без соприкосновения с соседними зубами) расположении коронок верхних премоляров, как у *Phyllonycteris roeyi* (Mancina, 2010, рис. 2). У *E. sezekorni* верхний малый премоляр хоть и близок по размеру к таковому *P. roeyi*, но заметно сильнее зажат между коронками клыка и большого премоляра, что соответствует расположению нижних премоляров этого же вида (Baker et al., 1978, рис. 2). Известно, что *P. roeyi* питается нектаром и пыльцой, но также, в существенной степени, фруктами и личинками насекомых в них (см. ссылки в: Solari et al., 2019). Наблюдаемое удлинение челюстей и наличие промежутков между зубами у *Phyllonycteris*, по-видимому, связаны с большей специализацией данного вида к питанию нектаром, требующему соответствующего удлинения языка и вмещающего его пространства ротовой полости (Freeman, 1995).

Подсемейство *Stenodermatinae* представлено нередко встречающимся в тафоценозе *Artibeus anthonyi* (Wołoszyn et Silva Taboada, 1977) — одним из самых крупных вымерших рукокрылых Кубы (табл. 1). Морфологически форма из пещеры Эль-Аброн (рис. 1, а—к) соответствует типовой выборке вида (Wołoszyn, Silva Taboada, 1977; Balseiro et al., 2009) и находкам из других местонахождений Кубы (Orihuela et al., 2020с, рис. 10.1). Это типичная фруктоядная форма, на ее верхних молярах утрачена W-образная форма стилирной полки и за счет буккального смещения паракона и метакона сформирован высокий буккальный гребень (Freeman, 1998, рис. 9.5). Лингвальная часть коронок верхних моляров сильно расширена и формирует выраженный лингвальный гребень. Современные представители рода *Artibeus*, обитающие на Кубе, питаются различными фруктами, но предпочитают плоды фиговых деревьев (см. ссылки в: Solari et al., 2019).

Материалы по *Vespertilionidae* представлены немногочисленными остатками эндемичного для Кубы вида *Antrozous koopmani* Orr et Silva Taboada, 1960. Морфологически ископаемая форма (рис. 1, л, м; 2, к, л) идентична более поздним материалам по гладконосу Купмана и близка современному широко распространенному американскому виду *Antrozous pallidus* (Le Conte, 1856), от которого тем не менее отличается формой черепа и нижней челюсти (Orihuela et al., 2020а, рис. 2). Зубная система *A. koopmani* несет многие характерные признаки представителей *Vespertilionidae*, такие как W-образная форма буккальной части верхних моляров без выраженных дополнительных бугорков и конулей, а также миотодонтия нижних моляров. Массивные зубы при упрощении структуры их коронок, редуцированные малые премоляры и третьи моляры характерны для рукокрылых, питающихся сравнительно крупными жертвами. Рацион современных видов рода *Antrozous* включает разнообразных крупных членистоногих, в т.ч. скорпионов, и даже мелких позвоночных (мелкие виды грызунов, ящериц и рукокрылых; Solari et al., 2019).

В местонахождении Эль-Аброн найдены единичные остатки представителей *Mormoopidae* и *Molossidae* (табл. 1).

Семейство *Mormoopidae* представлено видом *Pteronotus parnellii* (Gray, 1843), которому принадлежит фрагмент нижнечелюстной кости с p4—m3 и восходящей ветвью с поврежденным угловым отростком (экз. ПИН, № 5807/242; рис. 3, г, д). Это типичные насекомоядные рукокрылые, верхние моляры которых имеют W-образную форму, хорошо развитые метаконуль, паралоф и металоф (Clare et al., 2013, рис. 1). Нижний зубной ряд характеризуется удлиненным рядом премоляров и нередуцированными третьими молярами (рис. 3, г, д). Пищевой рацион современных *Pteronotus parnellii* состоит преимущественно из мелких и крупных *Lepidoptera*, *Diptera* и *Coleoptera*, а также тараканов и термитов (см. ссылки в: Solari et al., 2019).

Самым мелким видом рукокрылых в тафоценозе пещеры Эль-Аброн оказался представитель бульдоговых летучих мышей — *Rhizomops brasiliensis* (Geoffroy, 1824), от которого обнаружен фрагмент нижнечелюстной кости с m2—m3, альвеолами i1, i2, c1, p3, p4, m1 и поврежденной восходящей ветвью (экз. ПИН, № 5807/232; рис. 3, е, ж). На основании особенностей морфологии (в частности, зубной системы) вид *Tadarida brasiliensis* Geoffroy, 1824 был выделен в отдельный род *Rhizomops* (Legendre, 1984; Hand, 1990). В Европе известны ископаемые формы молоссид, отнесенные к этому роду (Legendre, 1985). По всем морфологическим признакам, включая форму горизонтальной ветви нижней челюсти и морфо-

логию зубного ряда, ископаемый образец из местонахождения Эль-Аброн наиболее близок к современному *R. brasiliensis*, в т.ч. и к некоторым ископаемым находкам этого вида (Hadler et al., 2010, рис. 2, I). В общем случае для *R. brasiliensis* характерно наличие трех нижних резцов (на этом настаивает ряд авторов, в том числе и Silva Taboada, 1979), однако известны популяции и с двумя нижними резцами (Legendre, 1984; Taylor et al., 2019). От *Eumops nanus* (Miller, 1900) ископаемый образец из пещеры Эль-Аброн отличается более удлиненной формой передней части нижней челюсти и менее редуцированными малыми премолярами (суммарная длина альвеол p2 у ископаемого образца лишь несколько уступает таковой альвеол корней p4; рис. 3, е, ж). От *Nyctinomops laticaudatus* Geoffroy, 1805 *R. brasiliensis* из местонахождения Эль-Аброн отличается диагональным расположением корней p4 (рис. 3, е, ж). В целом зубная система *R. brasiliensis* характерна для рукокрылых насекомоядного типа. При этом преимущественно в их рацион входят мелкие *Lepidoptera* и *Diptera*, но также жуки и муравьи (см. ссылки в: Solari et al., 2019).

ОБСУЖДЕНИЕ

Современная фауна рукокрылых Кубы — тропического типа, характеризуется большим таксономическим разнообразием, высокой популяционной численностью отдельных видов и широким спектром трофических специализаций. Куба считается центром разнообразия рукокрылых Карибского архипелага, в современности насчитывается 27 видов, принадлежащих семействам *Vespertilionidae*, *Natalidae*, *Phyllostomidae*, *Molossidae*, *Noctilionidae* и *Mormoopidae* (Mancina et al., 2017: прил. 21.1). Это составляет более 45% всех видов рукокрылых, населяющих острова Карибского бассейна (Silva Taboada, 1979; Mancina et al., 2007, 2017; Orihuela et al., 2020a, b).

Богатство фауны рукокрылых Кубы связано не только с размерами острова, но и, по-видимому, с геологическими особенностями территории, на которой очень широко распространены карстовые породы, что обеспечивает высокое разнообразие соответствующих биотопов и убежищ, в частности, наличие множества пещер. Действительно, более половины видов рукокрылых Кубы (61% видового разнообразия) используют карстовые полости в различные периоды жизни, а десять видов являются облигатными видами-пещерниками (Silva Taboada, 1979; Orihuela et al., 2020a, b). Семь современных видов рукокрылых — эндемики острова (см. Orihuela et al., 2020a, b).

В конце четвертичного периода фауна рукокрылых Кубы включала в себя еще как минимум шесть видов, вымерших в различные периоды на протяжении позднего плейстоцена и голоцена:

Artibeus anthonyi (Wołoszyn et Silva Taboada), *Phyllops vetus* Anthony, *P. silvai* Suárez et Díaz-Franco, *Mormoops magna* Silva Taboada, *Pteronotus pristinus* Silva Taboada и *Cubanyceris silvai* Mancina et Garcia-Rivera. Остатки этих ископаемых видов найдены в многочисленных позднечетвертичных местонахождениях Кубы (Silva Taboada, 1974; Wołoszyn, Silva Taboada, 1977; Suárez, Díaz-Franco, 2003; Mancina, Garcia-Rivera, 2005; Orihuela et al., 2020a, b; см. табл. 1).

В послеколумбовый период из фауны Кубы исчезли подбородколист Петерса *Mormoops megalophylla* Peters, 1864 и обыкновенный вампир *Desmodus rotundus* Geoffroy, 1810, в современности широко распространенные в Центральной и Южной Америке (Orihuela et al., 2020a, b). К вымершим видам, по-видимому, можно причислить и *Antrozous koopmani* — чрезвычайно редкий вид *Vespertilionidae*, последняя находка которого на Кубе датирована началом XX в. (Silva Taboada, 1979; Orihuela et al., 2020b).

Анализ новых ископаемых материалов из местонахождения Эль-Аброн выявил значительное таксономическое разнообразие рукокрылых (табл. 1), несмотря на сравнительно небольшой объем изученной выборки.

Самыми многочисленными оказались находки *Macroscops waterhousii* — мелкой насекомоядной формы американских листоносов, населяющих преимущественно пещеры и пещерные полости. В настоящее время этот вид представлен шестью подвидами, широко распространенными на территории Мексики и островов Карибского архипелага. Современные виды живут колониями до 500 особей (Solari et al., 2019). В ископаемом состоянии вид хорошо известен из плейстоценовых и голоценовых пещерных отложений Кубы (табл. 1).

Растительные формы американских листоносов — *Artibeus anthonyi* и *Brachyphylla nana* — представлены в тафоценозе почти одинаковым числом остатков. Современный вид *B. nana* — эндемик Больших Антильских о-вов, широко распространен на Кубе, причем многочисленные колонии этого вида селятся исключительно в пещерах (Solari et al., 2019). Самый крупный вид из тафоценоза пещеры Эль-Аброн — *Artibeus anthonyi* — является эндемичным элементом ископаемой фауны Кубы. Остатки этого вымершего вида широко встречаются в позднечетвертичных карстовых местонахождениях Кубы (табл. 1), нередко совместно с костными остатками современного вида *Artibeus jamaicensis* Leach, 1821 (Orihuela et al., 2020a). Видовое разнообразие рода *Artibeus* довольно высоко и требует таксономической ревизии. Обитающий ныне на Кубе *A. jamaicensis* населяет разнообразные убежища, в том числе и пещеры, где может образовывать скопления бо-

лее чем в 500 особей (Solari et al., 2019). Поздне-четвертичная история взаимоотношений *A. anthonyi* и *A. jamaicensis* — родственных таксонов, по-видимому, сходных по экологии и населяющих одни и те же территории, представляется очень перспективной темой палеоэкологических исследований.

Остатки еще двух представителей Phyllostomidae — *Phyllonycteris roeyi* и *Monophyllus redmani* — сравнительно редки в тафоценозе пещеры Эль-Аброн (табл. 1). В современности оба вида довольно широко распространены на территории Кубы. Распространение в современной фауне Кубы колоний вида *P. roeyi* тесно связано с распределением на территории так называемых “горячих пещер”, которые данный вид населяет. Этот эндемичный для Кубы вид обычно селится во внутренних частях слепых пещерных галерей, которые имеют геоморфологические особенности (такие как узкий и единственный вход), определяющие очень низкий уровень вентиляции. Внутри этих галерей *P. roeyi* образует многотысячные колонии, покрывая весь потолок и стены полости (Silva Taboada, 1979). Метаболическое тепло, производимое телами многочисленных зверьков, создает повышенную температуру (28–40°C) и влажность (>90%) в таких “горячих пещерах” (Mancina, 2010).

Листонос Лича *Monophyllus redmani* — обычный на Кубе вид, широко распространенный на Антильских и Багамских о-вах. Он населяет пещеры различного типа, в которых образует колонии до 500 тыс. особей. Единичные находки в тафоценозе пещеры Эль-Аброн едва ли отражают реальную долю данного вида в плейстоценовом сообществе; скорее всего, их немногочисленность связана с мелкими размерами и хрупкостью костей и зубов, фрагменты которых могли быть пропущены при сборах. На Кубе *M. redmani* часто встречается в ископаемом и полуископаемом состоянии, в том числе в погачочном материале (Orihuela et al., 2020a).

Остатки гладконоса Купмана *Antrozous koopmani* нередки в анализируемом тафоценозе (табл. 1). Примечательно, что этот вид обнаруживают почти исключительно в ископаемом и субфосильном состоянии, причем самые молодые полуископаемые находки этого вида имеют позднеголоценовый возраст (Orihuela et al., 2020a, b). Единственная современная находка *A. koopmani* была датирована началом XX в. (две самки на территории западной Кубы; Silva Taboada, 1976). В некоторых систематических работах *A. koopmani* рассматривается в качестве подвиды бледного гладконоса *A. pallidus* (Le Conte, 1856), широко распространенного на Кубе, в Мексике и западной части Южной Америки (Solari et al., 2019). Крупный современный вид *A. pallidus* питается в

основном крупными членистоногими, но охотится и на мелких позвоночных, включая других рукокрылых. Он населяет самые разнообразные убежища, в т.ч. пещеры, где формирует небольшие колонии, как правило, до 100 особей (Solari et al., 2019; Orihuela et al., 2020a).

Все виды, установленные нами в тафоценозе слоя VII, были ранее определены из местонахождения Эль-Аброн (без морфологической характеристики и изображения остатков; Suárez, Díaz-Franco, 2003; Fiol González, 2015). Отсутствие в выборке ископаемых видов *Phyllops vetus* и *P. silvai*, а также сохранившихся до современности *Erophylla sezekorni* и *Eptesicus fuscus* (Palisot de Beauvois, 1796), вероятнее всего, связано с ограниченным объемом проанализированного материала. Все идентифицированные из слоя VII рецентные виды рукокрылых, в т.ч. представленные единичными находками *Pteronotus parnellii* и *Rhizomops brasiliensis*, и ныне широко распространены на территории провинции Пинар-дель-Рио, включая окрестности пещеры Эль-Аброн (Silva Taboada, 1979; Fiol González, 2015, рис. 7).

Обнаружение в тафоценозе остатков вымершего вида *Artibeus anthonyi* и вероятно вымершего *Antrozous koopmani* свидетельствует в пользу плейстоценового возраста фауны, подтвержденного данными радиоуглеродного анализа (Suárez, Díaz-Franco, 2003, 2011).

Кости рукокрылых в плейстоценовых отложениях местонахождения Эль-Аброн многочисленны и, вероятно, могли поступать в тафоценоз как из погадок хищных птиц, так и в результате естественной гибели зверьков из состава населявших пещеру колоний. Однако преобладание в тафоценозе остатков рукокрылых крупного размерного класса, которые зачастую становятся жертвами пернатых хищников, скорее свидетельствует о погачочном генезисе ископаемого материала. Данное тафономическое наблюдение согласуется с предположениями, полученными в ходе анализа остатков других мелких млекопитающих из тафоценоза местонахождения Эль-Аброн (Suárez, Díaz-Franco, 2003, 2011; Suárez, 2004).

Позднечетвертичная динамика фаун рукокрылых Кубы, как и феномены их голоценовых вымираний, связаны с уникальным сочетанием воздействия естественных факторов, таких как ураганы, цунами и изменения климата, и очевидным антропогенным влиянием, тоже влекущим существенное изменение ландшафтов и биотопов, а также исчезновение отдельных популяций и видов (Mancina et al., 2007). Всестороннее изучение данных событий прошлого может обеспечить рациональное природопользование в настоящем и будущем. Богатые позднечетвертичные материалы по позвоночным, в т.ч. рукокрылым, из кар-

стового местонахождения Эль-Аброн — надежная и перспективная основа для таких исследований.

* * *

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) и Министерства науки, технологий и окружающей среды Республики Куба (СITMA) в рамках проекта РФФИ и SITMA № 18-54-34004 (“Позднечетвертичные позвоночные Кубы: реликтовые фауны на пороге голоценового вымирания”). Ископаемые материалы собраны в ходе работы Совместной российско-кубинской палеонтологической экспедиции, созданной на основании соглашения между ПИН и Национальным музеем естественной истории Кубы (НМЕИ). Мы благодарим всех кубинских исследователей, принявших участие в работе экспедиции — Э. Перес Лоренсо, Х.М. Пахона Морехона (НМЕИ), Р. Рохаса-Консуэгра (Центр исследований нефти Кубы) и их коллег, и выражаем особую благодарность Н.В. Зеленкову (ПИН) за участие в сборе материалов и организационную помощь. Также мы признательны С.В. Багирову (ПИН) за помощь в фотографировании части материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зеленков Н.В., Гонсалес С.Ф. Первый ископаемый тоди (Aves: Todidae) на Кубе // Палеонтол. журн. 2020. № 4. С. 93–98.
- Зеленков Н.В., Лопатин А.В., Перес Лоренсо Э. и др. Первые успехи Совместной российско-кубинской палеонтологической экспедиции // Вестн. РФФИ. 2021. № 3. С. 19–24.
- Лопатин А.В. Смена зубов у Nesophontidae (Lipotyphla, Mammalia) из плейстоцена Кубы // Докл. РАН. Науки о жизни. 2021a. Т. 497. С. 118–124.
- Лопатин А.В. Аномалии зубной системы у Nesophontidae (Lipotyphla, Mammalia) из плейстоцена Кубы // Докл. РАН. Науки о жизни. 2021b. Т. 497. С. 125–130.
- Росина В.В. Влияние антропогенного фактора на сообщество рукокрылых в плейстоцене Алтая // Проблемы палеонтологии и археологии юга России и сопредельных территорий. Матер. междунар. конф. (Ростов-на-Дону, Азов, 18–20 мая 2005 г.). Ростов-на-Дону: Изд-во ООО “ЦВВР”, 2005. С. 78–80.
- Anderson S., Nelson G.E. A systematic revision of *Macrotus* (Chiroptera) // Amer. Museum Novit. 1965. № 2212. P. 1–39.
- Anthony H.E. Mammals collected in eastern Cuba in 1917: with descriptions of two new species // Bull. Amer. Museum Natur. Hist. 1919. V. 41. Art. 20. P. 625–643.
- Arredondo O. Dos nuevas especies subfósiles de mamíferos (Insectivora: Nesophontidae) del Holoceno precolombino de Cuba // Mem. Soc. Cien. Natur. La Salle. 1970. V. 30. P. 122–152.
- Baker R.J., August P.V., Steuter A.A. *Erophylla sezekorni* // Mammal. Species. 1978. № 115. P. 1–5.
- Balseiro F., Mancina C.A., Guerrero J.A. Taxonomic status of *Artibeus anthonyi* (Chiroptera: Phyllostomidae), a fossil bat from Cuba // J. Mammal. 2009. V. 90. № 6. P. 1487–1494.
- Clare E.L., Adams A.M., Maya-Simões A.Z. et al. Diversification and reproductive isolation: cryptic species in the only New World high-duty cycle bat, *Pteronotus parnellii* // BMC Evol. Biol. 2013. V. 13. Art. 26. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-26>
- Dávalos L.M., Velazco P.M., Warsi O.M. et al. Integrating incomplete fossils by isolating conflicting signal in saturated and non-independent morphological characters // Syst. Biol. 2014. V. 63. № 4. P. 582–600.
- Díaz-Franco S. Estructura dental interna y modificación del diseño oclusal inferior en *Boromys offella* (Rodentia: Echimyidae) // Rev. Biol. 2001. V. 15. № 2. P. 152–157.
- Fiol González S. La fauna mamíferos fósiles fel depósito paleontológico “El Abrón” (nivel IX), Pinar del Río, Cuba. Unpubl. Thes. Havana: Univ. La Habana, 2015. 69 p.
- Freeman P.W. Nectarivorous feeding mechanisms in bats // Biol. J. Linn. Soc. 1995. V. 56. P. 439–463.
- Freeman P.W. Form, function, and evolution in skulls and teeth of bats // Bat biology and conservation / Eds T.H. Kunz, P.A. Racey. Washington, DC: Smithsonian. Inst. Press, 1998. P. 140–156.
- Hadler P., Ferigolo J., Ribeiro A.M. Chiroptera (Mammalia) from the Holocene of Rio Grande do Sul state, Brazil // Acta Chiropterologica. 2010. V. 12. № 1. P. 19–27.
- Hand S.J. First Tertiary molossid (Microchiroptera: Molossidae) from Australia: its phylogenetic and biogeographic implications // Mem. Queensland Museum. 1990. V. 28. № 1. P. 175–192.
- Legendre S. Etude odontologique des représentants actuels du groupe Tadarida (Chiroptera, Molossidae). Implications phylogéniques, systématiques et zoogéographiques // Rev. Suisse. Zool. 1984. V. 91. № 2. P. 399–442.
- Legendre S. Molossidés (Mammalia, Chiroptera) cénozoïques de l’Ancien et du Nouveau Monde; statut systématique; intégration phylogénique des données // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 1985. V. 170. № 2. P. 205–227.
- Mancina C.A. *Phyllonycteris poeyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) // Mammal. Species. 2010. V. 42. № 852. P. 41–48.
- Mancina C.A., Garcia-Rivera L. New genus and species of fossil bat (Chiroptera: Phyllostomidae) from Cuba // Carib. J. Sci. 2005. V. 41. № 1. P. 22–27.
- Mancina C., Echenique-Díaz L.M., Tejedor A. et al. Endemics under threat: an assessment of the conservation status of Cuban bats // Hystrix. 2007. V. 18. № 1. P. 3–15.
- Mancina C.A., Berovides Álvarez V., Díaz Perdomo H.M. et al. Mamíferos terrestres // Diversidad biológica de Cuba: métodos de inventario, monitoreo y colecciones biológicas / Eds C.A. Mancina, D.D. Cruz. La Habana: Editorial AMA, 2017. P. 448–479.
- Martin R.A. Synopsis of Late Pliocene and Pleistocene bats of North America and the Antilles // Amer. Midland Natur. 1972. V. 87. № 2. P. 326–335.
- Miller G.S. The families and genera of bats // Bull. U. S. Nat. Museum. 1907. V. 17. P. 1–282.
- Orihuela J. Late Holocene fauna from a cave deposit in Western Cuba: post-Columbian occurrence of the vampire bat *Desmodus rotundus* (Phyllostomidae: Desmodontinae) // Carib. J. Sci. 2012. V. 46. № 2–3. P. 297–312.
- Orihuela J., Pérez Orozco L., Álvarez Licourt J.L. et al. Late Holocene land vertebrate fauna from Cueva de los Nesofontes, Western Cuba: stratigraphy, chronology, diversity, and paleoecology // Palaeontol. Electron. 2020c. V. 23(3):

a57.

