

ISSN 0031-031X

Номер 4

Июль - Август 2023



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Номер 4, 2023

Новые виды радиолярий из нижнего карбона Волго-Уральского бассейна и верхнего карбона Южного Урала, Россия <i>М. С. Афанасьева</i>	3
Новые виды радиолярий рода <i>Patellula</i> Kozlova из отложений турона–маастрихта Кипра и Крыма <i>Л. Г. Брагина</i>	14
Находка древнейших представителей рода <i>Pinna</i> (<i>Bivalvia</i>) в раннепермском рифе Шахтау (Южное Приуралье, Россия) <i>Л. Е. Шилехин, А. В. Мазаев, А. С. Бяков</i>	21
Новые наутилиды из ассельско–сакмарского рифового комплекса Шахтау (Башкортостан) <i>Т. Б. Леонова, А. Ю. Щедухин</i>	26
О <i>Garantianinae</i> (<i>Ammonoidea</i> : <i>Stephanoceratidae</i>) верхнего байоса бассейна Кубани (Северный Кавказ) <i>В. В. Митта</i>	37
Микроструктура раковины и микроорнаментация трех родов лингулят семейств <i>Discinidae</i> и <i>Trematidae</i> из фаменских отложений Новосибирских островов <i>Т. Н. Смирнова, Ю. А. Гатовский, Е. А. Жегалло</i>	46
Новые виды рода <i>Oryctocephalus</i> Walcott из среднего кембрия Сибирской платформы <i>И. В. Коровников</i>	54
Обзор триасовых веснянок (<i>Insecta</i> : <i>Perlida</i> = <i>Plecoptera</i>) с описанием нового рода и вида в семействе <i>Perlariopseidae</i> из местонахождения Джайлоучо, Киргизия <i>Н. Д. Синиченкова</i>	60
Новые и малоизвестные <i>Permosialidae</i> (<i>Insecta</i> : <i>Palaeomanteida</i>) из верхней перми Монголии и Казахстана и среднего–верхнего триаса Киргизии <i>Д. С. Аристов, А. П. Расницын</i>	66
Некоторые морфофункциональные особенности хвоста ранних архозавров в связи с адаптацией к плаванию <i>А. Г. Сенников</i>	74
Мелкие утки (<i>Aves</i> : <i>Anatidae</i>) раннего–среднего миоцена Евразии. 1. Ревизия <i>Anas velox</i> Milne-Edwards, 1868 и <i>Anas saporata</i> Kurochkin, 1976 <i>Н. В. Зеленков</i>	94
Новая антилопа <i>Tavridia gromovi</i> gen. et sp. nov. (<i>Artiodactyla</i> , <i>Bovidae</i>) из нижнего плейстоцена пещеры Таврида в Крыму <i>И. А. Вислобокова</i>	106

Вопросы номенклатуры

<i>Uraloverneuilites</i> nom. nov.: замещающее название преокупированного рода пермских фораминифер <i>Verneuilites</i> Bensch et Kireeva, 1987 <i>Т. Н. Исакова</i>	116
---	-----

Contents

No. 4, 2023

New Radiolarian Species from the Lower Carboniferous of the Volga–Ural Basin and the Upper Carboniferous of the South Urals of Russia <i>M. S. Afanasieva</i>	3
New Radiolarian Species of the Genus <i>Patellula</i> Kozlova from the Turonian–Maastrichtian Sections of Cyprus and Crimea <i>L. G. Bragina</i>	14
The Most Ancient Representatives of the Genus <i>Pinna</i> (Bivalvia) in the Early Permian Reef of Shakhtau (Southern Cis-Urals, Russia) <i>L. E. Shilekhin, A. V. Mazaev, A. S. Biakov</i>	21
New Nautilida from the Shakhtau Asselian-Sakmarian Reef Complex (Bashkortostan) <i>T. B. Leonova, A. Yu. Shedukhin</i>	26
On the Garantianinae (Ammonoidea: Stephanoceratidae) from the Upper Bajocian of the Kuban River Basin (Northern Caucasus, Russia) <i>V. V. Mitta</i>	37
Shell Microstructure and Microornamentation of the Three Lingulate Genera of the Families Discinidae and Trematidae from the Famennian of Novosibirsk Islands <i>T. N. Smirnova, Yu. A. Gatovsky, E. A. Zhegallo</i>	46
New Species of the Genus <i>Oryctocephalus</i> Walcott from the Middle Cambrian of the Siberian Platform <i>I. V. Korovnikov</i>	54
A Review of the Triassic Stoneflies (Insecta: Perlida = Plecoptera) with a Description of a New Genus and Species of the Family Perlariopseidae from the Dzhayloucho Locality, Kyrgyzstan <i>N. D. Sinichenkova</i>	60
New and Little Known Permosialidae (Insecta: Palaeomanteida) from Upper Permian of Mongolia and Middle or Upper Triassic of Kyrgyzstan <i>D. S. Aristov, A. P. Rasnitsyn</i>	66
Some Morphofunctional Features of the Tail of Early Archosaurs in Relation to Swimming Adaptation <i>A. G. Sennikov</i>	74
Small Ducks (Aves: Anatidae) from the Early–Middle Miocene of Eurasia. 1. A Revision of <i>Anas velox</i> Milne-Edwards, 1868 and <i>Anas soporata</i> Kurochkin, 1976 <i>N. V. Zelenkov</i>	94
A New Antelope <i>Tavridia gromovi</i> gen. et sp. nov. (Artiodactyla, Bovidae) from the Lower Pleistocene of the Taurida Cave in the Crimea <i>I. A. Vislobokova</i>	106

Questions of Nomenclature

<i>Uraloverneuilites</i> nom. nov.: Replacement Name of the Preoccupied Genus of Permian Foraminifers <i>Verneuilites</i> Bensch et Kireeva, 1987 <i>T. N. Isakova</i>	116
---	-----

УДК 563.141:551.735(470.42+470.57)

НОВЫЕ ВИДЫ РАДИОЛЯРИЙ ИЗ НИЖНЕГО КАРБОНА ВОЛГО-УРАЛЬСКОГО БАСЕЙНА И ВЕРХНЕГО КАРБОНА ЮЖНОГО УРАЛА, РОССИЯ

© 2023 г. М. С. Афанасьева*

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

*e-mail: afanasieva@paleo.ru

Поступила в редакцию 17.01.2023 г.

После доработки 26.01.2023 г.

Принята к публикации 26.01.2023 г.

Проведена ревизия и уточнен диагноз рода *Triaenosphaera* Deflandre, 1973, *revisio et emend. nov.* Описано четыре новых вида радиолярий: *Entactinia zaitsevae* sp. nov., *Triaenosphaera fortunatovae* sp. nov., *T. spiroacus* sp. nov. и *Spongentactinia oraia* sp. nov., из нижнего турне (нижний карбон) Волго-Уральского бассейна и верхнекасимовских (верхний карбон) отложений Южного Урала, Россия.

Ключевые слова: Radiolaria, новые виды, нижнетурнейский и верхнекасимовский подъярусы, карбон, Волго-Уральский бассейн, Южный Урал, Россия

DOI: 10.31857/S0031031X23040025, **EDN:** OGSSDW

ВВЕДЕНИЕ

Богатый таксономический состав и прекрасная сохранность радиолярий из нижнего турне (нижний карбон) скв. Мелекесская-1 Волго-Уральского бассейна и верхнекасимовских (верхний карбон) отложений разреза Усолка на Южном Урале позволили установить четыре новых вида радиолярий.

Стратотип золотоозёрская свиты нижнего турне установлен в скв. Мелекесская-1 (инт. 1899.0–1872.0 м) Волго-Уральского бассейна России (рис. 1). Свита согласно залегает на органогенно-обломочных известняках фаменского яруса и представлена переслаиванием темно-серых, почти черных высокоуглеродистых карбонатно-кремнистых пород, детритовых известняков, доломитов и голубовато-серых глин. В разрезе свиты выделено четыре слоя. Мощность свиты в стратотипе 27 м (Фортунова и др., 2023).

Нижняя граница свиты подтверждена палеонтологическими данными: в инт. 1898.5–1897.78 м (слой 1) обнаружен комплекс конодонтов, содержащий *Siphonodella sulcata* Huddle, 1934, *Bispathodus stabilis* (Branson et Mehl, 1934), *Ligonodina* sp., *Mehlina strigosus* (Branson et Mehl, 1934), *Neopolygnathus communis* (Branson et Mehl, 1934), *Polygnathus purus purus* Voges, 1959, *P. purus subplanus* Voges, 1959 и *Pseudopolygnathus aff. dentilin-*

eatus (Branson, 1934), характеризующих зону *Siphonodella sulcata* (Фортунова и др., 2023).

Радиолярии прекрасной сохранности представлены 25 видами из 12 родов (рис. 2). Они встречены в слоях 2 и 3 золотоозёрская свиты (Фортунова и др., 2023).