<https://doi.org/10.26879/995>

Orihuela J., Viñola L.W., Jiménez Vázquez O. et al. Assessing the role of humans on Greater Antillean land vertebrate extinctions: new insights from Cuba // Quart. Sci. Rev. 2020b. V. 249. Art. 106597.

<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106597>

Orihuela J., Viñola L.W., Viera R.A. New bat locality records from Cuba with emphasis on the Province of Matanzas // Novit. Caribaea. 2020a. V. 14. P. 96–116.

Orr R.T., Silva Taboada G. A new species of bat of the genus *Antrozous* from Cuba // Proc. Biol. Soc. Washington. 1960. V. 73. P. 83–86.

Rojas D., Warsi O.M., Dávalos L.M. Bats (Chiroptera: Nocilionoidea) challenge a recent origin of extant Neotropical diversity // Syst. Biol. 2016. V. 65. № 3. P. 432–448.

Rossina V.V. Bats as an indicator of human activity in the paleolithic using the example of Denisova cave, Northwestern Altai // Paleontol. J. 2006. V. 40. Suppl. 4. P. S494–S500.

Siles L., Rios R.S. Family Phyllostomidae Gray 1825 (Chiroptera): summary 2000 to 2018 // Spec. Publ. Museum Texas Tech. Univ. 2019. № 71. P. 131–147.

Silva Taboada G. Fossil Chiroptera from cave deposits in central Cuba, with a description of two new species (genera *Pteronotus* and *Mormoops*) and the first West Indian record of *Mormoops megalophylla* // Acta Zool. Cracov. 1974. V. 19. № 3. P. 33–74.

Silva Taboada G. Historia y actualización taxonómica de algunas especies antillanas de murciélagos de los géneros *Pteronotus*, *Brachyphylla*, *Lasiurus*, y *Antrozous* (Mammalia: Chiroptera) // Poeyana. 1976. V. 153. P. 1–24.

Silva Taboada G. Los murciélagos de Cuba. La Habana: Editorial Acad., 1979. 423 p.

Solari S., Medellín R.A., Rogríguez-Herrera B. et al. Family Phyllostomidae (New World leaf-nosed bats) // Handbook of the Mammals of the World. V. 9. Bats / Eds D.E. Wilson, R.A. Mittermeier. Barcelona: Lynx Edicions, 2019. P. 598–672.

Suárez W. The enigmatic snipe *Capella* sp. (Aves: Scolopacidae) in the fossil record of Cuba // Carib. J. Sci. 2004. V. 40. № 1. P. 155–157.

Suárez W., Díaz-Franco S. A new fossil bat (Chiroptera: Phyllostomidae) from a Quaternary cave in Cuba // Carib. J. Sci. 2003. V. 39. № 3. P. 371–377.

Suárez W., Díaz-Franco S. Estudio paleontológico del depósito fosilífero El Abrón, Pinar del Río (Sinopsis de las aves fósiles de Cueva El Abrón, Pinar del Río, Cuba) // Biodiversidad Paleontológica del Archipiélago Cubano: Bases Cartográficas y Conservacionistas. Informe final del proyecto 022 AMA-CITMA; 074 MNHN. Havana: Museo Nacion. Historia Natur. Cubana, 2011. P. 13.

Swanepoel P., Genoways H.H. *Brachyphylla nana* // Mammal. Species. 1983. № 206. P. 1–3.

Syromyatnikova E., Aranda E., Fiol González S. The first fossil record of *Cadea* (Amphisbaenia, Cadeidae) and other amphisbaenian remains from the Upper Pleistocene of Cuba // J. Vertebr. Paleontol. 2020. V. 39. e1729167. <https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1729167>

Syromyatnikova E., Aranda E., Fiol González S. First insight into the diversity of snakes in the Pleistocene of Cuba // Acta Palaeontol. Pol. 2021. V. 66. № 2. P. 395–407. <https://doi.org/10.4202/app.00766.2020>

Taylor P., Lim B., Pennay M. et al. Family Molossidae (free-tailed bats) // Handbook of the Mammals of the World. V. 9. Bats / Eds D.E. Wilson, R.A. Mittermeier. Barcelona: Lynx Edicions, 2019. P. 598–672.

Viera R.A. Aportes a la quiropteroфаuna nacional // Rev. Espeleol. Arqueol. 2004. V. 5. № 1. P. 21–23.

Wetterer A.L., Rockman M.V., Simmons N.B. Phylogeny of phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites // Bull. Amer. Museum Natur. Hist. 2000. V. 248. P. 1–200.

Wołoszyn B.W., Silva Taboada G. Nueva especie fósil de *Artibeus* (Mammalia: Chiroptera) de Cuba, y tipificación preliminar de los depósitos fosilíferos cubanos contentivos de mamíferos terrestres // Poeyana. 1977. V. 161. P. 1–17.

New Records of Bats (Chiroptera, Mammalia) from the Pleistocene El Abrón Locality (Cuba)

V. V. Rosina¹, A. V. Lopatin¹, A. K. Agadjanian¹, S. Fiol González²

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

²*National Museum of Natural History of Cuba, Havana, Calle Obispo 61, Cuba*

A study of new materials on bats from layer VII of the Late Pleistocene karst El Abrón locality (Pinar del Río Province, Cuba) has identified remains of *Macrotus waterhousii* Gray, *Artibeus anthonyi* (Wołoszyn et Silva Taboada), *Brachyphylla nana* Miller, *Phyllonycteris poeyi* Gundlach, *Monophyllus redmani* Leach (Phyllostomidae), *Antrozous koopmani* Orr et Silva Taboada (Vespertilionidae), *Pteronotus parnellii* (Gray) (Mormoopidae), and *Rhizomops brasiliensis* (Geoffroy) (Molossidae). The presence of the historically extinct species *Artibeus anthonyi* and *Antrozous koopmani*, endemic to Cuba, is typical for the Late Pleistocene taphocenoses of the island.

Keywords: Chiroptera, Phyllostomidae, Vespertilionidae, Mormoopidae, Molossidae, Late Pleistocene, Cuba

УДК 56.022:57.073

АКАНТОМОРФНЫЕ АКРИТАРХИ ИЗ ОТЛОЖЕНИЙ ВЕНДА ВНУТРЕННИХ РАЙОНОВ СИБИРСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

© 2023 г. Е. Ю. Голубкова*

Институт геологии и геохронологии докембрия РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: golubkovaeyu@mail.ru

Поступила в редакцию 18.08.2022 г.

После доработки 31.08.2022 г.

Принята к публикации 31.08.2022 г.

Изучен таксономический состав акантоморфных акритарх из терригенных отложений венда Предпатомского, Непско-Ботуобинского, Сюгджерского и Анабарского структурно-фациальных районов Сибирской платформы. Разнообразные орнаментированные микрофоссилии обнаружены на трех стратиграфических уровнях — в средних частях нижнего и верхнего подгоризонтов непского горизонта и в нижней подсвите бюксской свиты тирского горизонта. Проведено монографическое описание новых акантоморфных акритарх *Tanarium longidigitatum* sp. nov., *Tuberculum proteum* sp. nov., *Unicrescentia tubulosa* gen. et sp. nov. и двухслойных гладкостенных микрофоссилий *Pterospermomorpha mutabilis* sp. nov.

Ключевые слова: акантоморфные акритархи, микрофоссилии, стратиграфия, непский, тирский горизонты, венд, эдиакарий, Восточная Сибирь

DOI: 10.31857/S0031031X23010051, **EDN:** FIZBVF

ВВЕДЕНИЕ

К докембрийским органикостенным микрофоссилиям относят большую группу разнообразных по морфологии и гетерогенных по своей природе ископаемых микроорганизмов и их фрагментов, средние размеры которых не превышают, как правило, 500 мкм. Микрофоссилии сохраняются в сероцветных аргиллитах и алевролитах в виде сплюснутых до тончайших пленок органических остатков. Ископаемые организмы извлекают из породы в результате воздействия на нее 45%-й плавиковой (HF) и 10%-й соляной (HCl) кислот и в дальнейшем изучают в постоянных препаратах (Герман, 1974; Голубкова и др., 2021). При разработке классификации докембрийских микрофоссилий использовался формальный подход, что определялось дефицитом биологической информации, связанной с неполной сохранностью ископаемого материала (Микрофоссилии..., 1989 и др.).

Несмотря на длительную историю изучения докембрийских микрофоссилий, большинство выявленных таксонов до сих пор не находят своего места в систематике современных организмов. Особенно остро стоит проблема с вендскими (эдиакарскими) акантоморфными акритархами. Эти ископаемые микроорганизмы сопоставляются с современными динофлагеллятами или с зигоспорами зеленых водорослей (Moczyłowska et al., 2011 и др.), отдельные таксоны или эдиакар-

ские биоты в целом интерпретируются как цисты яиц многоклеточных морских беспозвоночных животных (Yin et al., 2007; Cohen et al., 2009; Sergeev et al., 2011; Воробьева, Сергеев, 2014 и др.) или как гигантские серные бактерии, близкие к современному роду *Thiomargarita* Schulz, Brinkhoff, Ferdelman, Mariné, Teske et Jorgensen (Bailey et al., 2007). Некоторые из предлагаемых интерпретаций были позднее поставлены под сомнение. Так, изучение морфологии и процессов постмортального разложения современных бактерий *Thiomargarita* sp. не подтвердило вывод о сопоставлении микрофоссилий вида *Tianzhushania ornata* (Xiao et Knoll), emend. Yin, Bengtson et Yue с серными бактериями (Cunningham et al., 2011).

Вендские (эдиакарские) акантоморфные биоты распространены в интервале от 630 до 540 млн лет назад (Liu et al., 2013; Голубкова, Кузнецов, 2014; Голубкова и др., 2015; Zhou et al., 2019; Grazhdankin et al., 2020; Xiao et al., 2022 и др.). Они отличаются высоким морфологическим разнообразием, а их размеры колеблются в интервале от 30 до 1000 мкм. Такой разброс данных скорее указывает на гетерогенную природу микрофоссилий, а это предполагает, что выводы авторов могут быть вполне корректны применительно к отдельным таксонам, но не к группе эдиакарских акантоморфит в целом.

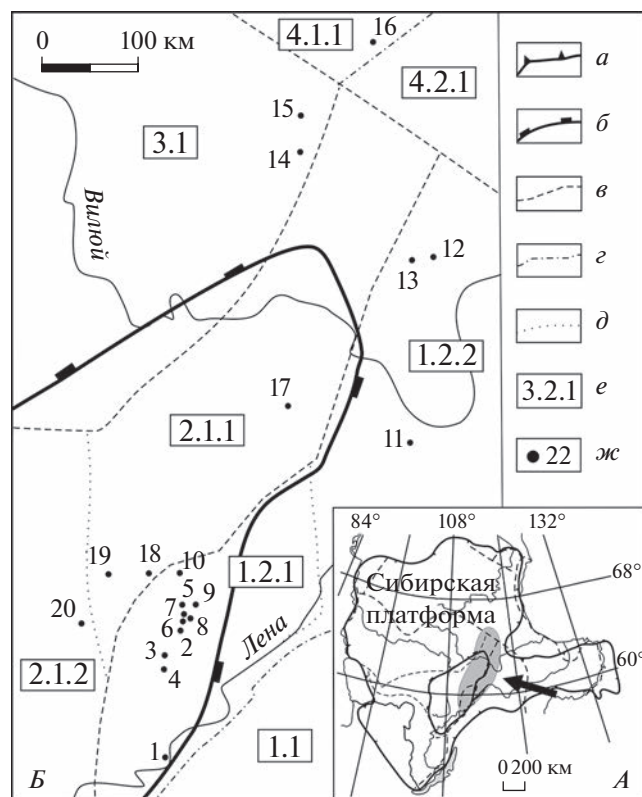


Рис. 1. Район исследований (А) и местоположение изученных скважин (Б) на схеме структурно-фациального районирования Сибирской платформы (Стратиграфия..., 2005): а – граница Сибирской платформы; б – граница Непско-Ботуобинской антеклизы; в – граница фациальных регионов; г – граница фациальных районов; д – граница фациальных зон; е – индексы фациальных регионов, районов, зон: 1 – Байкало-Патомского регион, 1.1 – Патомский район, 1.2 – Предпатомский район, 1.2.1 – Нюйско-Пеледуйская зона, 1.2.2 – Вилочанская зона, 2.1 – Непско-Ботуобинский район Катангско-Ботуобинского региона, 2.1.2 – Ботуобинская зона, 2.1.2 – Приленско-Непская зона, 3.1 – Сюгджерский район Туруханно-Сюгджерского региона, 4 – Анабаро-Алданский регион, 4.1.1 – Куонамская зона Анабарского района, 4.2.1 – Синская зона Алданского района; жс – положение скважин: 1 – Чайкинская-367; Талаканская площадь: 2 – 806, 3 – 823, 4 – 826; Нижнехамакинская площадь: 5 – 841, 6 – 843, 7 – 845, 8 – 848, 9 – 849, 10 – Озерная-761, 11 – Вилуйско-Джербинская-642, 12 – Меикская-2231, 13 – Средне-Ыгыаттинская-2630, 14 – Дюданская-2910, 15 – Накынская-2950, 16 – Эйикская-3430, 17 – Северо-Юрегинская-1591, 18 – Пеледуйская-750, 19 – Западная-741, 20 – Верхнечонская-96.

В настоящей статье представлены результаты изучения новых акантоморфных акритарх, обнаруженных в терригенных отложениях венда внутренних районов Сибирской платформы (рис. 1).

Автор выражает искреннюю признательность Б.Б. Кочневу за предоставленные образцы керн по скважинам Предпатомского и Сюгджерского районов. Исследования проведены в рамках темы

НИР ИГГД РАН № FMUW-2021-0003 и при использовании оборудования Центра коллективного пользования аналитических исследований ранней истории земли (ЦКП АИРИЗ) ИГГД РАН, С.-Петербург.

ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЗОР И ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОТЛОЖЕНИЙ ВЕНДА

Разнообразные по таксономическому составу ассоциации акантоморфных микрофоссилий обнаружены в 20 скважинах, пробуренных в Предпатомском, Непско-Ботуобинском, Сюгджерском и Анабарском структурно-фациальных районах (Волкова и др., 1980; Рудавская, Васильева, 1989; Колосова, 1991; Moczyłowska et al., 1993; Голубкова и др., 2010; Наговицин, Кочнев, 2015; Голубкова, Кочнев, 2018 и др.) (рис. 1).

Осадочная последовательность венда внутренних районов Сибирской платформы сложена ледниковыми образованиями конгломератовой и доломитовой (car-dolomites) толщ, которые выше по разрезу перекрываются терригенными отложениями талаканской свиты, вилочанского и непского горизонтов, а также карбонатными породами тирского и даниловского горизонтов (Решения..., 1989; Стратиграфия..., 2005; Кочнев и др., 2015; Мельников, 2018) (рис. 2). Вилочанский горизонт с перерывом залегает на талаканской свите или породах фундамента и также с несогласием перекрывается непским горизонтом. К вилочанскому горизонту отнесены бетичинская и хоронохская свиты. Непский горизонт расчленяется на два подгоризонта, которые имеют ритмичное строение. Нижняя часть каждого ритма сложена песчаниками, а верхняя – аргиллитами и алевролитами. В Вилочанской зоне Предпатомского р-на к нижнему подгоризонту отнесены талахская, бесюряхская и ынахская свиты, а к верхнему – харыстанская свита. Этим стратиграфическим подразделениям в Нюйско-Пеледуйской зоне отвечают талахская и паршинская свиты, на востоке Сюгджерского и юге Анабарского р-нов – талахская и харыстанская свиты, в Ботуобинской зоне – талахская и курсовская свиты, а на востоке Приленско-Непской зоны – талахская и паршинская свиты. Тирский горизонт согласно залегает на породах непского горизонта и расчленяется на терригенную нижнюю подсвиту бюксской свиты и карбонатную верхнюю подсвиту бюксской свиты. Граница венда–кембрия проведена внутри даниловского горизонта по появлению мелкораконной фауны зоны *Nochogocyathus sunnaginicus* (Хоментовский и др., 1998; Стратиграфия..., 2005). Наиболее мощные и стратиграфически полные разрезы вскрыты на восточном склоне Непско-Ботуобинской антеклизы и в Предпатомском прогибе (рис. 2).

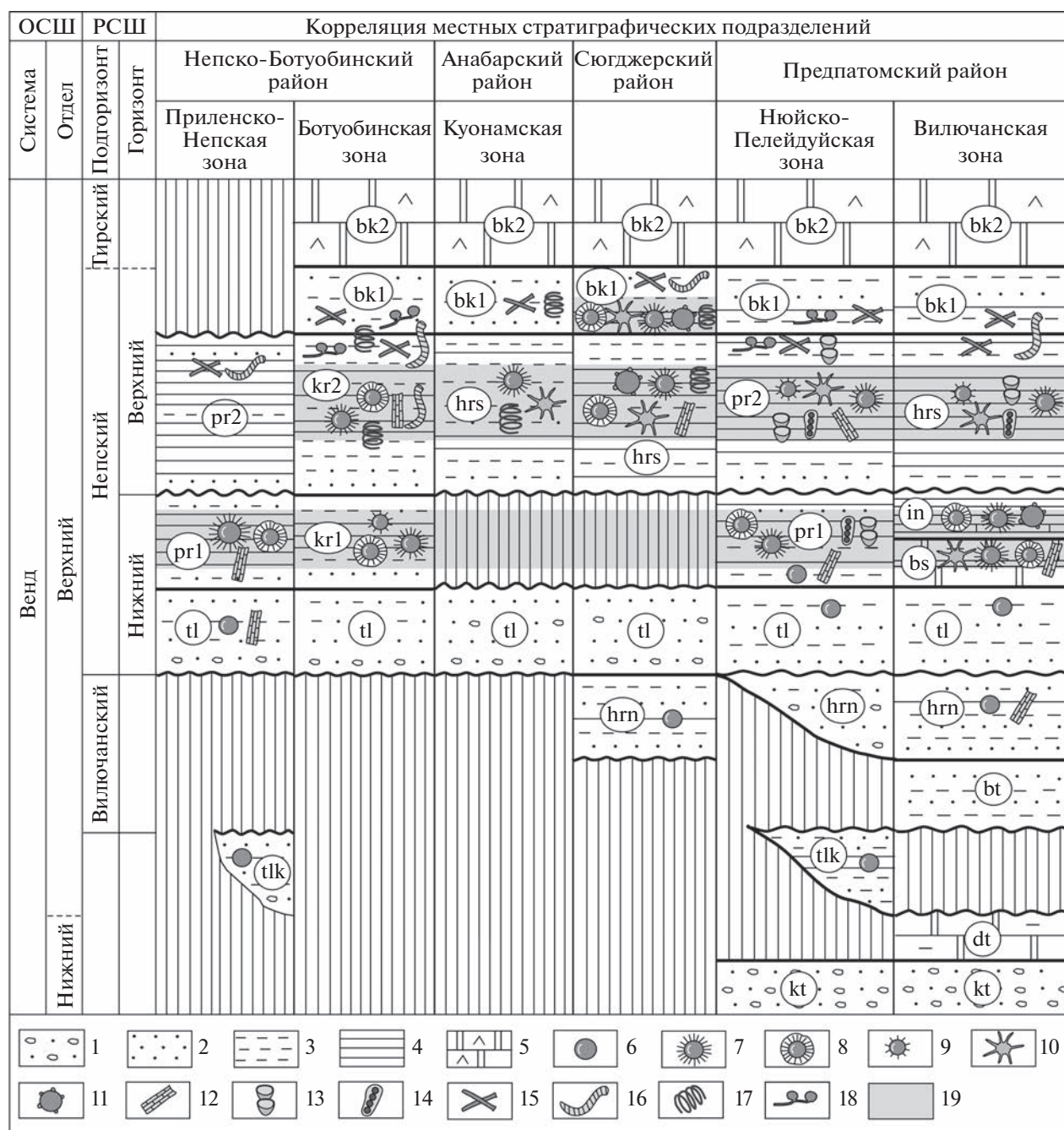


Рис. 2. Положение микрофоссилий в Региональной стратиграфической схеме венда внутренних районов Сибирской платформы (Стратиграфия..., 2005). Обозначения: 1 – конгломераты и гравелиты, 2 – песчаники, 3 – алевролиты, 4 – аргиллиты, 5 – ангидрито-доломиты, 6–18 – микрофоссилии: 6 – *Leiosphaeridia* sp., 7 – *Appendisphaera* sp., 8 – ?*Appendisphaera tabifica*, 9 – *Cava spina acuminata*, 10 – *Tanarium* sp., 11 – *Tuberculum proteum*, 12 – *Talakania obscura*, 13 – *Nepia calycina*, 14 – *Namakinia* sp., 15 – *Siphonophycus* sp., 16 – *Oscillatorioopsis* sp., 17 – *Obruchevela* sp., 18 – *Vanavarataenia insolita*, 19 – интервал распространения акантоморфных акритарх. Сокращения: ОСШ – Общая стратиграфическая шкала, РСШ – Региональная стратиграфическая шкала, kt – конгломератовая толща, dt – доломитовая толща, tlk – талаканская свита, bt – бетичинская свита, hrn – хоронохская свита, tl – талахская свита, kr1 – нижняя подсвита курсовской свиты, kr2 – верхняя подсвита курсовской свиты, pr1 – нижняя подсвита паршинской свиты, pr2 – верхняя подсвита паршинской свиты, bs – бесюряхская свита, in – ынахская свита, hrs – харыстанская свита, bk1 – нижняя подсвита бюксской свиты, bk2 – верхняя подсвита бюксской свиты.

В талаканской свите, вилучанском горизонте и в нижней части нижнего подгоризонта непско-го горизонта распространены морфологически

просто устроенные, транзитные микрофоссилии *Leiosphaeridia crassa* (Naumova) emend. Jankauskas, *L. minutissima* (Naumova) emend. Jankauskas, *L. te-*

nuissima Eisenack и Siphonophycus Schopf emend. Knoll et Swett. На отдельных стратиграфических уровнях в глинистых прослоях обнаружены нитчатые цианобактерии *Talakania obscura* Kolosov emend. Golubkova.

Средняя часть непского горизонта охарактеризована таксономически разнообразными ассоциациями, содержащими эдиакарские акантоморфные акритархи. Наиболее богатые биоты установлены в непском горизонте Предпатомского района и на востоке Сюгджерского района (рис. 2). Отсюда определены: акантоморфные акритархи *Appendisphaera grandis* (Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya) emend. Moczyłowska, *A. minima* Nagovitsin et M. Faizullin (табл. VII, фиг. 3; см. вклейку), *A. tenuis* (Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya) emend. Moczyłowska (табл. VII, фиг. 2), ?*Appendisphaera tabifica* (Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya) emend. Moczyłowska (табл. VII, фиг. 4), ?*Asseserium fusulentum* Moczyłowska et Nagovitsin, *Cavaspina acuminata* (Kolosova) emend. Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya, emend. Moczyłowska (табл. VII, фиг. 5), *Ceratosphaeridium glaberosum* Grey, *Densisphaera arista* Moczyłowska et Nagovitsin, *Tanarium araithekum* (Zang in Zang et Walter) emend. Grey, *T. conoideum* (Kolosova) emend. Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya, emend. Moczyłowska (табл. VII, фиг. 6), *T. longidigitatum* sp. nov. (табл. VII, фиг. 9–11), *T. paucispinosum* Grey, *T. tuberosum* (Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya) emend. Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya (табл. VII, фиг. 8), *Knollisphaeridium maximum* (Yin) emend. Knoll, emend. Willman (табл. VII, фиг. 7), *Mengeosphaera triangularis* Liu, Xiao, Yin, Chen, Zhou et Li, *Uniex crescentia tubulosa* gen. et sp. nov. (табл. VIII, фиг. 5–7; см. вклейку), гладкостенные оболочки *Leiosphaeridia crassa*, *L. jacutica* (Timofeev) emend. Mikhailova et Jankauskas, *L. minutissima*, *L. tenuissima*, *Cucumiforma vanavaria* Mikhailova, *Pterospermopsimorpha insolita* (B.V. Timofeev) emend. Mikhailova (табл. VIII, фиг. 8), *P. mutabilis* sp. nov. (табл. VIII, фиг. 9–12), овальные формы *Navifusa Combaz*, Lange et Pansart., цианобактерии *Nepia calycina* Golubkova, *Oscillatoria* Schopf emend. Knoll et Golubic, emend. Knoll, Swett et Mark, emend. Butterfield, *Siphonophycus* sp., *Talakania obscura*, грибоподобные организмы *Caudosphaera expansa* Hermann et Timofeev и проблематики *Namakinia* Rudavskaya. В верхнем подгоризонте непского горизонта Сюгджерского района дополнительно обнаружены новые акантоморфные акритархи *Tuberculum proteum* sp. nov. (табл. VIII, фиг. 1–4) и спирально свернутые цианобактерии *Obruchevela* Reitlinger emend. Yakschin et Luchinina. В Анабарском и Непско-Ботуобинском районах наблюдается постепенное сокращение таксономического разнообразия микрофоссилий (рис. 2). Из состава ассоциаций исчезают представители родов *Densisphaera*,

Knollisphaeridium, *Mengeosphaera*, *Tanarium*, *Nepia*, *Namakinia*, а широкое распространение на юго-западе и севере изученной площади получают виды *Appendisphaera grandis* (табл. VII, фиг. 1), *A. tenuis*, ?*A. tabifica* и *Talakania obscura*.

Выше по разрезу, в переходных отложениях непского — нижней части тирского горизонтов отмечается заметное сокращение видового разнообразия микрофоссилий. Из состава биот постепенно исчезают акантоморфные и некоторые другие характерные таксоны, а широкое, но кратковременное распространение получают цианобактерии *Obruchevela* sp., *Oscillatoria* sp., *Siphonophycus* и грибоподобные организмы *Vanavara* *insolita* Pjatiletov (рис. 2). Исключение составляет разрез скв. Дюданская-2910, вскрытый бурением на западе Сюгджерского района (рис. 1, 2). В алевролитах нижней подсвиты бюксской свиты скв. Дюданская-2910 обнаружены акритархи *Appendisphaera grandis*, *A. minima*, *A. tenuis*, ?*A. tabifica*, *Ceratosphaeridium glaberosum*, *Knollisphaeridium maximum*, *Tanarium conoideum*, *Tuberculum proteum* sp. nov., *Leiosphaeridia jacutica*, *L. crassa*, *L. tenuissima*, *L. minutissima*, *Pterospermopsimorpha insolita*, *P. mutabilis* sp. nov., *Navifusa* sp. и нитчатые цианобактерии *Talakania obscura*, *Obruchevela* sp., *Siphonophycus* sp. В верхней подсвите бюксской свиты тирского горизонта микрофоссилии выявлены не были.

Далее в работе приведено монографическое описание новых акантоморфных акритарх, отнесенных к четырем формальным родам: *Tanarium* (Kolosova) emend. Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya, *Tuberculum* Golubkova, *Bobrovskiy*, *Kushim* et *Plotkina*, *Uniex crescentia* gen. nov. и *Pterospermopsimorpha* B.V. Timofeev emend. Mikhailova et Jankauskas (рис. 3).

INCERTAE SEDIS

Г Р У П П А М И К Р О Ф О С С И Л И И

ПОДГРУППА АСРИТАРХА EVITT, 1963

Под *Tanarium* (Kolosova, 1991) emend. Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya, 1993

Tanarium longidigitatum Golubkova, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 9–11

На з в а н и е вида от *longus* лат. — длинный и *digitatus* лат. — пальцевидный.

Г о л о т и п — ИГГД РАН, № II-2; кол. № ВС-2010-НХ848; Россия, Восточная Сибирь, Нюйско-Пеледуйская зона Предпатомского р-на, скв. Нижне-хамакинская-848, гл. 1571.5 м, обр. 22, преп. 3766/1; верхний венд, непский горизонт, верхняя подсвита паршинской свиты; обозначен здесь, табл. VII, фиг. 10.

D i a g n o s i s. Large spherical smooth-walled vesicle, bearing irregularly spaced homogeneous process-

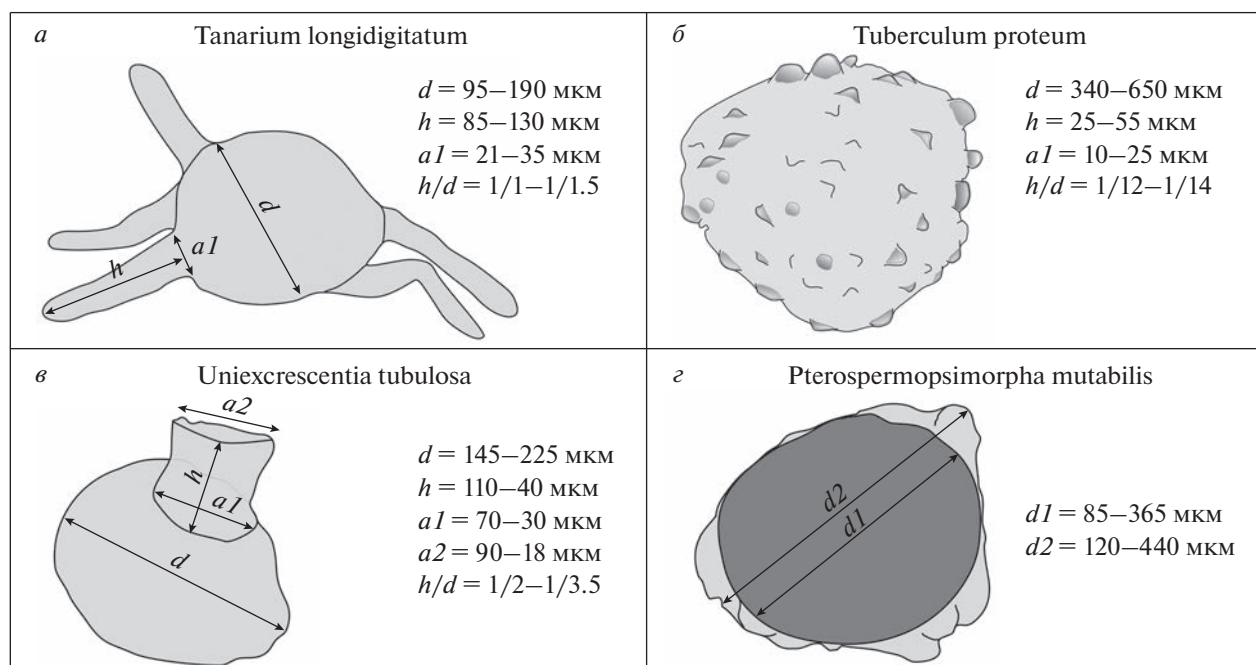


Рис. 3. Морфологическое строение и основные параметры размеров новых акритарх: а – *Tanarium longidigitatum*, б – *Tuberculum proteum*, в – *Uniexrescentia tubulosa*, г – *Pterospermopsimorpha mutabilis*. Обозначения: d – диаметр оболочки, h – длина выроста, $a1$ – ширина основания выроста, $a2$ – ширина окончания выроста, $d1$ – диаметр внутреннего тела, $d2$ – диаметр внешней оболочки.

es. Processes are finger-shaped, long, smoothly rounded at the ends, hollow and communicate openly with vesicle interior. The observed number of processes on the vesicle is from 4 to 12. Vesicles 95–190 μm in diameter. Processes 85–130 μm in length, 21–35 μm in basal width. The ratio of the length of the processes to the diameter of the vesicle is 1/1–1/1.5.

Описание (рис. 3, а). Большие, сферические гладкостенные оболочки, орнаментированные нерегулярно расположенными, гомогенными, полыми выростами, открытыми во внутреннюю полость. Выросты пальцевидной формы, длинные, плавно закругленные на окончаниях. У наименее деформированных экземпляров ширина выроста постоянная на всем его протяжении. Наблюдаемое количество выростов на оболочке – от 4 до 12. Диаметр оболочек у разных экземпляров составляет от 95 до 190 мкм, длина выростов изменяется от 85 до 130 мкм, ширина основания выростов – от 21 до 35 мкм. Те же параметры у голотипа составляют соответственно 120–150 мкм, 100–120 мкм и 25 мкм. Отношение длины выростов к диаметру оболочки – 1/1–1/1.5.

Сравнение. Новый таксон отличается от других видов рода *Tanarium* длинными, одинаковыми по ширине и плавно закругленными на окончаниях выростами.

Распространение. Сибирская платформа, Ньюско-Пеледуйская и Вилючанская зоны

Предпатомского р-на; верхний венд, непский горизонт, паршинская и харыстанская свиты.

Материал. 39 целых и частично разрушенных экз. хорошей и удовлетворительной сохранности из скв. Нижне-хамакинская-848 (гл. 1571.5 м) и Вилюйско-Джербинская-642 (инт. 2173.1–2169.9 м).

Род *Tuberculum* Golubkova, Bobrovskiy, Kushim et Plotkina, 2021

Tuberculum proteum Golubkova, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1–4

Название вида от *proteus* *лат.* – переменчивый, непостоянный.

Голотип – ИГГД РАН, № II-3; кол. № ВС-2010-Н2950; Россия, Восточная Сибирь, Слюджерский р-н, скв. Накынская-2950, гл. 3062.5 м, обр. 2950-2, преп. 2/1; верхний венд, непский горизонт, харыстанская свита; обозначен здесь, табл. VIII, фиг. 1.

Diagnosis. Large spherical vesicle with irregularly arranged pimples–tubercles. Pimples are communicate openly with vesicle interior. The ends of the processes are wide, smoothly rounded. Vesicles 340–650 μm in diameter. Processes 25–55 μm in length, 10–25 μm in basal width.

Описание (рис. 3, б). Крупные гладкостенные сферические оболочки, орнаментированные

нерегулярно расположенными выростами—бугорками, свободно сообщающимися с полостью оболочки. Окончания выростов широкие, плавно закругленные. Внутри выростов наблюдаются темные, бесструктурные уплотнения сферической формы, повторяющие их контуры. Диаметр оболочки 340–650 мкм (у голотипа — 480 мкм). Длина выростов в среднем составляет 25–55 мкм, ширина их основания — 10–25 мкм. Для данного таксона характерен высокий полиморфизм, проявляющийся в степени выраженности, размерах и количестве выростов на поверхности оболочки. В изученном материале присутствуют экземпляры от почти гладких, неявно орнаментированных форм, выросты которых лишь намечаются за счет приподнятых участков стенки оболочки, до экземпляров, выросты которых сформированы в отчетливо выраженные бугорки.

Сравнение. От выделенного ранее вида *T. mamillatum* Golubkova, Bobrovskiy, Kushim et Plotkina новый таксон отличается отсутствием характерного сосочковидного окончания на вершине выроста.

Распространение. Сибирская платформа, Слюджерский р-н, Вилючанская зона Предпатомского р-на, Приленско-Непская зона Непско-Ботуобинского р-на; верхний венд, ынахская, харыстанская и паршинская свиты непского горизонта, нижняя подсвита бюкской свиты тирского горизонта.

Материал. 64 целых и частично разрушенных экз. хорошей и удовлетворительной сохранности из скв. Накынская-2950 (гл. 3062.5 м), Дюданская-2910 (инт. 3415.3–3414.8 м), Средне-Ыгыаттинская-2230 (гл. 3421.4) и Верхнечонская-96 (гл. 1646.5).

Под *Uniexcrescentia* Golubkova, gen. nov.

Название рода от *uni-* лат. — один, единственный, и *excrescentia* лат. — вырост.

Типовой вид — *Uniexcrescentia tubulosa* sp. nov.

Диагноз. Сферические оболочки с одиночным полым крупным выростом, открытым во внутреннюю полость. Вырост цилиндрической формы.

Diagnosis. Spherical vesicle bearing a single large process. Process are cylindrical shape, hollow inside and freely communicate with vesicle cavity.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От рода *Ceratosphaeridium* Grey описываемые новые формы отличаются характерной цилиндрической формой и значительно более крупным размером выроста. В отличие от австралийского рода *Sticcasphaeridium* Zang et Walter новый таксон имеет одиночный крупный вырост в форме трубки.

Uniexcrescentia tubulosa Golubkova, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 5–7

Название вида от *tubulosus* лат. — трубчатый.

Голотип — ИГГД РАН, № II-4; кол. № ВС-2010-НХ849; Россия, Восточная Сибирь, Нюйско-Пелейдуйская зона Предпатомского р-на, скв. Нижнехамакинская-849, гл. 1605 м, обр. 20, преп. 3761/1; верхний венд, непский горизонт, верхняя подсвита паршинской свиты; обозначен здесь, табл. VIII, фиг. 7.

Diagnosis. Spherical smooth-walled vesicle with a single process freely communicating with the vesicle cavity. Process are large, cylindrical shape. Vesicles 145–225 µm in diameter. Process 40–110 µm in length, 30–70 µm wide at the base of the process, 18–90 µm wide at the end of the process. The ratio of the length of the processes to the diameter of the vesicle is 1/2–1/3.5.

Описание (рис. 3, в). Сферические гладкостенные оболочки с одиночным выростом, свободно сообщающимся с внутренней полостью. Вырост крупный, цилиндрической формы. Окончание выроста без сужения, предположительно, открыто во внешнюю среду. Параметры размеров у голотипа составляют: диаметр оболочки (d) 225 мкм, длина выроста (h) — 110 мкм, ширина основания выроста (a1) — 70 мкм, ширина окончания выроста (a2) — 90 мкм, отношение длины выроста к длине оболочки (h/d) — 1/2. Эти же параметры для второй и третьей оболочек соответственно: d — 155 мкм, h — 60 мкм, a1 — 35 мкм, a2 — 25 мкм, h/d — 1/2.5 и d — 145 мкм, h — 40 мкм, a1 — 30 мкм, a2 — 18 мкм, h/d — 1/3.5.

Распространение. Сибирская платформа, Нюйско-Пелейдуйская зона Предпатомского р-на, Ботуобинская зона Непско-Ботуобинского р-на; верхний венд, паршинская свита непского горизонта.

Материал. 3 целых экз. хорошей сохранности из скв. Нижнехамакинская-849 (гл. 1605 м), Пелейдуйская-750 (гл. 1836 м) и Чайкинская-367 (гл. 1419.7 м).

Под *Pterospermopsimorpha* B.V. Timofeev, 1966, emend. Mikhailova et Jankauskas, 1989

Pterospermopsimorpha mutabilis Golubkova, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 9–12

Название вида от *mutabilis* лат. — изменчивый, непостоянный.

Голотип — ИГГД РАН, № II-5; кол. № ВС-2010-О-761; Россия, Восточная Сибирь, Нюйско-Пелейдуйская зона Предпатомского р-на, скв. Озерная-761, гл. 1879 м, обр. 210, преп. 1953/4; верхний венд, непский горизонт, нижняя подсвита паршинской свиты; обозначен здесь, табл. VIII, фиг. 9.

Diagnosis. Vesicles are smooth-walled and consist of an inner body and an outer shell. The inner body 85–365 μm in diameter, spherical, smooth, thick, the outer contour is even. The outer shell 120–440 μm in diameter, smooth, thin, elastic. The outer shell arbitrarily adjoins the inner body, forming smoothly rounded hemispheres.

Описание (рис. 3, з). Гладкостенные формы, состоящие из внутреннего тела и внешней оболочки. Внутреннее тело сферической формы, гладкое, толстое, внешний контур четкий, ровный. Диаметр внутреннего тела у разных экземпляров изменяется от 85 до 365 мкм, этот же параметр у голотипа составляет 260 мкм. Внешняя оболочка гладкая, тонкая, эластичная, произвольно прилегает к внутреннему телу, образуя разнообразные по очертаниям плавно закругленные полусферы. Диаметр внешней оболочки составляет 120–440 мкм, у голотипа – 325 мкм.

Сравнение. От других видов рода *Pterospermopsimorpha* (табл. VIII, фиг. 8) описываемые новые формы отличаются невыдержанным внешним краем оболочки, свободно прилегающим к внутреннему телу.

Распространение. Восточная Сибирь, Слюджерский р-н, Вилючанская зона Предпатомского р-на, Приленско-Непская и Ботуобинская зоны Непско-Ботуобинского р-на; верхний венд, нижняя подсвита бюксской свиты тирского горизонта, бесюряхская, ынахская, харыстанская, курсовская и паршинская свиты непского горизонта.

Материал. Десятки целых и частично разрушенных экземпляров хорошей сохранности из скважин: Эйикская-3430 (инт. 2241.3–2235.3 м), Накынская-2950 (гл. 3062.5 м), Дюданская-2910 (гл. 3414.8 м), Меикская-2231 (инт. 4669.8–4666.35 м), Средне-Ыгыаттинская-2230 (инт. 3426.4–3420.7 м), Северо-Юрегинская-1591 (инт. 1962.3–1958.1 м), Пелейдуйская-750 (гл. 1836 м), Западная-741 (гл. 1820 м), Талаканская-806 (инт. 1584.2–1467 м), Талаканская-823 (гл. 1536 м), Талаканская-826 (гл. 1560.8 м), Нижнехамакинская-841 (инт. 1572.9–1570.5 м), Нижнехамакинская-843 (инт. 1508.7–1499.4 м), Нижнехамакинская-845 (инт. 1571.7–1567.8 м), Озерная-761 (инт. 1881–1867 м).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ палеонтологических данных позволил расширить наше представление о морфологическом разнообразии вендских (эдиакарских) акантоморфных акритарх. Близкие по таксономическому составу ассоциации установлены на трех стратиграфических уровнях – в нижнем и верхнем подгоризонтах непского горизонта и в нижней части тирского горизонта. Находка аканто-

морфной биоты непского типа в нижней подсвите бюксской свиты Слюджерского горизонта указывает на возможность отнесения терригенной части тирского горизонта к непскому горизонту.