Слой 2 (инт. 1898.0–1890.8 м). В основании – прослой глины мощностью 1.5 м. Выше – неравномерное тонкое и мелкое чередование черных высокоуглеродистых глинисто-кремнисто-карбонатных и карбонатно-кремнистых сланцеватых пород, темно-серых углеродистых известняков и доломитов, темно-серых углеродистых глин и мергелей. Мощность слоя 7.2 м.

Слой 3 (инт. 1890.8–1881.7 м). Известняки серые и темно-серые, слабобитуминозные, кремнистые, шламово-микрзернистые, перекристаллизованные. В верхней части слоя известняки и доломиты. Мощность 9.1 м.

Исследование радиолярий из нижнетурнейских отложений скв. Мелекесская-1 позволило установить две сменяющие друг друга экозоны радиолярий: нижняя экозона *Provisocyntra kononovae*, отвечающая конодонтовой зоне *Siphonodella duplicata*, и верхняя экозона *Spongentactinia oraia*, соответствующая конодонтовой зоне *Siphonodella belkai* (Афанасьева, Кононова, 2021; Фортунова и др., 2023).

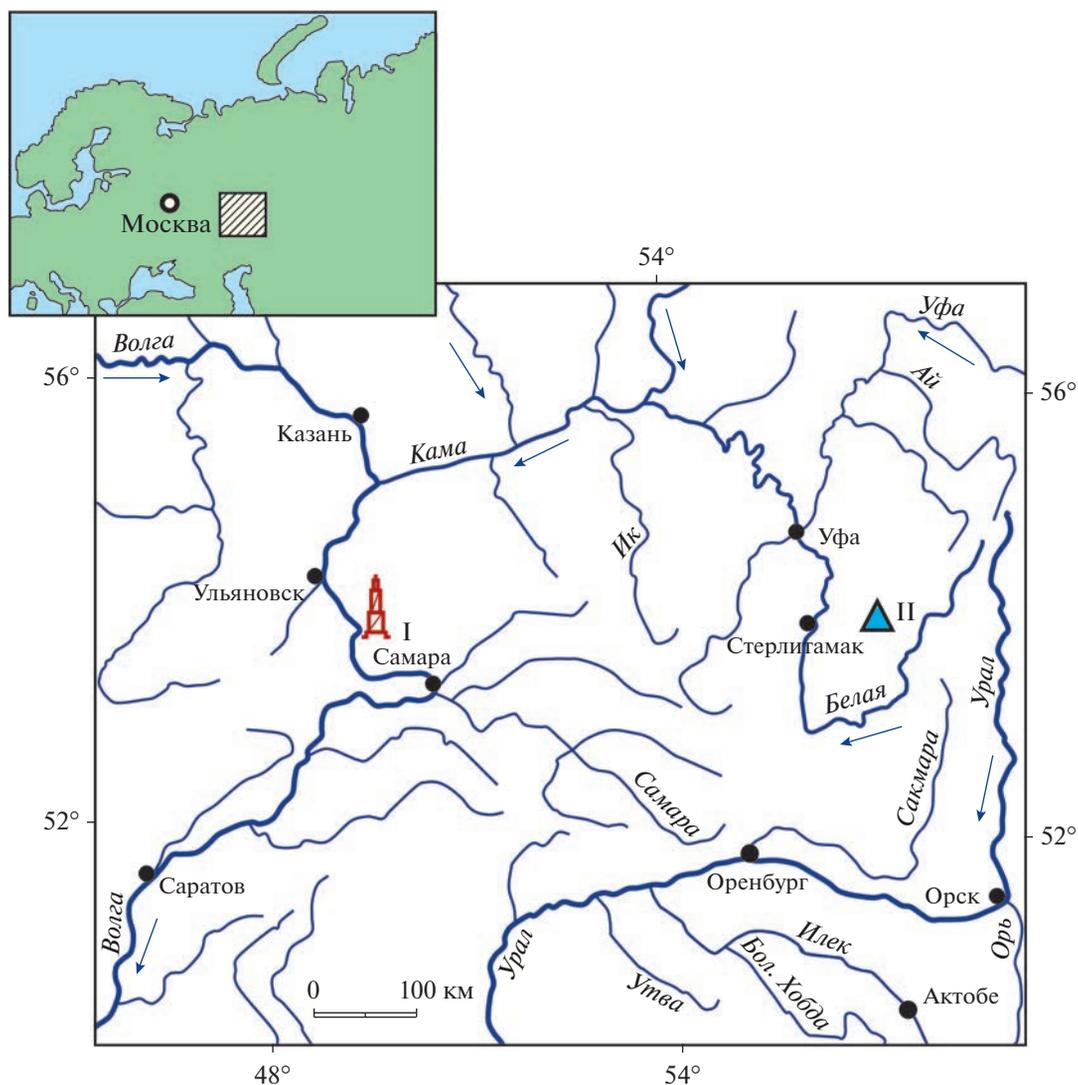


Рис. 1. Местонахождение каменноугольных радиолярий: I – скв. Мелекесская-1, Волго-Уральский бассейн, нижний карбон, нижнетурнейский подъярус, золотоозёрская свита (Фортунатова и др., 2023); II – разрез Усолка, Южный Урал, верхний карбон, верхнекасимовский подъярус (Сунгатуллина и др., 2019).

Среди исследованных раннетурнейских радиолярий десять видов до настоящего времени не были известны науке; шесть из них были описаны в статьях, посвященных новым таксонам радиолярий: *Nestelliana grassiclatrata* и *N. glomerosa* (Афанасьева, 2022а); *Provisocyntra grandis*, *P. kononovae*, *P. magniporosa* и *P. valminazae* (Афанасьева, 2022б).

Стратотип разреза Усолка расположен на Южном Урале в Гафурийском р-не Республики Башкортостан (рис. 1). Разрез сложен терригенно-карбонатными породами в стратиграфическом диапазоне от московского яруса среднего карбона до сакмарского яруса нижней перми (включительно), не имеет перерывов в осадконакоплении и содержит туфовые прослои с цирконами, по ко-

торым установлен абсолютный возраст отложений (Сунгатуллина и др., 2019).