В работе проведено монографическое описание нового рода и четырех новых видов акантоморфных и гладкостенных акритарх: *Tanarium longidigitatum* sp. nov., *Tuberculum proteum* sp. nov., *Unisexocrescentia tubulosa* gen. et sp. nov., *Pterospermopsimorpha mutabilis* sp. nov. Выявленные таксоны имеют характерный облик и относительно широкое латеральное распространения в разрезах венда внутренних районов Сибирской платформы, что может быть использовано в стратиграфических, палеоэкологических и палеофациальных построениях.

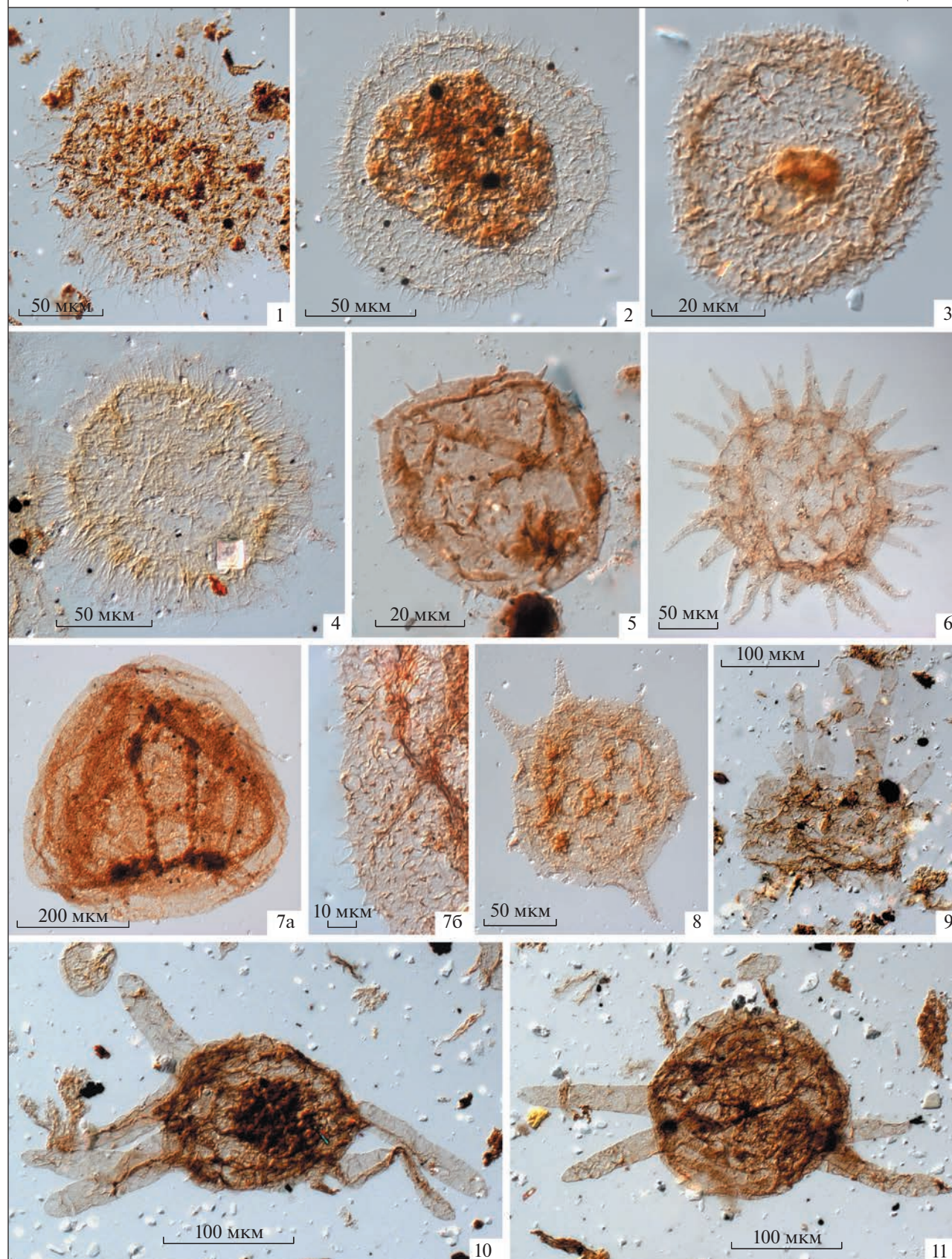
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

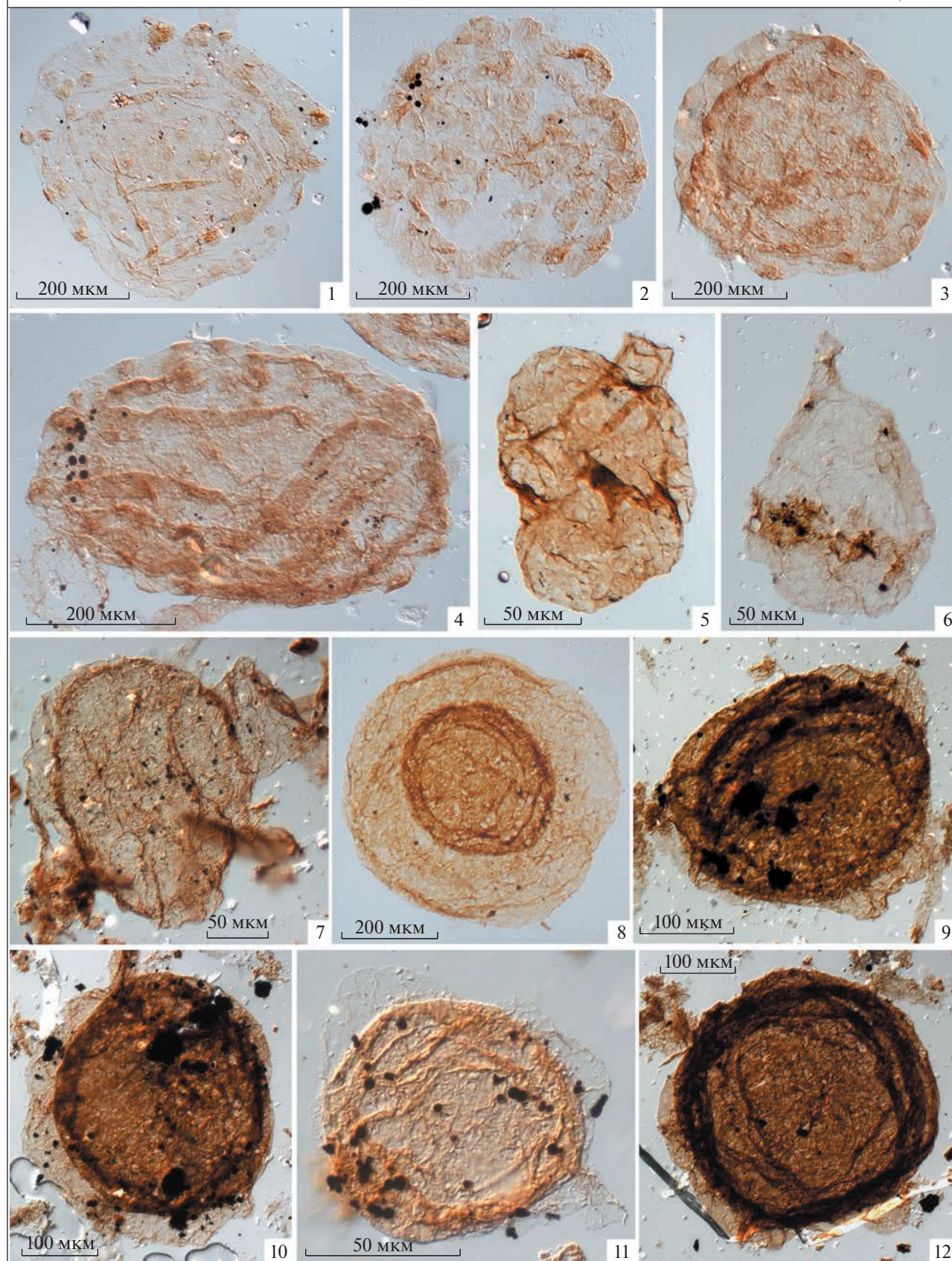
- Волкова Н.А., Кирьянов В.В., Пятилетов В.Г. и др. Микрофоссилии верхнего докембрия Сибирской платформы // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1980. № 1. С. 23–29.
- Воробьева Н.Г., Сергеев В.Н. Радикальные изменения в биосфере при переходе от позднего рифея к венду // Водоросли в эволюции биосферы / Ред. Рожнов С.В. М.: ПИН РАН, 2014. С. 6–36 (Сер. “Гео-биологические процессы в прошлом”).
- Герман Т.Н. Из опыта извлечения крупных растительных остатков и микрофоссилий с помощью химического растворения пород // Микрофоссилии СССР. Новосибирск: Наука, 1974. С. 97–99 (Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 81).
- Голубкова Е.Ю., Зайцева Т.С., Кузнецов А.Б. и др. Микрофоссилии и Rb-Sr возраст глауконитов в опорном разрезе верхнего протерозоя северо-востока Русской плиты (скв. Кельтменская-1) // Докл. Акад. наук. 2015. Т. 462. № 4. С. 444–448.
- Голубкова Е.Ю., Кочнев Б.Б. Органостенные микрофоссилии в верхнедокембрийских отложениях внутренних районов Сибирской платформы // Эволюция вещественного и изотопного состава докембрийской литосферы / Ред. Глебовицкий В.А., Балтыбаев Ш.К. СПб.: Издательско-полиграфическая ассоциация высших учебных заведений, 2018. С. 129–144.
- Голубкова Е.Ю., Кузнецов А.Б. Таксономическое разнообразие и корреляция эдиакарских комплексов акантоморфной палинофлоры мира // Водоросли в эволюции биосферы / Ред. Рожнов С.В. М.: ПИН РАН, 2014. С. 119–140 (Сер. “Гео-биологические процессы в прошлом”).
- Голубкова Е.Ю., Кузьменкова О.Ф., Кушим Е.А. и др. Распространение микрофоссилий в отложениях венда Оршанской впадины Восточно-Европейской платформы (Беларусь) // Стратигр. Геол. корреляция. 2021. Т. 29. № 6. С. 24–38.
- Голубкова Е.Ю., Раевская Е.Г., Кузнецов А.Б. Нижневендские комплексы микрофоссилий Восточной Сибири в решении стратиграфических проблем региона // Стратигр. Геол. корреляция. 2010. Т. 18. № 4. С. 3–27.

- Колосова С.П. Позднедокембрийские шиповатые микрофоссилии востока Сибирской платформы // Альгология. 1991. Т. 1. № 2. С. 53–59.
- Кочнев Б.Б., Покровский Б.Г., Прошенкин А.И. Верхне-неопротерозойский гляциокомплекс центральных областей Сибирской платформы // Докл. Акад. наук. 2015. Т. 464. № 4. С. 448–451.
- Мельников Н.В. Венд-кембрийский соленосный бассейн Сибирской платформы (Стратиграфия, история развития). Изд. 2-е. Новосибирск: СНИИГГиМС, 2018. 177 с.
- Микрофоссилии докембрия СССР / Ред. Янкаускас Т.В. Л.: Наука, 1989. 190 с.
- Наговицин К.Е., Кочнев Б.Б. Микрофоссилии и биофашии вендской ископаемой биоты юга Сибирской платформы // Геол. и геофизика. 2015. Т. 56. № 4. С. 748–760.
- Решения четвертого межведомственного регионального совещания по уточнению и дополнению стратиграфических схем венда и кембрия внутренних районов Сибирской платформы. Новосибирск: СНИИГГиМС, 1989. 40 с.
- Рудавская В.А., Васильева Н.И. Талсинский комплекс акритарх Непско-Ботуобинской антеклизы // Фито-стратиграфия и морфология спор древних растений нефтегазоносных провинций СССР. Л.: ВНИГРИ, 1989. С. 5–11.
- Стратиграфия нефтегазоносных бассейнов Сибири. Рифей и венд Сибирской платформы и ее складчатого обрамления / Ред. Конторович А.Е. Новосибирск: “Гео”, 2005. 432 с.
- Хоментовский В.В., Федоров А.Б., Карлова Г.А. Нижняя граница кембрия во внутренних районах севера Сибирской платформы // Стратигр. Геол. корреляция. 1998. Т. 6. № 1. С. 3–11.
- Bailey J.V., Joye S.B., Kalanetra K.M. et al. Evidence of giant sulfur bacteria in Neoproterozoic phosphorites // Nature. 2007. V. 445. P. 198–201.
- Cohen P.A., Knoll A.H., Kodner R. Large spinose microfossils in Ediacaran rocks as resting stages of early animals // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2009. V. 106. P. 6519–6524.
- Cunningham J.A., Thomas C.-W., Bengtson S. et al. Experimental taphonomy of giant sulphur bacteria: implications for the interpretation of the embryo-like Ediacaran Doushantuo fossils // Proc. R. Soc. B. 2011. V. 279. P. 1857–1864.
- Grazhdankin D., Nagovitsin K., Golubkova E. et al. Doushantuo-Pertatataka-type acanthomorphs and Ediacaran ecosystem stability // Geology. 2020. V. 48. P. 708–712.
- Liu P., Yin C., Chen S. et al. The biostratigraphic succession of acanthomorph acritarchs of the Ediacaran Doushantuo Formation in Yangtze Gorges, South China and its biostratigraphic correlation with Australia // Precambrian Res. 2013. V. 225. P. 29–43.
- Moczyłowska M., Landing E., Zang W., Palacios T. Proterozoic phytoplankton and timing of Chlorophyta algae original // Palaeontology. 2011. V. 54. P. 721–733.
- Moczyłowska M., Vidal G., Rudavskaya V.A. Neoproterozoic (Vendian) phytoplankton from the Siberian Platform, Yakutia // Palaeontology. 1993. V. 36. P. 495–521.
- Sergeev V.N., Knoll A.N., Vorob’eva N.G. Ediacaran microfossils from the Ura Formation, Baikal-Patom Uplift, Siberian: taxonomy and biostratigraphic significance // J. Paleontol. 2011. V. 85. № 5. P. 987–1011.
- Xiao S., Jiang G., Ye Q. et al. Systematic paleontology, acritarch biostratigraphy, and $\delta^{13}\text{C}$ chemostratigraphy of the early Ediacaran Krol A Formation, Lesser Himalaya, northern India // J. Paleontol. 2022. P. 1–62. <https://doi.org/10.1017/jpa.2022.7>
- Yin L., Zhu M., Knoll A.H. et al. Doushantuo embryos preserved inside diapauses egg cyst // Nature. 2007. V. 446. P. 661–663.
- Zhou C., Yuan X., Xiao S. et al. Ediacaran integrative stratigraphy and timescale of China // Sci. China: Earth Sci. 2019. V. 62. № 1. P. 7–24.

Объяснение к таблице VII

- Фиг. 1. *Appendisphaera grandis* (Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya) emend. Moczyłowska; скв. Западная-741, гл. 1812.8 м, обр. 276, преп. 1911/1; верхняя подсвита паршинской свиты.
- Фиг. 2. *Appendisphaera tenuis* (Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya) emend. Moczyłowska; скв. Дюданская-2910, гл. 3414.8 м, обр. 16, преп. 3758/1; нижняя подсвита бюксской свиты.
- Фиг. 3. *Appendisphaera minima* Nagovitsin et M. Faizullin; скв. Дюданская-2910, гл. 3414.8 м, обр. 16, преп. 3758/1; нижняя подсвита бюксской свиты.
- Фиг. 4. *?Appendisphaera tabifica* (Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya) emend. Moczyłowska; скв. Накынская-2950, гл. 3062.5 м, обр. H2950-2, преп. 2/1; харыстанская свита.
- Фиг. 5. *Cavaspina acuminata* (Kolosova) emend. Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya, emend. Moczyłowska; скв. Талаканская-806, инт. 1467–1473.9 м, обр. 2, преп. 1091/3; верхняя подсвита паршинской свиты.
- Фиг. 6. *Tanarium conoideum* (Kolosova) emend. Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya, emend. Moczyłowska; скв. Нижне-хамакинская-845, гл. 1571.7 м, обр. 845/35, преп. 35/7; верхняя подсвита паршинской свиты.
- Фиг. 7. *Knollisphaeridium maximum* (Yin) emend. Knoll, emend. Willman; скв. Средне-Ыгыаттинская-2630, гл. 3421.4 м, обр. сы3421.4, преп. 11; ынахская свита.
- Фиг. 8. *Tanarium tuberosum* (Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya) emend. Moczyłowska, Vidal et Rudavskaya, emend. Moczyłowska; скв. Накынская-2950, гл. 3062.5 м, обр. H2950-2, преп. 2/27; харыстанская свита.
- Фиг. 9–11. *Tanarium longidigitatum* sp. nov.; скв. Нижнехамакинская-848, гл. 1571.5 м, обр. 22: 9 – преп. 3766/2; 10, 11 – преп. 3766/1, 10 – голотип № II-2; верхняя подсвита паршинской свиты.





Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1–4. *Tuberculum proteum* sp. nov.; скв. Накынская-2950, гл. 3062.5 м, обр. H2950-2: 1 – голотип № II-3, преп. 2/1; 2 – преп. 2/25, 3 – преп. 2/10; 4 – преп. 2/2; харыстанская свита.

Фиг. 5–7. *Uniexcrementia tubulosa* gen. et sp. nov.: 5 – скв. Пелейдуйская-750, гл. 1836 м, обр. 701, преп. 611/2; 6 – скв. Чайкинская-367, гл. 1419.7 м, обр. 6, преп. 6/19; 7 – голотип № II-4, скв. Нижнехамакинская-849, гл. 1605 м, обр. 20, преп. 3761/1; паршинская свита.

Фиг. 8. *Pterospermopsimorpha insolita* (B.V. Timofeev) emend. Mikhailova; скв. Накынская-2950, гл. 3062.5 м, обр. H2950-1, преп. 2/3; харыстанская свита.

Фиг. 9–12. *Pterospermopsimorpha mutabilis* sp. nov.: 9, 10, 12 – скв. Озерная-761, паршинская свита; 9, 12 – гл. 1879 м, обр. 210, преп. 1953/4, 9 – голотип № II-5, 10 – гл. 1879.5 м, обр. 211, преп. 1954/4; 11 – скв. Дюданская-2910, гл. 3414.8 м, обр. 16, преп. 3758/1; нижняя подсвита бюкской свиты.

Acanthomorphic Acritarchs from the Vendian Deposits of Interior Areas of the Siberian Platform

E. Yu. Golubkova

Institute of Precambrian Geology and Geochronology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia

The taxonomic composition of acanthomorphic acritarchs from the Vendian terrigenous deposits of the Prepatom, Nepa-Botuoba, Syugdzhera and Anabar structural-facies districts of the Siberian Platform has been studied. We have found acanthomorphic microfossils at three stratigraphic levels: in the lower and upper parts of the Nepa Regional Stage and in the lower subformation of the Byuk Formation of the Tira Regional Stage. Monographic description of new acritarchs *Tanarium longidigitatum* sp. nov., *Tuberculum proteum* sp. nov., *Uniexcrementia tubulosa* gen. et sp. nov. and *Pterospermopsimorpha mutabilis* sp. nov. was carried out.

Keywords: Acanthomorphic acritarchs, microfossils, stratigraphy, Nepa and Tira Region Stages, Vendian, Ediacaran, Eastern Siberia

УДК 561.43:551.762

НОВЫЙ ПРЕДСТАВИТЕЛЬ РОДА PINUS L. ИЗ ЮРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ БЕЛГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ, РОССИЯ

© 2023 г. Н. В. Баженова^a, *, А. В. Баженов^a, М. В. Теклева^a, А. С. Резвый^b

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

^bЗоологический музей Зоологического института РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: gordynat@mail.ru

Поступила в редакцию 23.12.2021 г.

После доработки 01.08.2022 г.

Принята к публикации 01.08.2022 г.

Новый вид ископаемых сосен *Pinus bukatkinii* sp. nov. обнаружен в среднеюрских отложениях Стойленского карьера (окрестности г. Старый Оскол, Белгородская обл.). Семенные шишки нового вида обладают четырьмя ключевыми диагностическими признаками представителей рода *Pinus* L.: утолщающиеся в верхней части семенные чешуи, имеющие апофизы с умбо; единый след, васкуляризирующий семенную чешую и брактею; смоляные каналы входят в основание семенной чешуи абаксально; адаксиально выпуклые проводящие пучки семенной чешуи. Отличительной особенностью нового вида является сильная склерификация основной паренхимы семенных чешуй. В шишках *P. bukatkinii* sp. nov. обнаружены галереи, оставленные фитофагами, что является древнейшим задокументированным случаем питания на семенных шишках сосновых.

Ключевые слова: юрский период, Pinaceae, морфология, анатомия, систематика, повреждения растений

DOI: 10.31857/S0031031X23010038, **EDN:** FIULLA

ВВЕДЕНИЕ

Число находок семенных шишек анатомической сохранности, отнесенных к роду *Pinus*, чрезвычайно мало. Один из древнейших представителей этого рода, *P. yorkshirensis* Ryberg, Stockey, Hilton, Mapes, Riding et Rothwell, происходит из нижнемеловых (готерив–барремских) отложений Йоркшира, Англия (Ryberg et al., 2012), другой, *P. belgica* Alvin, — из вельда Бельгии (Alvin, 1960). Всего два вида известно из верхнего мела: *P. mutoi* Saiki из коньяка о-ва Хоккайдо, Япония (Saiki, 1996) и *P. driftwoodensis* Miller et Malinky из сантона Нью Джерси, США (Miller, Malinky, 1986). Помимо этих четырех видов, отнесенных к современному роду, в меловом периоде существовали таксоны, обнаруживавшие ряд морфолого-анатомических особенностей, характерных для семенных шишек *Pinus*, но в разной степени отличавшихся от них (Miller, 1976; Falder et al., 1998; Taylor et al., 2009). Такие шишки относят к родам *Pityostrobus* Dutt, *Pseudoaraucaria* Fliche и *Obirastrobus* T. Ohsawa, M. Nishida et H. Nishida (Alvin, 1957; Miller, 1976; Ohsawa et al., 1992). Ряд исследователей возражает против самостоятельности рода *Obirastrobus* и предлагает рассматривать его представителей в рамках рода *Pityostrobus* (Smith, Stockey, 2001, 2002). Описанный ниже новый вид является пока лишь вторым юрским представителем семейства Pinaceae, для которого известно анатомическое строение. Первый, *Eath-*

iestrobus mackenziei Rothwell, Mapes, Stockey et Hilton из кимериджских отложений Черного о-ва, Северо-Восточная Шотландия (Rothwell et al., 2012), имеет примитивное строение и существенно отличается от представителей рода *Pinus*.

Появившийся в триасе и широко распространенный в юре — раннем мелу род *Schizolepidopsis* Doweld, по мнению ряда исследователей, также должен быть отнесен к сосновым (Harris, 1979; Leslie et al., 2013; Matsunaga et al., 2021 и др.). Данные анатомии пока что известны только для одного раннемелового представителя данного рода (Matsunaga et al., 2021), отношение которого к более древним представителям не вполне ясно.

Семенные шишки *Pinus bukatkinii* sp. nov. являются самой древней находкой, демонстрирующей ключевые анатомические признаки, характерные для шишек рода *Pinus*, согласно Ч. Миллеру (Miller, 1976), а также самой древней находкой репродуктивных органов представителя семейства сосновых анатомической сохранности.

Авторы благодарны М.С. Рогову из Геологического ин-та РАН, Москва (ГИН РАН) за обсуждение вопросов геологии Стойленского местонахождения, и Р.А. Ракитову из Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН, Москва (ПИН РАН) за помощь при работе с СЭМ и компьютерным рентгеновским томографом. Работа поддержана грантом РФФИ № 19-04-00046.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученный материал происходит из Стойленского карьера, Белгородская обл. (окрестности г. Старый Оскол), где он был собран В.В. Букаткиным (Стойленский горно-обогатительный комбинат) в 2001–2002 гг. из небольшой песчанистой линзы с растительным детритом, датированной средней юрой, предположительно, батом (Баженов, Баженова, 2022). Фрагменты семенных шишек сохранились преимущественно в виде бурого угля, но некоторые из них подверглись частичной пиритизации; у нескольких экземпляров ткани частично замещены белым глинистым матриксом. Часть углефицированных шишек имеют превосходную анатомическую сохранность.

Поверхность обнаруженных шишек была покрыта эпоксидным клеем для предупреждения разрушения. При смачивании углистое вещество шишек начинает разрушаться, что не позволило изготовить тонкие срезы. Особенности морфологии образцов были изучены при помощи стереомикроскопа Leica M165C с цифровой камерой Leica DFC 420C. Анатомическое строение изучалось на поперечных и продольных сколах в СЭМ Tescan, а также с использованием компьютерных рентгеновских томографов SkyScan 1172 и Neoscan 80. Крупные углефицированные фрагменты плохо поддаются золочению и разрушаются при использовании режима высокого вакуума, поэтому преимущественно использовался режим низкого вакуума (BSE детектор, 20 кВ), без напыления. В режиме высокого вакуума (SE детектор, 30 кВ), с напылением золотом и палладием изучались фрагменты шишечных чешуй и семена. Препараты оболочек семян изготавливались по стандартной методике, путем последовательного погружения в плавиковую и азотную кислоту, а затем в раствор КОН. Полученные препараты изучались в СЭМ Tescan и под световым микроскопом Аxioplan-2. Пыльцевые зерна были изучены в СЭМ Tescan в режиме высокого вакуума (SE детектор, 30 кВ).

Коллекция № 5851 хранится в ПИН РАН, Москва.

ОПИСАНИЕ

ПОРЯДОК PINALES

СЕМЕЙСТВО PINACEAE LINDLEY, 1836

Род *Pinus* L., 1753

Pinus bukatkini Bazhenova et Bazhenov, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 1–16; табл. X, фиг. 1–7 (см. вклейку)

Вид назван в честь В.В. Букаткиной, основателя музея “Художественно-палеонтологический центр” при Стойленском ГОКе.

Голотип – ПИН РАН, № 5851/9, лигнитизированный фрагмент шишки; Европейская

часть России, Белгородская обл., окрестности г. Старый Оскол, Стойленский карьер; средняя юра, бат?; обозначен здесь, табл. IX, фиг. 3, 4.

Diagnosis. Incomplete cones oblong cylindrical, 19–33 mm in diameter when closed, more than 55 mm long; cone base broadly cuneate, symmetrical, with massive peduncle more than 10 mm long, 5–7.3 mm in diameter. Bract-scale complexes helically arranged. Seed scales oblong to obovoid-oblong, up to 17 mm long, 7–10 mm wide; interseminal ridge well-developed. Apophyses widely rhomboidal to pentagonal with distinctly rounded upper margin, 5–8 mm long, 7–11.4 mm wide, transversely keeled, bearing dorsal transversely oval umbo. Apophyses in lower third of seed cone distinctly raised (up to 3–5 mm high) with protruding slightly recurved umbo; apophysis and umbo less prominent toward apex. Pith 2–2.7 mm in diameter. Secondary xylem forming complete cylinder up to 1.10 mm thick without growth rings; resin canals near pith area, occasionally forming additional incomplete ring in middle part of xylem. Cortex about 1–2 mm thick, parenchymatose; inner zone with 16–20 vertical resin canals dilated 2–6 times at places of branching. Trace of seed scale and bract entire, with sclerified pith. Bract trace detaching from bract-scale complex trace downward then recurving to supply bract. Bract up to 2.5 mm long, parenchymatose. Seed scale vascular bundle branching in middle part of scale to form 12–15 vascular bundles. Vascular bundles initially arranged in one row, then in two rows in apical part of scale. Resin canals abaxial near seed scale base, then abaxial, adaxial, and interfascicular. Ground tissue below vascular bundles strongly sclerified in the proximal half of seed scale. Abaxial hypodermal layer thin, uneven, consisting of one–three rows of small sclerenchyma cells. Adaxial cortex in proximal part of seed scale non-sclerified; in its middle part, containing sclerenchyma nests and thin hypodermal layer of one–three cells; in distal part, non-sclerified. Seeds two per scale, inverted, winged, narrowly ellipsoidal, 2.5–4 mm long, 1.2–1.6 mm wide; wing semi-oval, thickened near seed body; seed including wing up to 9 mm long.

Описание (рис. 1–7). В коллекции имеются три фрагмента оснований шишек длиной 22 мм (№ 5851/4), 29 мм (№ 5851/8) и 44 мм (№ 5851/6), шириной 20, 15 и 33 мм соответственно, а также фрагменты средних частей шишек длиной 33–47 мм, шириной 27–32 мм, и один крупный фрагмент с сохранившейся верхушкой, но без основания (табл. IX, фиг. 1–16; рис. 1, а), длиной 55 мм, шириной 19 мм. Поскольку некоторые экземпляры слегка уплощены, их ширина несколько больше реального диаметра, который не превышал 30 мм. Представлены фрагменты шишек, как в закрытом виде, так и частично раскрывшиеся. Исходя из размеров и пропорций шишек, они были удлиненно-цилиндрическими, более 55 мм длиной, 16–30 мм в диаметре. Основания шишек ши-

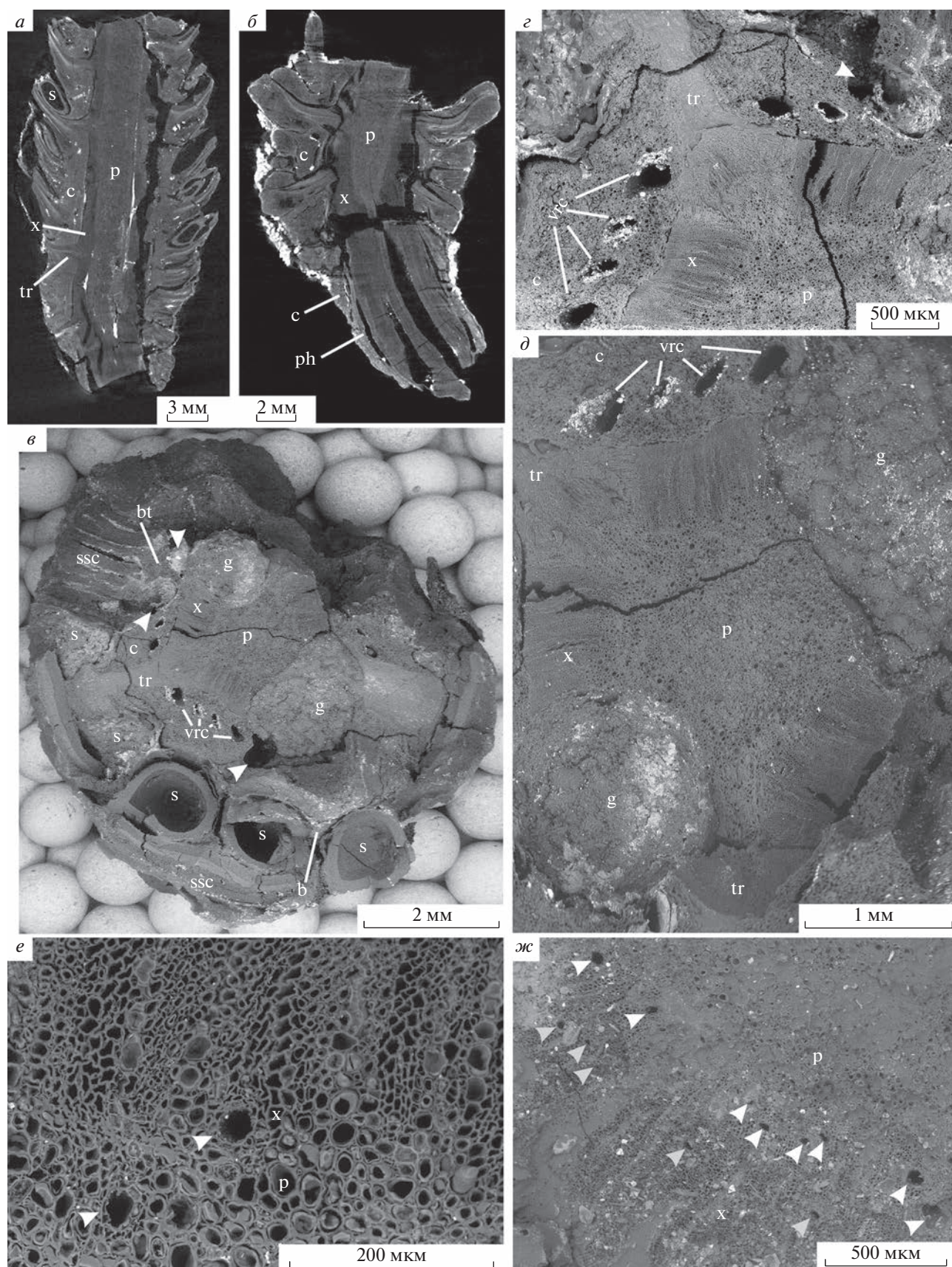
роко-клиновидные (табл. IX, фиг. 1, 2, 9, 10), шишечные чешуи расположены спирально.

Ножка (хорошо сохранилась только у одного экземпляра) прямая, массивная, длиной более 10 мм, диаметром 5–7.3 мм (табл. IX, фиг. 9, 10; рис. 1, б; 6, в). Сердцевина ножки диаметром около 1200 мкм, сложена толстостенными паренхиматозными клетками диаметром 8–40 мкм, длиной 40–120 мкм, часто заполненными органическим содержимым (табл. X, фиг. 1, 4; рис. 6, в, з). Протоксилема эндархная (табл. X, фиг. 4). Вторичная ксилема образует сплошное кольцо толщиной около 1700 мкм; сложена трахеидами диаметром до 20 мкм. Поровость радиальных стенок трахейд однорядная, поры чаще соприкасаются, но иногда расстояние между соседними порами составляет 2–6 мкм; на концах трахейд могут встречаться поры с очерченным расположением (табл. X, фиг. 6, 7). Поры округлые, диаметром 9–11 мкм, ширина окаймления 3–6 мкм, апертюра округлая, диаметром 2.5–3 мкм. Поровость тангентальных стенок однорядная. Ксилемные лучи высотой 1–11 клеток, преимущественно однорядные, но встречаются двурядные участки (табл. X, фиг. 2, 5; рис. 5, к, л). Клетки лучей длиной 15–120 мкм, высотой 15–20 мкм, с относительно тонкими ровными стенками (рис. 5, л). Горизонтальные стенки лучей с простыми порами диаметром около 2 мкм, тангентальные стенки гладкие, без пор (табл. X, фиг. 3). Поля перекреста с одной–тремя пицеоидными или купрессоидными порами диаметром 4–5 мкм (табл. X, фиг. 5; рис. 5, л). Лучевые трахеиды не обнаружены. Вертикальные нетравматические смоляные каналы диаметром до 180 мкм с крупными тонкостенными эпителиальными клетками рассредоточены по всей ширине кольца ксилемы, редкие (табл. X, фиг. 1, 4). Флоэма шириной около 150 мкм (рис. 6, в, и). Клетки флоэмы диаметром 4–10 мкм, выстроены нечеткими радиальными рядами внутри небольших массивов, разделенных радиальными рядами (около пяти в одном ряду) крупных идиобластов диаметром до 40 мкм. Кора шириной до 1250 мкм, сохранилась частично, сложена паренхиматозными клетками диаметром 30–50 мкм; смоляные каналы диаметром около 100 мкм, выстланы тонкостенными эпителиальными клетками (рис. 6, в, к).

Шишечная ось в средней части диаметром около 6.5 мм, с хорошо выраженной сердцевинной диаметром 2–2.7 мм, сложенной толстостенными паренхиматозными клетками диаметром 5–60 мкм и окруженной кольцом ксилемы толщиной 0.6–1.10 мм (рис. 1, а–д; 3, а, в, е). Вторичная древесина шишечной оси образует сплошной цилиндр. Трахеиды в поперечном сечении от округлых до округло-многоугольных, диаметром 5–20 мкм (рис. 1, а). Ксилемные лучи однорядные. Клетки лучей длиной до 20 мкм, шириной 40 мкм. В основании прироста видны вертикальные нетравматические смоляные каналы, диаметром до 95 мкм (в среднем 20 мкм) (рис. 1, е, жс). У двух экземпляров есть дополнительное кольцо смоляных каналов ближе к средней части кольца ксилемы (рис. 1, жс). Годичные кольца не выражены, но не исключено, что дополнительное кольцо смоляных каналов маркирует границу между двумя слоями прироста. Флоэма не сохранилась. Кора толщиной 1–2 мм, сложена преимущественно толстостенными паренхиматозными клетками диаметром 10–50 мкм, однородная. Только тонкая внешняя часть коры (до четырех клеток толщиной) сложена относительно более мелкими клетками диаметром до 25 мкм (рис. 1, з). Во внутренней зоне коры имеется кольцо из 16–20 вертикальных смоляных каналов диаметром 90–300 мкм, которые могут значительно расширяться в месте ветвления (до 800 мкм).

Проводящие пучки, васкуляризирующие шишечные чешуи, отходят от оси под более или менее прямым углом и сопровождаются двумя смоляными каналами, ответвляющимися от пары вертикальных смоляных каналов во внутренней коре (рис. 1, а–г; 3, а–в, е; 7, а, б). Проводящие пучки эндархные, со склерифицированной сердцевинной, сначала округлые, диаметром 0.7–1.2 мм (рис. 1, д), но вскоре распадаются на адиаксиальный аркообразный пучок, следующий к семенной чешуе, и небольшой абаксиальный округлый пучок, васкуляризирующий брактею (рис. 1, б, г; 3, е; 6, б, е, жс). Пучок, васкуляризирующий брактею, отходит в месте отделения вниз под углом, близким к 90°, в части коры между смоляными каналами, затем выполаживается и следует параллельно пучку, идущему в семенную чешую, а в ме-

Рис. 1. *Pinus bukatkini* sp. nov.: а – паратип ПИН РАН, № 5851/8, продольная томограмма фрагмента семенной шишки; б, жс – паратип ПИН РАН, № 5851/4: б – продольная томограмма основания семенной шишки; жс – вертикальные смоляные каналы в ксилеме шишечной оси, образующие два кольца – полное на границе с сердцевинной (отмечено белыми стрелками) и дополнительное неполное (отмечено серыми стрелками), СЭМ; в–е – паратип ПИН РАН, № 5851/2, СЭМ: в – поперечный скол семенной шишки, вертикальные смоляные каналы в коре шишечной оси, расширенные в месте ветвления, отмечены стрелками; г – деталь фиг. 1, в, видны нормальные вертикальные смоляные каналы в коре оси шишки и расширенный в месте ветвления канал (отмечен белой стрелкой); д – деталь фиг. 1, в, сердцевина, окруженная кольцом ксилемы; е – вертикальные смоляные каналы в ксилеме шишечной оси, расположенные у границы с сердцевинной (отмечены белыми стрелками). Обозначения: bt – след брактеи, с – кора, г – галерея, р – сердцевина, ph – флоэма, ssc – семенная чешуя, tr – единый след брактеи и семенной чешуи, vtc – вертикальные смоляные каналы, x – ксилема.



сте отделения брактей от семенной чешуи резко отгибается кверху и входит в основание брактей.

Брактея у основания более или менее треугольная в поперечном сечении, шириной 2.5–3 мм, толщиной до 1.5 мм, отделяющаяся от семенной чешуи в ее основании, начиная с краев (рис. 3, *г, ж*), свободная часть достаточно короткая, до 2.5 мм; кора брактей паренхиматозная, смоляные каналы расположены по бокам от проводящего пучка (рис. 3, *г*).

Семенные чешуи деревянистые, длиной до 17 мм, шириной 3–4 мм у основания, толщиной около 1.3–2 мм, шириной в средней части 7–10 мм, утолщающиеся ближе к апофизу (рис. 2, *а, б, г, е*; 3, *в; 6, д*). Апофизы преимущественно поперечно-ромбические до пятиугольных, с закругленным верхним краем, шириной 7–11.4 мм, высотой около 5–8 мм. В основании шишек они сильно приподнятые (3–5 мм), пирамидальные, с отчетливым поперечным килем, несущие выпуклое поперечно-ромбическое дорсальное умбо (табл. IX, фиг. 1, 2, 7, 9, 10, 13, 14) шириной 2–2.5 мм, слегка отогнутое книзу. Наличие/отсутствие мукро невозможно установить. Ближе к верхушечной части апофизы становятся слабых пучками, конфигурация умбо неясна (табл. IX, фиг. 3, 4).

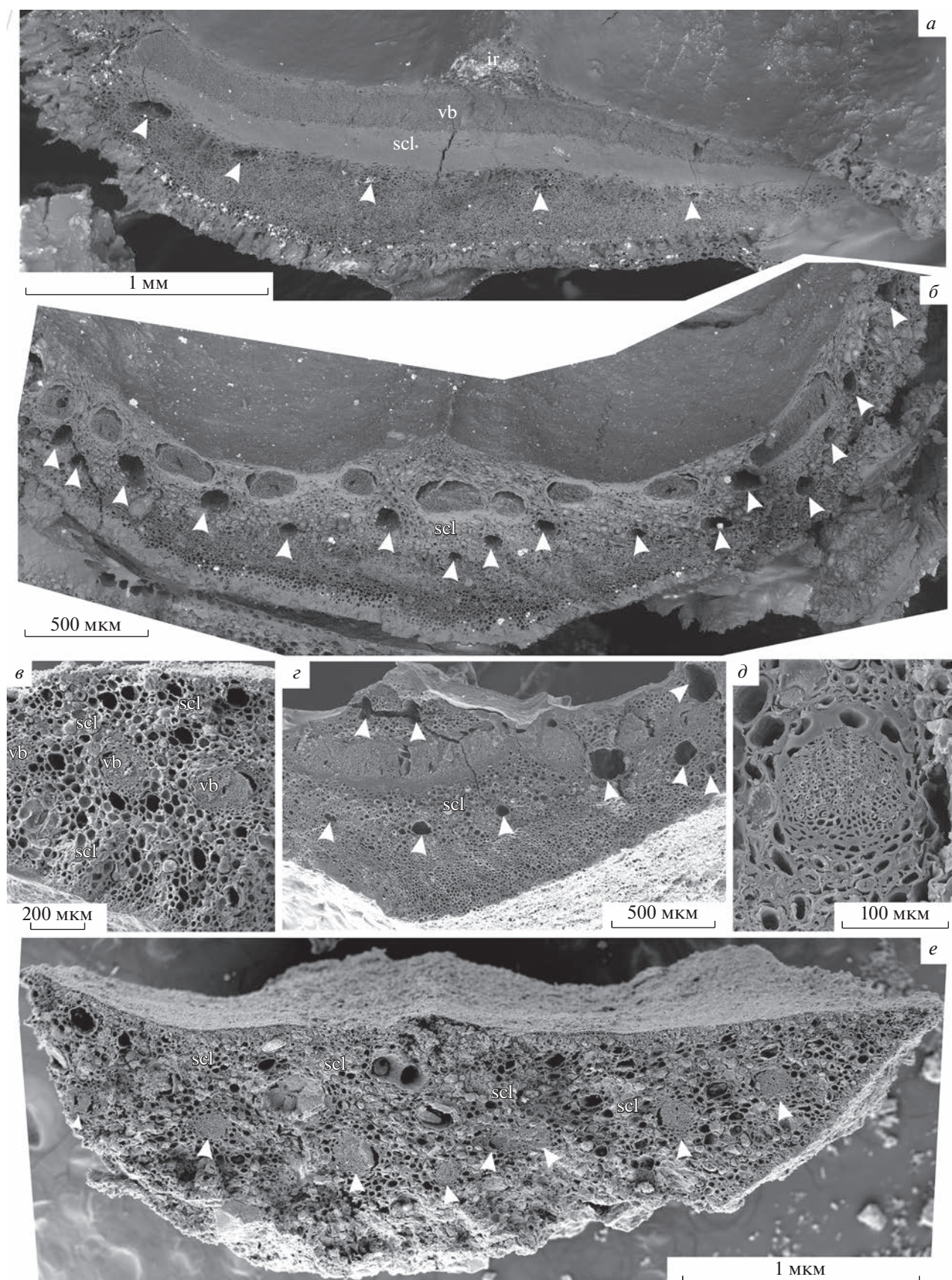
Семенные чешуи в средней части шишки отходят от шишечной оси под углом 40°–45° (рис. 1, *а*). В основании семенной чешуи имеется уплощенный проводящий пучок шириной 2–2.5 мм, высотой 200–270 мкм. Основная ткань под проводящим пучком почти полностью замещена сплошным массивом склеренхимы толщиной до 300 мкм, сложенной клетками диаметром 20–30 мкм (рис. 2, *а; 3, а–ж*). На границе основной ткани и абаксиальной коры имеются односторонне расположенные смоляные каналы диаметром до 90 мкм. По краям от проводящего пучка также имеются крупные смоляные каналы диаметром до 90 мкм (рис. 6, *а*). Смоляные каналы выстланы однослойным эпителием (рис. 6, *г*). Клетки эпителия тонкостенные, продольно вытянутые, шириной около 20 мкм. Прилегающие непосредственно к эпителию клетки не склерифицированы, 20–40 мкм в поперечном сечении, длиной до 110 мкм.

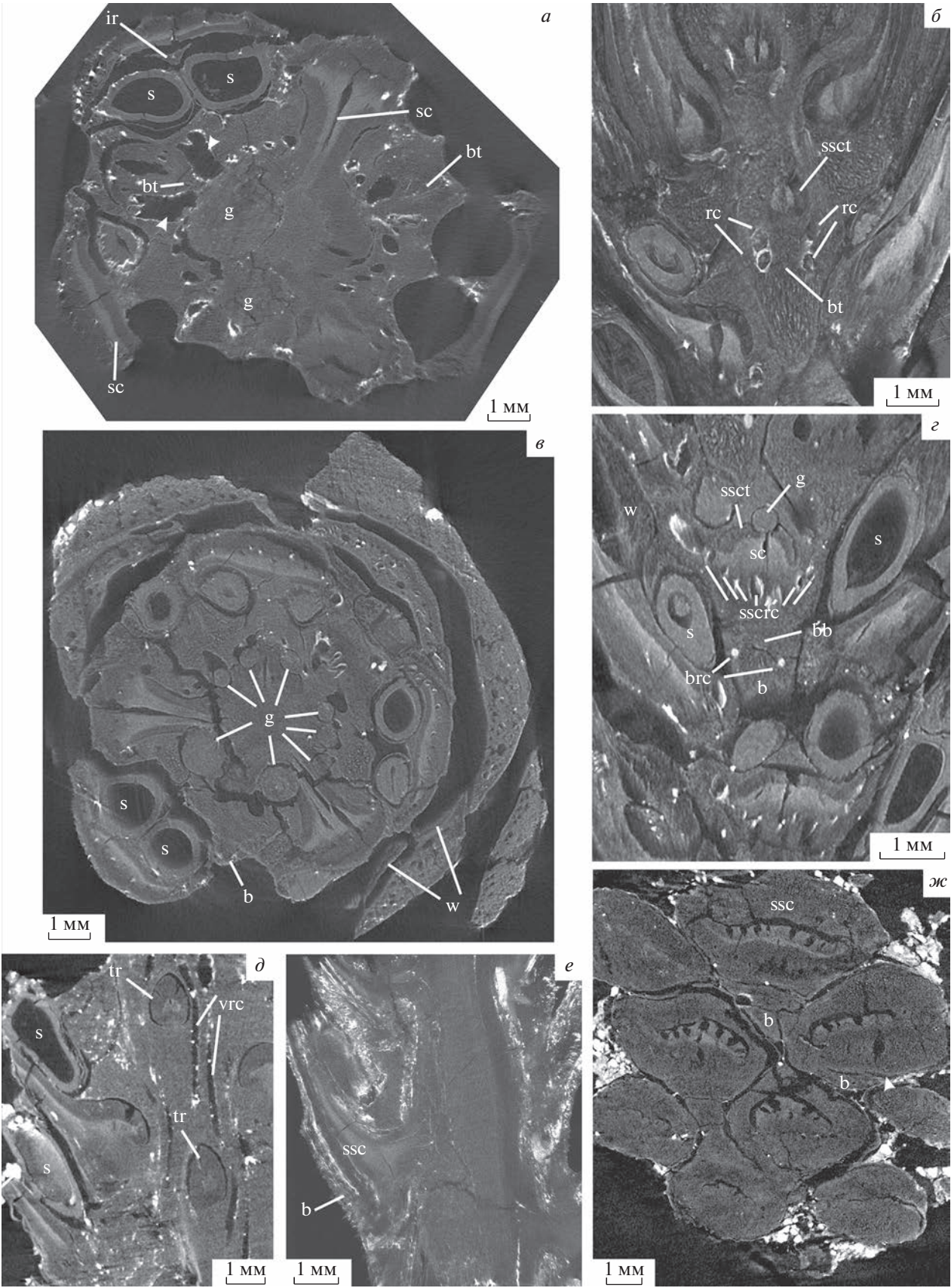
Абаксиальная кора ниже смоляных каналов паренхиматозная (диаметр клеток 10–30 мкм); внешняя часть абаксиальной коры образована одним слоем крупных, столбчатых, относительно тонкостенных клеток высотой до 150 мкм, шириной до 50 мкм, ориентированных почти перпендикулярно к поверхности семенной чешуи и обычно заполненных содержимым, в краевых зонах замещающихся тонким (толщиной в одну–две клетки) слоем гиподермальных волокон (рис. 2, *а; 6, а*). Адаксиальная кора тонкая, не более 50 мкм, паренхиматозная, диаметр клеток 5–20 мкм. В центральной части имеется отчетливая межсеменная перегородка, разграничивающая две семенные лунки (рис. 2, *а; 3, а–в*). Сначала она широкая, соединяющаяся с шишечной осью, к средней части семенных лунок отделяется от оси и становится треугольной в поперечном сечении, высотой около 400 мкм, шириной у основания около 500 мкм, сложена толстостенными паренхиматозными клетками диаметром 5–30 мкм. Постепенно перегородка становится ниже и уже, и полностью исчезает к верхней трети семенной чешуи.

Уплощенный проводящий пучок начинает расщепляться на отдельные пучки на уровне средней части семенных лунок, либо непосредственно за ними. Образовавшиеся проводящие пучки расположены односторонне, среди них обычно выделяется более широкий центральный пучок (рис. 2, *б, г*).

За семенными лунками, примерно в средней части, семенная чешуя шириной 7–10 мм, серповидная в поперечном сечении; проводящие пучки семенной чешуи достигают максимального числа 12–15. Пучки коллатеральные, округлые либо почковидные, отчетливо выпуклые со стороны флоэмы, с достаточно хорошо выраженными рядами трахеид и слабо выраженными ксилемными лучами, без смоляных ходов (рис. 2, *в, д*). Ширина проводящих пучков в средней части семенной чешуи до 200 мкм, высота 120–150 мкм. Трахеиды толстостенные, диаметром до 10 мкм. Крупные склерифицированные массивы в основной ткани приурочены к проводящим пучкам (рис. 2, *б, д, е*). Смоляные каналы в абаксиальной коре становятся

Рис. 2. *Pinus bukatkini* sp. nov., СЭМ: *а* – паратип ПИН РАН, № 5851/2, поперечный скол семенной чешуи на уровне семенных лунок, виден единственный уплощенный проводящий пучок и ряд смоляных каналов под ним (отмечены белыми стрелками); *б, е* – голотип ПИН РАН, № 5851/9: *б* – поперечный скол семенной чешуи в средней части, видны многочисленные проводящие пучки и смоляные каналы (отмечены белыми стрелками), утратившие одностороннее расположение; *е* – поперечный скол семенной чешуи под апофизом, проводящие пучки (отмечены белыми стрелками) начали терять одностороннее расположение, видны абаксиальные и адаксиальные смоляные каналы; *в–д* – паратип ПИН РАН, № 5851/1: *в* – фрагмент поперечного скола семенной чешуи в средней части, видны тонкая абаксиальная и адаксиальная гиподерма, небольшие гнезда склереид в абаксиальной и адаксиальной коре, а также в основной паренхиме; *г* – фрагмент скола семенной чешуи за семенными лунками, видны склерификация основной ткани и смоляные каналы (отмечены белыми стрелками), перемещающиеся в адаксиальное положение; *д* – проводящий пучок и склерифицированные ткани вокруг него. Обозначения: *ir* – межсеменной гребень, *scl* – склерификация, *vb* – проводящий пучок.





ся преимущественно мелкими, до 50–100 мкм в диаметре; адаксиальная кора семенной чешуи постепенно утолщается до 200–250 мкм (рис. 2, б, в; 3, в), в ней появляются адаксиальные смоляные каналы разного диаметра; изредка также смоляные каналы, образовавшиеся *de novo*, наблюдаются в семенной перегородке (рис. 2, з). По мере утолщения адаксиальной коры семенной чешуи в дистальном направлении граница между основной тканью и корой стирается, в толще семенной чешуи появляются многочисленные хаотично расположенные склеренхимные гнезда, во внешней части абаксиальной и адаксиальной коры образуется тонкий слой гиподермальных волокон толщиной в две–три клетки; смоляные каналы равномерно распределены в толще чешуи (рис. 2, в).

Ближе к основанию апофиза семенная чешуя в среднем утолщается до 1450 мкм и становится субтреугольной в сечении. Здесь адаксиальная кора утолщается до 550 мкм. В ней увеличивается количество смоляных каналов, которые расположены здесь беспорядочно. Смоляные каналы диаметром до 100 мкм. Абаксиальная кора утолщается до 900 мкм. Мелкие абаксиальные смоляные каналы в ней также присутствуют, расположены беспорядочно. Проводящие пучки начинают терять горизонтальную ориентировку, образуют небольшие аркообразные группы (рис. 2, е).

В основании апофиза склерификация не выражена (рис. 6, д). Проводящие пучки становятся немного мельче, диаметром 75–200 мкм, в центральной части расположены двурядно. Смоляные каналы, в основном, мелкие, диаметром 50–100 мкм, расположены беспорядочно, но группируются преимущественно вокруг проводящих пучков. Иногда смоляные каналы в апофизе могут расширяться до 250 мкм.

Семена узко-эллипсоидальные, длиной 2.5–4 мм, шириной 1.2–1.6 мм, с заостренным микропилярным концом, закругленной халазой и хорошо развитым полуовальным персистирующим крылом (рис. 4, а–в). Длина семени вместе с крылом до 9 мм. Крыло семени сильно утолщено у халазы (рис. 3, б; 4, б). Теста состоит из саркотесты, склеротесты и эндотесты (рис. 4, ж). Саркотеста тонкая, толщиной около 100 мкм. Склеротеста

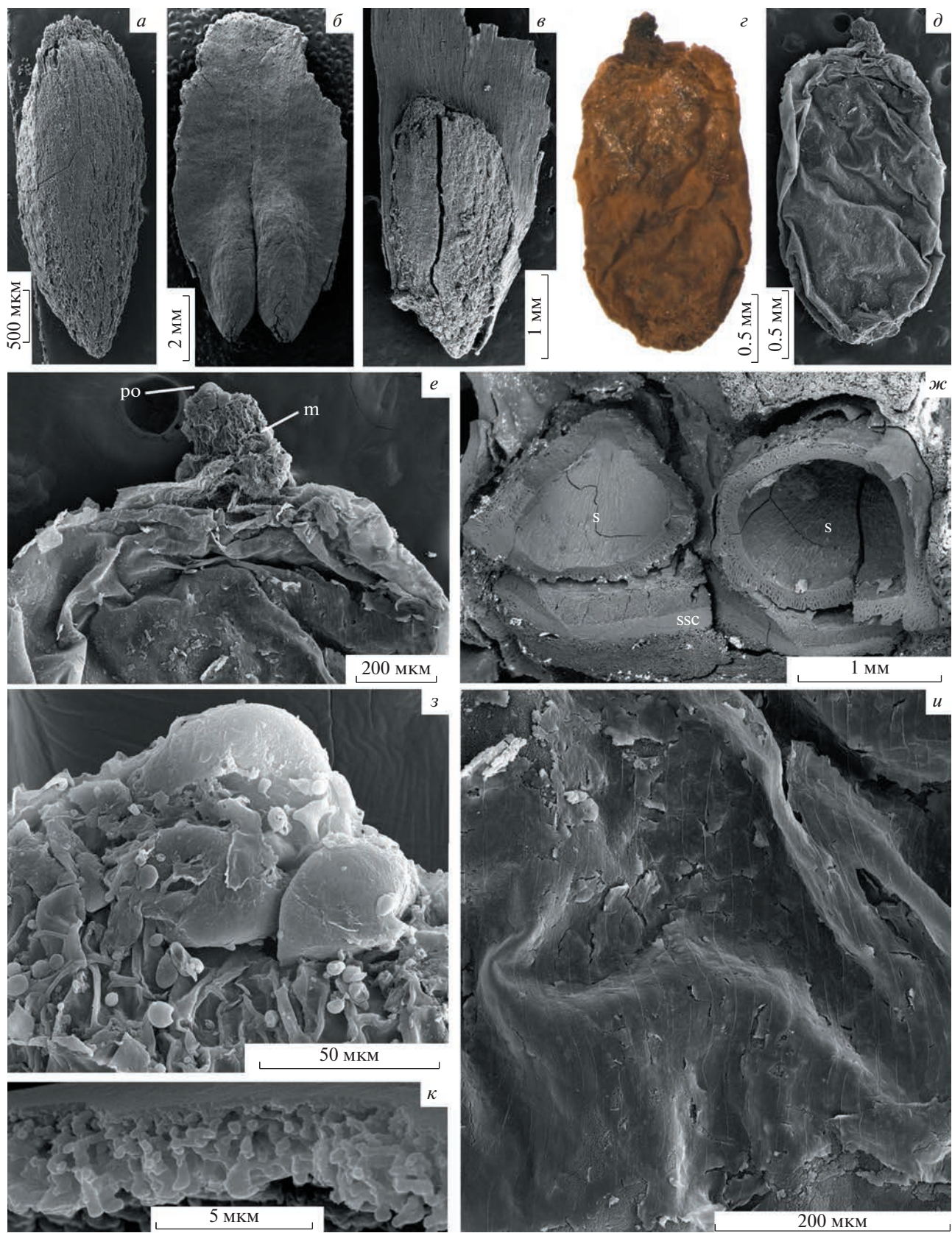
развита неравномерно, ребристая; максимальная толщина 280 мкм, на более тонких участках – 100 мкм. Проводящие пучки в тесте отсутствуют. Нуцеллус в верхней части свободен от интегумента, тонко кутинизированный, длиной 2.3 мм, шириной 1.2 мм (рис. 4, з–е). Клетки нуцеллуса продольно вытянутые, прямоугольные, длиной до 40 мкм, шириной до 20 мкм (рис. 4, и). Мегаспоровая мембрана толщиной около 3 мкм, имеет ячеистое строение (рис. 4, к).

Сравнение и замечания. Новый вид демонстрирует все признаки, характерные для шишек представителей рода *Pinus* L., согласно Миллеру (Miller, 1976): утолщенные апексы семенных чешуй; единый округлый след брактеи и семенной чешуи; смоляные каналы, входящие в основание семенной чешуи только абаксиально; адаксиально выпуклые проводящие пучки семенной чешуи. Также у представителей данного рода имеются вертикальные смоляные каналы в ксилеме шишечной оси и небольшая субтреугольная брактя, отделяющаяся, начиная с краев.

Признаки морфологии *P. bukatkini* sp. nov. не позволяют отнести его к какому-либо из двух современных подродов рода сосна (*Pinus* или *Strobus*). Сильно приподнятые апофизы с выступающим дорсальным умбо встречаются у представителей обоих подродов, например, у *Pinus gerardiana* Wallich ex D. Don (подрод *Strobus*) и *P. sabiniana* Douglas ex D. Don (подрод *Pinus*), поэтому данный признак не является существенным. Удлиненно-цилиндрические семенные шишки также встречаются у представителей обоих подродов (Farjon, 2010).

По анатомии изученные шишки более сходны с представителями подрода *Pinus*. Например, проводящие пучки в средней части чешуи у *P. bukatkini* sp. nov. расположены однорядно, тогда как для подрода *Strobus* указывается их двурядное расположение (Yamada, Yamada, 2017). Отсутствие склерификации эпителиальных клеток смоляного канала и прилегающего к ним кольца клеток в семенной чешуе характерно для представителей обоих подродов (Yamada, Yamada, 2017). Несклерифицированная кора шишечной оси в сочетании со склерифицированной корой семен-

Рис. 3. *Pinus bukatkini* sp. nov., рентгеновские томограммы: а, е – паратип ПИН РАН, № 5851/2: а – поперечное сечение, демонстрирующее основные детали анатомии семенной шишки и две крупные галереи; е – радиальное сечение, демонстрирующее отделение следа брактеи от общего следа; б–з – голотип ПИН РАН, № 5851/9: б – тангентальное сечение, наблюдается отделение следа брактеи от общего следа и ветвление пары смоляных каналов (верхние ответвления входят в семенную чешую, нижние – в брактею); в – поперечное сечение, демонстрирующее основные детали анатомии семенной шишки, а также галереи различного диаметра; г – тангентальное сечение, видна брактя, отделяющаяся от семенной чешуи; д – паратип ПИН РАН, № 5851/8, тангентальное сечение, видны единые следы семенной чешуи и брактеи; ж – паратип ПИН РАН, № 5851/4, тангентальное сечение, видны стерильные чешуи в основании шишки с отделяющимися от них брактями. Обозначения: b – брактя, bb – проводящий пучок брактеи, brc – смоляные каналы брактеи, bt – след брактеи, g – галерея, ir – межсеменной гребень, ph – флоэма, s – семя, sc – склерификация, ssc – семенная чешуя, sscs – смоляные каналы семенной чешуи, ssct – след семенной чешуи, tr – единый след брактеи и семенной чешуи, vrc – вертикальные смоляные каналы, w – крыло.



ной чешуи — признак, характерный для шишек подсемейства *Ponderosae* подрода *Pinus*, а также для некоторых представителей *Contortae* и *Australes*, тогда как у представителей подрода *Strobus* склерификация шишечной оси и чешуй отсутствует (Radais, 1894; Shaw, 1914; Miller, 1976). Утолщенное основание крыла семени также характерно для некоторых представителей подрода *Pinus* (Shaw, 1914; Miller, 1978).

От всех ископаемых и современных сосен, для которых изучено анатомическое строение, новый вид отличается сильно развитой склерификацией основной ткани семенных чешуй непосредственно под проводящими пучками, причем признак прослеживается от самого основания семенной чешуи (склерификации подвергаются уже клетки сердцевинной общей пучка шишечного комплекса сразу после отхождения следа брактеи). Сильная склерификация основной паренхимы характерна для некоторых представителей рода *Pityostrobus* и современного *Pseudolarix Gordon* (Miller, 1976). Например, у *Pityostrobus hokodzensis* Ratzel, Rothwell, G. Mapes, R.H. Mapes et Doguzhaeva из нижнемеловых отложений Северного Кавказа, склерификация также прослеживается еще в следе семенной чешуи и сходным образом распределяется в ее тканях (Ratzel et al., 2001). У *Pityostrobus hallii* Miller из верхнего мела Мериленда, США, склеренхима образует в основной паренхиме сплошной массив и дистальнее перемещается на адаксиальную сторону, формируя адаксиальную гиподерму (Miller, 1974). По данным Миллера, среди современных сосен склерификация основной паренхимы может встречаться только в расширенном апексе семенной чешуи у представителей подрода *Pinus* (Miller, 1976). Среди ископаемых сосен только для *P. cliffwoodensis* из сantonа Нью-Джерси, США (Miller, Malinky, 1986) указано наличие гнезд склерееид в паренхиматозной внешней коре шишечной оси и в основной паренхиме основания семенной чешуи, которые далее преобразуются в отдельные тяжи, чтобы в дистальной части образовать адаксиальную гиподерму. К сожалению, сами гнезда склерееид в работе не проиллюстрированы, но, судя по описанию, характер склерификации *P. cliffwoodensis* существенно отличается от такового у *P. bukatkinii* sp. nov. В отличие от нового вида, *P. cliffwoodensis* имеет яйцевидно-конические шишки с сердцевинной и ксилемой примерно вдвое большего диаметра, имеющей смоляные каналы в

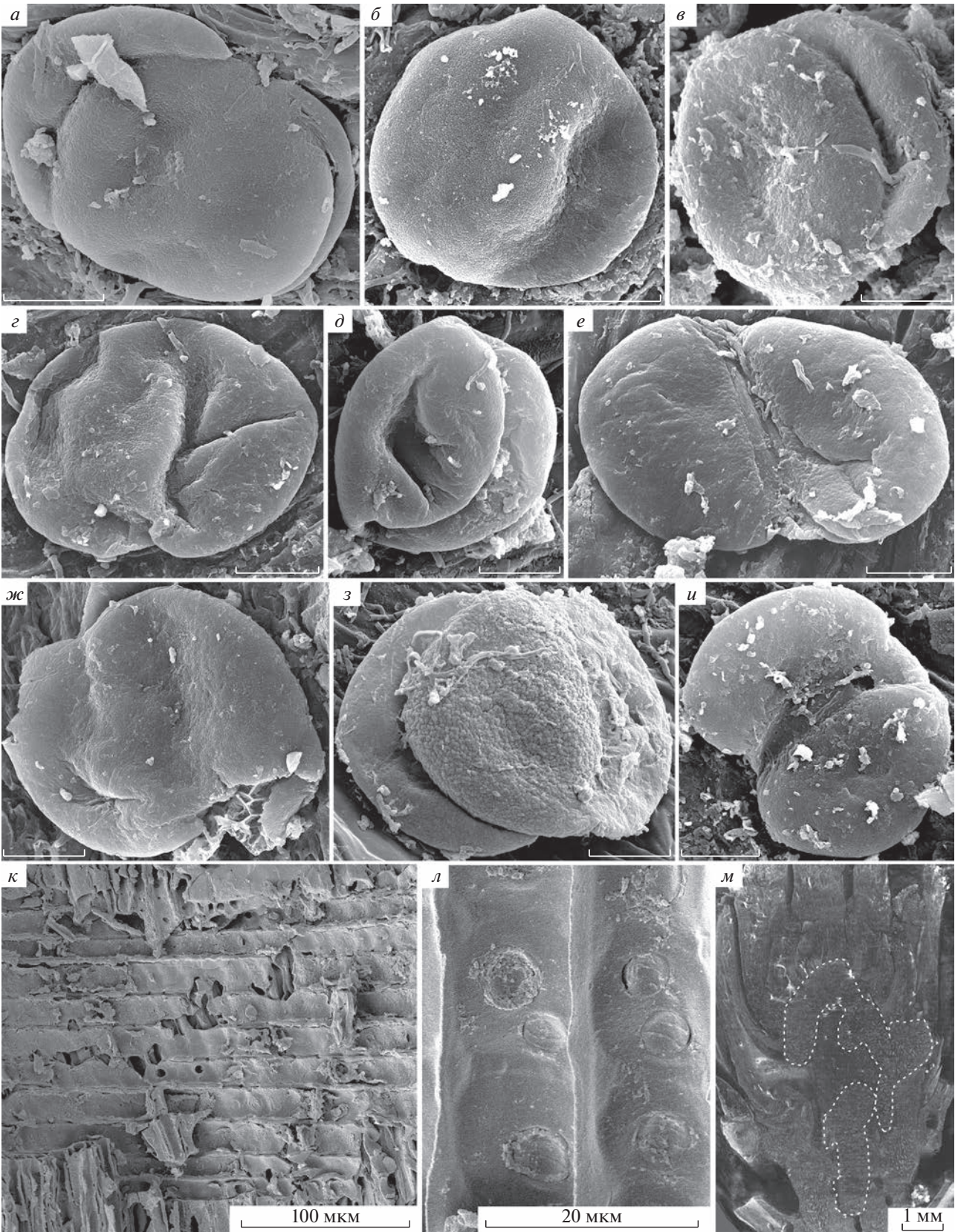
конце прироста и выраженные годовичные кольца; межсеменной гребень отсутствует, наличие/отсутствие крыла у семени не установлено.

Раннемеловые *P. yorkshiresis* из готерив-барремских отложений Йоркшира, Англия (Ryberg et al., 2012), и *P. belgica* из вельда Бельгии (Alvin, 1960) наиболее близки по возрасту к новому виду. Из них наибольшее сходство с *P. bukatkinii* sp. nov. демонстрирует *P. yorkshiresis*. Но у *P. yorkshiresis* шишки конические, тогда как у нового вида они цилиндрические, с более выступающими апофизами. Кроме того, у *P. bukatkinii* sp. nov. более частые смоляные каналы в древесине шишечной оси, иногда расположенные не только вблизи сердцевинной, но и в средней части кольца прироста. Смоляные каналы в коре шишечной оси у *P. yorkshiresis* проходят в средней ее части, а внешняя кора склерифицирована, в отличие от коры *P. bukatkinii* sp. nov. Брактее у *P. yorkshiresis*, предположительно, очень короткая; смоляные каналы в ней сохранились плохо. Авторы указывают на их краевое положение, тогда как у нового вида они расположены близко к проводящему пучку. Адаксиальные смоляные каналы в семенной чешуе *P. yorkshiresis* отсутствуют. Характер склерификации семенной чешуи также иной: сильная склерификация наблюдается ниже смоляных каналов, а также в краевых зонах семенной чешуи, где склерифицированы все ткани. Для *P. yorkshiresis* неизвестен тип отхождения следа брактеи и семенной чешуи.

У *P. belgica* из вельда Бельгии (Alvin, 1960) шишки овально-конические; сердцевина и древесина несколько массивнее, чем у *P. bukatkinii* sp. nov. Кроме того, внешняя кора шишечной оси у *P. belgica* склерифицирована; склерееиды встречаются также и во внутренней коре. Гиподерма семенной чешуи у этого вида была сильно склерифицирована, а межсеменной гребень предположительно отсутствовал. Кроме того, семена у *P. belgica* значительно крупнее, чем у нового вида (длина тела семени достигает 9 мм).

У *P. mutoi* из коньяка Хоккайдо, Япония (Saiki, 1996), шишки цилиндрические, с выступающими апофизами, но значительно крупнее, чем у нового вида — длиной до 20 см и диаметром 6 см. Кроме того, у *P. mutoi* внешняя кора шишечной оси склерифицированная, семенные чешуи без межсеменного гребня, семена в плане почти шаровидные, а длина крыла семени составляет только

Рис. 4. *Pinus bukatkinii* sp. nov.: а–в — голотип ПИН РАН, № 5851/9, СЭМ: а — семя с удаленной саркотестой, видна ребристость поверхности склеротесты; б — два крылатых семени, вид с дорсальной стороны; в — семя, вид с вентральной стороны; г–е, з–к — паратип ПИН РАН, № 5851/5: г — нуцеллус с мегаспоровой мембраной, СМ; д — нуцеллус с мегаспоровой мембраной, СЭМ; е — деталь фиг. 1, д, верхушка нуцеллуса с микропиле; з — деталь фиг. 1, е, микропиле с двумешковым пыльцевым зерном; и — кутикула нуцеллуса; к — мегаспоровая мембрана на поперечном сколе; ж — паратип ПИН РАН, № 5851/2, поперечный скол семенной чешуи с семенами, СЭМ. Обозначения: m — микропиле, ро — пыльцевое зерно, s — семя, ssc — семенная чешуя.



половину длины семенной чешуи. К сожалению, у японского вида сохранились не все признаки анатомии, что затрудняет сравнение.

Среди кайнозойских видов паренхиматозную внешнюю кору шишечной оси в сочетании со склерифицированной корой семенной чешуи имеют: *P. driftwoodensis* Stockey из эоцена Британской Колумбии и *P. escalantensis* Banks, Ortiz-Sotomayor et Hartman из олигоцена Британской Колумбии, Канада (Banks et al., 1981; Stockey, 1983), *P. avonensis* Miller из олигоцена Монтаны (Miller, 1969), *P. buchananii* Underwood et Miller из олигоцена Вашингтона (Underwood, Miller, 1980) и *P. matthewsii* McKown, Stockey et Schweger из плиоцена Юкона, Канада (McKown et al., 2002). Из них наибольшее сходство с *P. bukatkinii* sp. nov. обнаруживают *P. driftwoodensis* и *P. escalantensis*, имеющие цилиндрические шишки с сильно выступающими апофизами (Banks et al., 1981; Stockey, 1983).

Отличие нового вида от *P. escalantensis* заключается в том, что у последнего шишки значительно длиннее и уже, брактя склерифицирована, вертикальные смоляные каналы в ксилеме расположены не у границы с сердцевинной, а примерно на одной трети расстояния между внутренней и внешней границей ксилемы и, предположительно, маркируют границу между годовыми приростами. Кроме того, у *P. escalantensis* сердцевина и проводящий цилиндр втрое шире, чем у нового вида, а в ксилеме следа шишечного комплекса наблюдаются вертикальные смоляные каналы. Смоляные каналы коры не обнаруживают существенного расширения в месте ветвления. Семена *P. escalantensis* не сохранились.

У *P. driftwoodensis* шишки немного мельче, смоляные каналы в ксилеме шишечной оси намного крупнее и более частые, чем у нового вида. Смоляные каналы коры шишечной оси не расширяются в месте ветвления так сильно, как у нового вида, межсеменной гребень отсутствует, а в общем следе семенной чешуи и брактее имеются смоляные каналы. Кроме того, смоляные каналы почти на всем протяжении семенной чешуи абаксиальные, в отличие от нового вида. Наличие/отсутствие крыльев у семян неизвестно.

Остальные виды с паренхиматозной внешней корой шишечной оси существенно отличаются от

нового вида по морфологии, поскольку имеют конические шишки с невыступающими апофизами.

Другие кайнозойские виды: *P. prinstonensis* Stockey и *P. arnoldii* Miller из эоцена Британской Колумбии (Stockey, 1983; Klymiuk et al., 2011), *P. wolfei* Miller из эоцена Вашингтона, США (Miller, 1974), и *P. burtii* Miller из миоцена Массачусетса, США (Miller, 1978), имеют сильно склерифицированную внешнюю кору шишечной оси и в целом существенно отличаются от нового вида по морфологии и анатомии. Из них только у *P. prinstonensis* шишки цилиндрические.

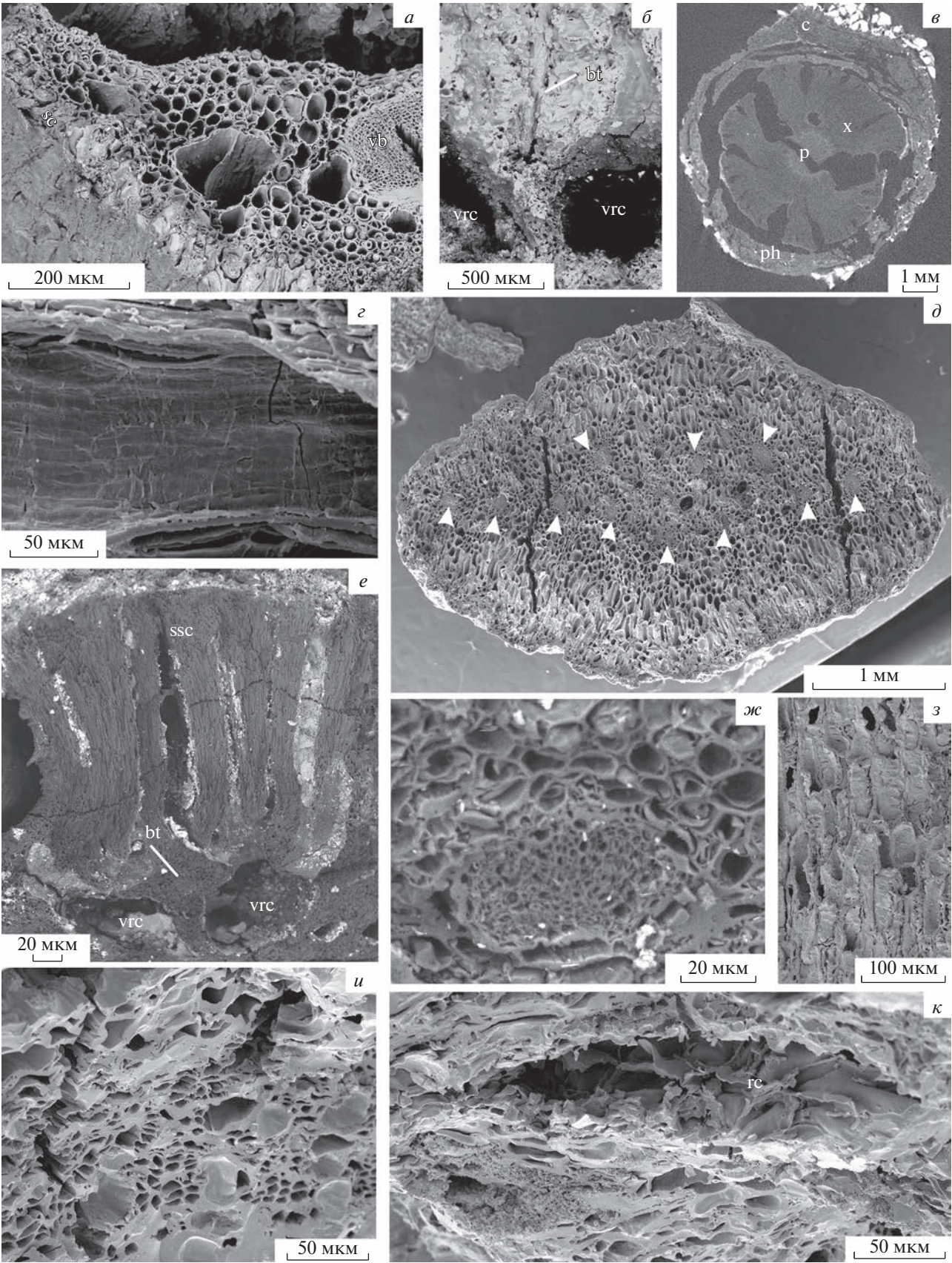
М а т е р и а л. 9 экз., сохранившихся в виде лигнитизированных фрагментов семенных шишек.

АССОЦИИРУЮЩАЯ ПЫЛЬЦА

Девять пыльцевых зерен обнаружены на поверхности семян голотипа *P. bukatkinii* sp. nov. (рис. 5, а–ж). Пыльцевые зерна двухмешковые, билатерально симметричные. Очертания тела эллиптические или округлые в полярном положении, плоско-выпуклые — в боковом положении; размер тела 57 (49–67.7) × 42.6 (41.2–58) мкм (ширина × длина). Очертания мешков эллиптические в полярном положении, двояковыпуклые — в боковом положении. Оба мешка сходного размера и формы, для удобства мы их обозначаем как левый и правый; размеры левого мешка 55.9 (48.9–66.4) × 20.6 (13.6–37.3) мкм, правого — 55.2 (51.5–57.8) × 22.2 (10.8–38.1) мкм. Лептома представлена утонченной областью на дистальной поверхности. На одном пыльцевом зерне, лежащем в дистальном положении, лептома шириной 5 мкм с гладкой апертурной мембраной со складками (рис. 5, е). Поверхность щита (проксимальная поверхность тела) гранулярная или мелкобугорчатая, скульптурные элементы размером 0.3–0.5 мкм (рис. 5, а–г, ж). Поверхность мешков ямчатая (рис. 5, д, е).

Три пыльцевых зерна обнаружены на адаксиальной поверхности семенной чешуи голотипа (рис. 5, з, и). Пыльцевое зерно, лежащее проксимальной стороной (рис. 5, з) — общее описание сходно с приведенным выше. Тело пыльцевого зерна 60.3 мкм шириной и 47.5 мкм длиной; левый мешок 65.1 × 18.3 мкм, правый — 59 × 17 мкм. Данное пыльцевое зерно значительно отличается большим размером гранул скульптуры поверхности щита, составляющим 1–1.4 мкм (рис. 5, з).

Рис. 5. *Pinus bukatkinii* sp. nov.: а–и — пыльцевые зерна с поверхностей внутри голотипа ПИН РАН, № 5851/9, СЭМ: а–ж — пыльцевые зерна, обнаруженные на поверхности семян; з, и — пыльцевые зерна, обнаруженные на адаксиальной поверхности семенной чешуи; а–г, ж, з — пыльцевые зерна с проксимальной стороны, на фиг. 5, ж видна внутренняя структура (endoreticulations) воздушного мешка в разрыве; д — пыльцевое зерно в боковом положении; е, и — пыльцевые зерна с дистальной стороны, видна лептома; масштабная линейка 20 мкм; к, л — паратип ПИН РАН, № 5851/4, СЭМ: к — ксилемный луч на радиальном сколе ксилемы ножки семенной шишки; л — деталь фиг. 5, к, видны поля перекреста с пинеидными порами; м — голотип ПИН РАН, № 5851/9, на продольной томограмме видна крупная галерея (обведена пунктирной линией) с ответвлениями, разворачивающаяся у верхушки шишки.



Два пыльцевых зерна, лежащих дистальной стороной (рис. 5, *и*) — общее описание сходно с приведенным выше. Тело пыльцевого зерна 46.8 и 49 мкм шириной и 51.6 мкм длиной (для второго зерна), левый мешок 52.9×23.7 мкм у одного и $? \times 29.7$ мкм у второго пыльцевого зерна, размер правого мешка можно измерить только у первого пыльцевого зерна — 50.8×32.5 мкм.

Пыльцевое зерно из микропиле (рис. 4, *з*). У этого пыльцевого зерна видны только мешки, сходные по морфологии с таковыми у пыльцевых зерен, обнаруженных на поверхности семян и семенных чешуй.

ГАЛЕРЕИ

В шишечных осях двух фрагментов шишек *P. bukatkini* sp. nov. обнаружены следы повреждения фитофагами, представленные преимущественно продольными галереями различного диаметра (400–1000 мкм), затрагивающими, в основном, внешнюю часть ксилемы и флоэму шишечной оси и следов, васкуляризирующих шишечные чешуи; семена и чешуи при этом не повреждены. Галереи заполнены плотными скоплениями пеллетов эллипсоидальной формы, смешанных с буровой мукой. В обоих фрагментах шишек наблюдаются две относительно крупные галереи, диаметром около 1000 мкм, идущие более или менее вдоль шишечной оси (рис. 1, *в*, *д*; 3, *а*, *в*). В шишке № 5851/2 наблюдается только предположительный ход имаго. В шишке № 5851/9 можно проследить, как ход следует от ее основания до верхушки, где разворачивается и направляется к основанию шишки. От крупной галереи отходят намного более узкие извилистые галереи, ориентированные как продольно, так и поперечно (рис. 3, *в*). Некоторые из них входят в семенные чешуи, затрагивая ксилему (рис. 3, *г*). Размеры пеллетов соотносятся с диаметром галерей. В крупных галереях диаметром 1000 мкм максимальная длина пеллетов составляет 200 мкм, тогда как в самых мелких галереях (диаметром до 400 мкм) максимальная длина пеллетов — 80 мкм. Крупная галерея, идущая от основания оси и раз-

ворачивающаяся к ее основанию, скорее всего, является маточным ходом, поскольку от нее расходятся более мелкие (предположительно, личиночные) ходы. Отличие заключается в том, что у *Conophthorus Hopkins* самка покидает шишку вблизи верхушки, тогда как в ископаемых шишках крупный ход разворачивается у верхушки и вновь направляется к основанию (рис. 5, *м*).

В ископаемой летописи известны сходные галереи в шишках соснового *Pityostrobus milleri* Falder, Rothwell, G. Mapes, R.H. Mapes et Doguzhaeva из раннего мела Кавказа, Россия, сравниваемые с ходами современного североамериканского вида *Conophthorus resinosae* Hopkins (Falder et al., 1998). У *Pityostrobus hokodzensis* из того же местонахождения также обнаружены галереи, но, по-видимому, оставленные другим фитофагом (Ratzel et al., 2001). Также известны две крупные продольные галереи в шишке *Pinus escalantensis* из олигоцена Британской Колумбии, Канада (Banks et al., 1981). Во всех перечисленных случаях нет прямых доказательств того, что шишки повреждены жуками-короедами, поскольку сами фитофаги не сохранились. Вместе с тем, древнейшая достоверная находка короеда известна из раннего мела Ливана (Kirejtshuk et al., 2009). Исходя из типа повреждений у шишек нового вида, мы полагаем, что наиболее вероятными вредителями этой древней сосны были именно короеды.

ОБСУЖДЕНИЕ

Отнесение анатомических семенных шишек соснового типа к роду *Pinus* основано на концепции Миллера, сформулированной им в результате изучения обширного материала по современным видам этого рода и его сопоставления с ископаемыми представителями сосновых; данная концепция в настоящее время является общепринятой (Miller, 1976, 1977; Banks et al., 1981; McKown et al., 2002; Ryberg et al., 2012; и др.). Несмотря на это, необходимо понимать некоторую условность отнесения ископаемых семенных шишек сосновых к роду *Pinus*, что отражает общую проблему отнесения ископаемого анатомическо-

Рис. 6. *Pinus bukatkini* sp. nov.: *а* — голотип ПИН РАН, № 5851/9, СЭМ, краевая часть семенной чешуи, видны перпендикулярно ориентированные крупные клетки и слабая склерификация абаксиальной гиподермы, а также несклерифицированная основная ткань, смоляные каналы и окружающие их тонкостенные клетки; *б*, *е*, *ж* — паратип ПИН РАН, № 5851/2, СЭМ: *б* — след брактеей и расширенные вертикальные смоляные каналы в коре шишечной оси; *е* — след брактеей, только что отделившийся от единого следа и направляющийся вниз, также видны смоляные каналы, идущие в семенную чешую; *ж* — деталь фиг. 6, *е*, эллипсоидальный проводящий пучок следа брактеей; *в*, *з*–*к* — паратип ПИН РАН, № 5851/4: *в* — поперечная томограмма ножки семенной шишки, видны сердцевина, кольцо ксилемы, флоэма и кора; *з* — клетки сердцевины ножки семенной шишки на продольном сколе, СЭМ; *и* — флоэма ножки семенной шишки на поперечном сколе, видны массивы клеток флоэмы, чередующиеся с участками, содержащими крупные идиобласты, СЭМ; *к* — смоляной ход в коре ножки семенной шишки; *г*, *д* — паратип ПИН РАН, № 5851/1, СЭМ: *г* — смоляной канал на продольном сколе семенной чешуи; *д* — двурядно расположенные проводящие пучки на поперечном сколе основания апофиза (отмечены белыми стрелками). Обозначения: bt — след брактеей, с — кора, р — сердцевина, rh — флоэма, gs — смоляной канал, sc — склерификация, ssc — семенная чешуя, tr — единый след брактеей и семенной чешуи, vb — проводящий пучок, vsc — вертикальные смоляные каналы, x — ксилема.

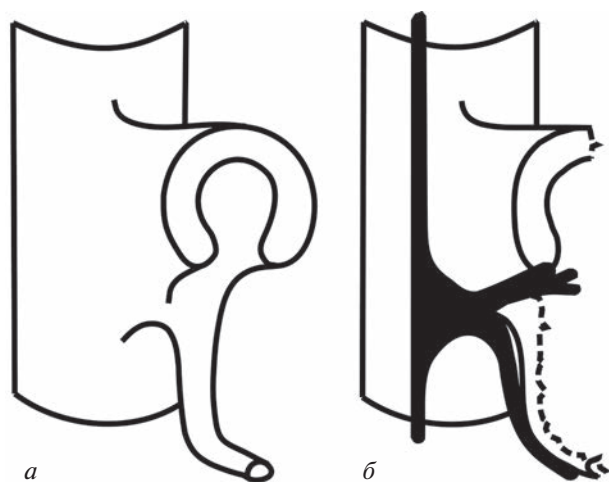


Рис. 7. *Pinus bukatkinii* sp. nov.: *a* — отхождение единого следа брактей и семенной чешуи; *б* — смоляные каналы комплекса семенной чешуи и брактей и их связь с вертикальными смоляными каналами коры шишечной оси (показаны смоляные каналы только с одной стороны следа, идущего к брактее и семенной чешуе).

го, даже детально охарактеризованного материала, представляющего собой изолированные органы, к современным таксонам (см. Баженова, Баженов, 2019). Соотношение между разными органами большинства ископаемых растений можно более или менее надежно установить только в единичных случаях. Лишь для некоторых ископаемых сосен анатомической сохранности имеются данные об ассоциирующих с шишками листьях (Banks et al., 1981; Ryberg et al., 2012), но все же нет данных о строении побегов и микростробилов. Единственный ископаемый вид, для которого была предложена организменная концепция — эоценовый *P. arnoldii*. По данным исследователей, семенные шишки этого вида имеют строение, характерное для представителей подрода *Pinus*, тогда как строение древесины и укороченных побегов с листьями указывает на принадлежность к подроду *Strobus* (Klymiuk et al., 2011). Такие данные указывают на невозможность отнесения ископаемых сосен, кроме наиболее молодых представителей, к тому или иному подроду в случае, если не восстановлены прижизненные связи между семенными и вегетативными органами.

В основе концепции Миллера, разработанной для идентификации шишек рода *Pinus*, лежит комплекс из четырех главных диагностических признаков: утолщающиеся в верхней части семенные чешуи, имеющие апофизы с умбо; единый след, васкуляризирующий семенную чешую и брактею; смоляные каналы, входящие в основание семенной чешуи абаксиально; адаксиально

выпуклые проводящие пучки семенной чешуи (Miller, 1976). Эти признаки иногда не признавались Миллером как единственно достаточные для отнесения семенных шишек к роду *Pinus* (см., напр., Miller, Robison, 1975; Miller, 1978). К ним добавляются такие характеристики, как наличие вертикальных смоляных каналов в ксилеме шишечной оси, наличие свободной брактей, способ ее отделения от семенной чешуи (для сосен характерен крабежный способ) и степень ее васкуляризации (Miller, Robison, 1975; Miller, 1977). В то же время, наличие единого следа семенной чешуи и брактей может являться необязательным признаком, поскольку не наблюдается у некоторых представителей современных сосен (Miller, 1978; Gernandt et al., 2011; Ryberg et al., 2012). У *Pinus bukatkinii* sp. nov., кроме четырех признаков, предложенных Миллером в качестве основных, имеются также дополнительные, а именно: наличие вертикальных смоляных каналов в ксилеме шишечной оси и свободная брактя, отделяющаяся крабежно. По нашему мнению, такие признаки, как способ отделения брактей и степень ее васкуляризации, на самом деле не являются значимыми для идентификации шишек *Pinus*, поскольку они варьируют в пределах рода. Например, медиальное отделение брактей характерно для *P. matthewsii* (McKown et al., 2002), а проводящий пучок, не доходящий до апикальной части брактей, — для *P. escalantensis* (Banks et al., 1981).

В связи с находкой в средней юре семенных шишек, демонстрирующих морфолого-анатомические признаки *Pinus*, необходимо упомянуть гипотезу Миллера об архаичности строения семенных органов данного рода (Miller, 1976). Новая находка подтверждает предположение о том, что шишки, обладающие всеми основными морфолого-анатомическими признаками *Pinus*, лежат в основе разнообразия меловых *Pityostrobus* в понимании Миллера (Miller, 1976); соотношение этих двух родов с остальными представителями семейства до конца не ясно. Наличие у среднеюрского *Pinus bukatkinii* sp. nov. всего комплекса признаков рода в сформированном виде указывает на вероятное значительно более раннее возникновение отдельных признаков. Имеющиеся в настоящее время данные о репродуктивных структурах древнейших сосновых и форм, предположительно относимых к семейству, настолько скудны, что не дают сколько-нибудь надежных оснований даже для предварительных филогенетических гипотез. Древнейшими предположительными сосновыми являются *Compsostrobus neotericus* из верхнего триаса Северной Каролины (Delevoryas, Hope, 1973, 1987; Taylor et al., 2009) и *Schizolepidopsis liasokeyperianus* (C.F.W. Braun) Doweld, распространенный в среднем—верхнем

триасе Евразии (достоверность пермских находок *Schizolepidopsis* не подтверждена: Домогатская, Герман, 2019), однако анатомия этих шишек неизвестна, что не дает оснований для их полноценного использования в реконструкции филогении семейства сосновых. В то же время, имеющиеся находки указывают на то, что непосредственных предков рода *Pinus*, вероятнее всего, следует искать в ранней юре.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баженов А.В., Баженова Н.В. О возрасте древнейших семенных шишек сосны // Палеострат–2022. Годиш. собр. (научн. конф.) секции палеонтол. МОИП и Московского отд. Палеонтол. об-ва при РАН. Тез. докл. / Ред. Голубев В.К., Назарова В.М. М.: ПИН РАН, 2022. С. 8–9.
- Баженова Н.В., Баженов А.В. Стебли нового осмундового папоротника из средней юры Курской области, европейская часть России // Палеонтол. журн. 2019. № 5. С. 100–108.
- Alvin K.L. On *Pseudoaraucaria* Fliche emend., a genus of fossil pinaceous cones // Ann. Bot. N. Ser. 1957. V. 21. P. 33–51.
- Alvin K.L. Further conifers of the Pinaceae from the Wealden formation of Belgium // Mem. Inst. R. Sci. Natur. Belg. 1960. V. 146. P. 1–39.
- Banks H.P., Ortiz-Sotomayor A., Hartman C.M. *Pinus escalantensis*, sp. nov., a new permineralized cone from the Oligocene of British Columbia // Botan. Gaz. 1981. V. 142. № 2. P. 286–293.
- Delevoryas T., Hope R.C. Fertile coniferophyte remains from the Late Triassic Deep River basin, North Carolina // Amer. J. Bot. 1973. V. 60. № 8. P. 810–818.
- Delevoryas T., Hope R.C. Further observations on the late Triassic conifers *Compsostrobus neotericus* and *Voltzia andrewsii* // Rev. Palaeobot. Palynol. 1987. V. 51. № 1. P. 59–64.
- Domogatskaya K.V., Herman A.B. New species of the genus *Schizolepidopsis* (conifers) from the Albion of the Russian high Arctic and geological history of the genus // Cret. Res. 2019. V. 97. P. 73–93.
- Falder A.B., Rothwell G.W., Mapes G. et al. *Pityostrobus milleri* sp. nov., a pinaceous cone from the Lower Cretaceous (Aptian) of southwestern Russia // Rev. Palaeobot. Palynol. 1998. V. 103. № 3–4. P. 253–261.
- Farjon A. A Handbook of the World's Conifers. V. II. Leiden–Boston: Brill, 2010. 1111 p.
- Gernandt D.S., León-Gómez C., Hernández-León S. et al. *Pinus nelsonii* and a cladistic analysis of Pinaceae ovulate cone characters // Syst. Botan. 2011. V. 36. № 3. P. 583–594.
- Kirejtshuk A.G., Azar D., Beaver R.A. et al. The most ancient bark beetle known: a new tribe, genus and species from Lebanese amber (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) // Syst. Entomol. 2009. V. 34. № 1. P. 101–112.
- Klymiuk A.A., Stockey R.A., Rothwell G.W. The first organismal concept for an extinct species of Pinaceae: *Pinus arnoldii* Miller // Int. J. Plant Sci. 2011. V. 172. № 2. P. 294–313.
- McKown A.D., Stockey R.A., Schweger C.E. New species of *Pinus* subgenus *Pinus* subsection *Contortae* from Pliocene sediments of Ch'ijee's Bluff, Yukon Territory, Canada // Int. J. Plant Sci. 2002. V. 163. № 4. P. 687–697.
- Leslie A.B., Glasspool I., Herendeen P.S. et al. Pinaceae-like reproductive morphology in *Schizolepidopsis canicularis* sp. nov. from the Early Cretaceous (Aptian–Albian) of Mongolia // Amer. J. Bot. 2013. V. 100. № 12. P. 2426–2436.
- Matsunaga K.K.S., Herendeen P., Herrera F. et al. Ovulate cones of *Schizolepidopsis ediae* sp. nov. provide insights into the evolution of Pinaceae // Int. J. Plant Sci. 2021. V. 182. № 6. P. 490–507.
- Miller C.N. *Pinus avonensis*, a new species of petrified cones from the Oligocene of Western Montana // Amer. J. Bot. 1969. V. 56. № 9. P. 972–978.
- Miller C.N. *Pinus wolfei*, a new petrified cone from the Eocene of Washington // Amer. J. Bot. 1974. V. 61. № 10. P. 772–777.
- Miller C.N. Early evolution in the Pinaceae // Rev. Palaeobot. Palynol. 1976. V. 21. № 2. P. 101–117.
- Miller C.N. *Pityostrobus lynni* (Berry) comb. nov., a Pinaceous seed cone from the Paleocene of Virginia // Bull. Torrey Bot. Club. 1977. V. 104. № 1. P. 5–9.
- Miller C.N. *Pinus burtii*, a new species of petrified cones from the Miocene of Martha's Vineyard // Bull. Torrey Bot. Club. 1978. V. 105. № 2. P. 93–97.
- Miller C.N., Malinky J.M. Seed cones of *Pinus* from the Late Cretaceous of New Jersey, USA // Rev. Palaeobot. Palynol. 1986. V. 46. № 3–4. P. 257–272.
- Miller C.N., Robison C.R. Two new species of structurally preserved pinaceous cones from the Late Cretaceous of Martha's Vineyard Island, Massachusetts // J. Paleontol. 1975. V. 49. № 1. P. 138–150.
- Ohsawa T.A., Nishida M., Nishida H. Structure and affinities of the petrified plants from the Cretaceous of northern Japan and Saghalien. XII. *Obirastrobus* gen. nov., petrified pinaceous cones from the Upper Cretaceous of Hokkaido // Bot. Mag. Tokyo. 1992. V. 105. P. 461–484.
- Radais M. Contribution a l'étude de l'anatomie comparée du fruit des conifères // Ann. Sci. Natur. Bot. Paris. 1894. Ser. 7–19. P. 165–368.
- Ratzel S.R., Rothwell G.W., Mapes G. et al. *Pityostrobus hokodensis*, a new species of pinaceous cone from the Cretaceous of Russia // J. Paleontol. 2001. V. 75. № 4. P. 895–900.
- Rothwell G.W., Mapes G., Stockey R.A. et al. The seed cone *Eathiestrobus* gen. nov.: fossil evidence for a Jurassic origin of Pinaceae // Amer. J. Bot. 2012. V. 99. № 4. P. 708–720.
- Ryberg P.E., Rothwell G.W., Stockey R.A. et al. Reconsidering relationships among stem and crown group Pinaceae: oldest record of the genus *Pinus* from the Early Cretaceous of Yorkshire, United Kingdom // Int. J. Plant Sci. 2012. V. 173. № 8. P. 917–932.
- Saiki K. *Pinus mutoi* (Pinaceae), a new species of permineralized seed cone from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan // Amer. J. Bot. 1996. V. 83. № 12. P. 1630–1636.
- Shaw G.R. The genus *Pinus* // Publications of Arnold Arboretum. № 5. Riverside, Cambridge: Mass, 1914. 96 p.

Smith S.Y., Stockey R.A. A new species of *Pityostrobus* from the Lower Cretaceous of California and its bearing on the evolution of Pinaceae // *Int. J. Plant Sci.* 2001. V. 162. № 3. P. 669–681.

Smith S.Y., Stockey R.A. Permineralized pine cones from the Cretaceous of Vancouver Island, British Columbia // *Int. J. Plant. Sci.* 2002. V. 163. № 1. P. 185–196.

Stockey R.A. Middle Eocene *Pinus* remains from British Columbia // *Bot. Gaz.* 1983. V. 145. № 2. P. 262–274.

Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M. *Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants*. N.Y.: Acad. Press, 2009. 1230 p.

Underwood C., Miller C.N. *Pinus buchananii*, a new species based on a petrified cone from the Oligocene of Washington // *Amer. J. Bot.* 1980. V. 67. № 7. P. 1132–1135.

Yamada M., Yamada T. Ovuliferous scale anatomy of *Pinus* species and its value for classification above the species level // *Bot. J. Linn. Soc.* 2017. V. 183. № 4. P. 633–643.

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–16. *Pinus bukatkinii* sp. nov., фрагменты шишек: 1, 2 – паратип ПИН РАН, № 5851/6; 3, 4 – голотип ПИН РАН, № 5851/9; 5, 6 – паратип ПИН РАН, № 5851/7; 7, 8 – паратип ПИН РАН, № 5851/3; 9, 10 – паратип ПИН РАН, № 5851/4; 11, 12 – паратип ПИН РАН, № 5851/5; 13, 14 – паратип ПИН РАН, № 5851/1; 15, 16 – паратип ПИН РАН, № 5851/2; длина масштабной линейки 1 см; окрестности г. Старый Оскол; средняя юра.

Объяснение к таблице X

Фиг. 1–7. *Pinus bukatkinii* sp. nov., паратип ПИН РАН, № 5851/4, СЭМ: 1 – фрагмент шишечной ножки на поперечном срезе, видны массив ксилемы (х) с вертикальными смоляными ходами (отмечены белыми стрелками) и сердцевина (р); 2 – луч с двурядным участком; 3 – простые поры на горизонтальной стенке клетки луча; 4 – смоляные каналы в древесине ножки (отмечены белыми стрелками); 5 – поля перекреста с двумя–тремя порами; 6 – очередная поровость на конце трахеиды; 7 – поровость трахеид на радиальных и тангентальных стенках; окрестности г. Старый Оскол; средняя юра.

New Representative of *Pinus* L. from Jurassic Deposits of Belgorod Region, Russia

N. V. Bazhenova¹, A. V. Bazhenov¹, M. V. Tekleva¹, A. S. Resvyi²

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

²*Zoological Museum, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, 199034 Russia*

A new species of fossil pines, *P. bukatkinii* sp. nov., was found in the Middle Jurassic of Stoilensk open mine (the vicinity of Stary Oskol town, Belgorod Region). Seed cones of the new species possess four key diagnostic characters of representatives of the genus *Pinus* L.: thickened scale apices with apophyses and umbo; trace to the seed scale and bract represents a single unit; resin canals enter the seed scale base abaxially; adaxially concave vascular bundles in the seed scale. The distinctive feature of the new species is a strong sclerification of the seed scale ground tissue. Galleries, made by herbivores, were found in seed cones of *P. bukatkinii* sp. nov., that represents the oldest documented evidence of parasitism on pinaceous seed cones.

Keywords: Jurassic, Pinaceae, morphology, anatomy, systematics, plant damages

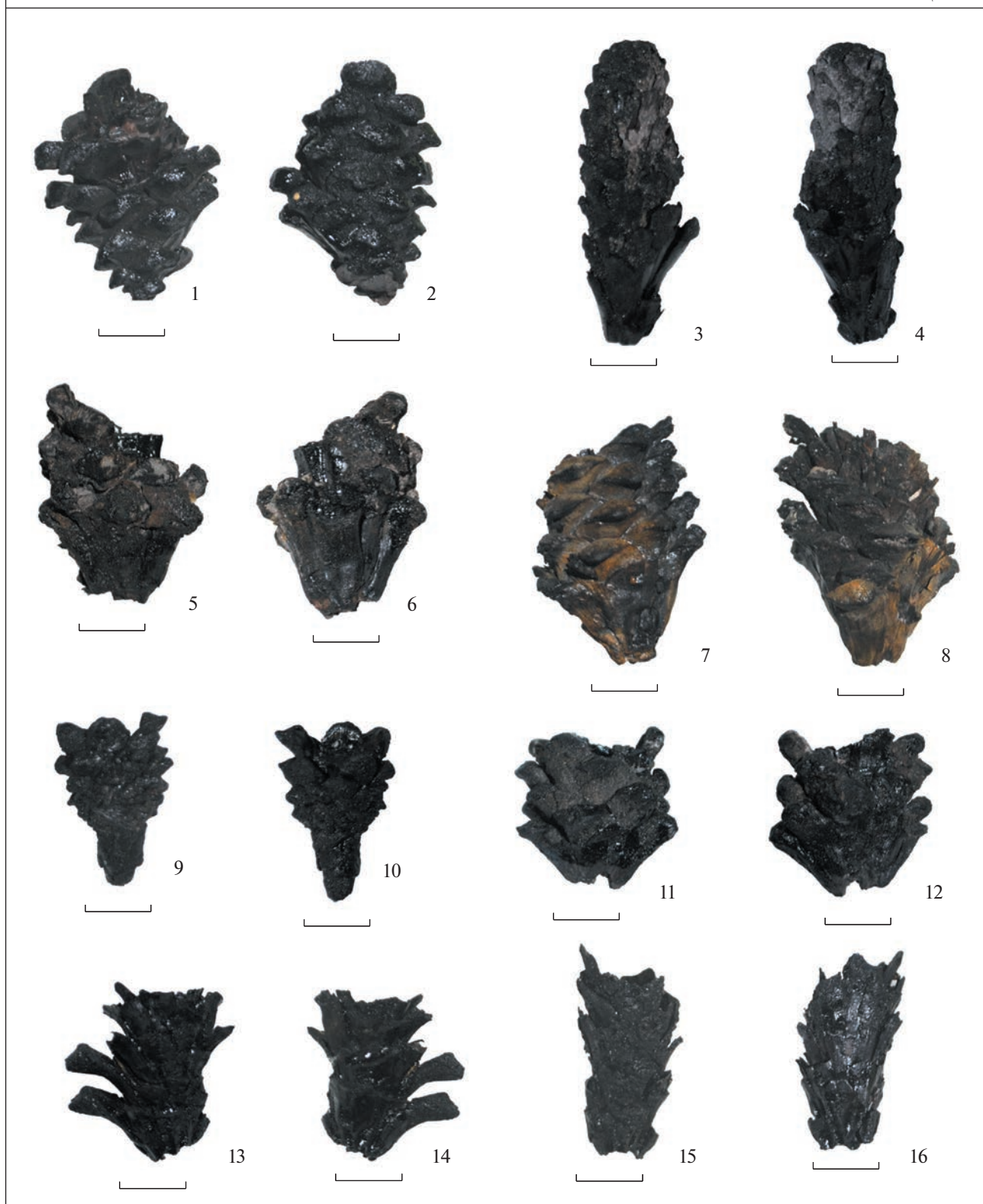


Таблица X