В верхней части касимовского яруса (верхний карбон) разреза Усолка впервые обнаружен комплекс радиолярий, содержащий 11 видов из 10 родов: *Astroentactinia luxuria* Nazarov et Ormiston, 1985, *Apophysiacus sakmaraensis* (Kozur et Mostler, 1989), *A. pycnoclada* (Nazarov et Ormiston, 1985), *Entactinia zaitsevae* sp. nov., *Bientactinosphaera inusitata* (Foreman, 1963), *Copicyntra acilaxa* Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986, *C. fragilispinosa* Kozur et Mostler, 1989, *Latentifistula neotonica* Nazarov et Ormiston, 1985, *Somphoentactinia saecularis* Afnasieva et Amon, 2016, *Tetragregnon piramidatum* Nazarov in Isakova et Nazarov, 1986, *Triactofenestrella nicolica* Nazarov et Ormiston, 1984. Особенности таксономического состава ком-

Система	Каменноугольная					
Отдел	Нижний (Миссисипий)					
Ярус	Турнейский					
Подъярус	Нижний					
Свита	Золотоозёрская					
Зоны конодонтов	Siphonodella duplicata			Siphonodella belkai		
Экозоны радиолярий	Provisocyntra kononovae			Spongentactinia oraia		
Слой	Слой 2	Слой 3				
Интервал, м	1893.92–1893.3	1888.25–1887.5	1883.7–1883.2	1883.2–1881.7		
Образец	6989	6956	6928	6925	6916	6914
Радиолярии						
<i>Entactinia vulgaris</i> Won, 1983						
<i>Ceratoikiscum</i> cf. <i>araneosum</i> Afanasieva, 2000						
<i>Duodecimentactinia</i> cf. <i>ampla</i> Won, 1997						
<i>Provisocyntra kononovae</i> Afanasieva, 2022						
<i>Radiobisphaera</i> cf. <i>nazaroviana</i> Won, 1997						
<i>Radiobisphaera</i> sp. F						
<i>Spongentactinia</i> cf. <i>diplostraca</i> (Foreman, 1963)						
<i>Triaenosphaera sicarius</i> Deflandre, 1973						
<i>Entactinia zaitsevae</i> Afanasieva, sp. nov.						
<i>Provisocyntra cassicula</i> Nazarov et Ormiston, 1987						
<i>Triaenosphaera fortunatovae</i> Afanasieva, sp. nov.						
<i>Triaenosphaera spiroacus</i> Afanasieva, sp. nov.						
<i>Entactinia mariannae</i> Afanasieva et Amon, 2017						
<i>Provisocyntra magniporosa</i> Afanasieva, 2022						
<i>Provisocyntra valminazae</i> Afanasieva, 2022						
<i>Provisocyntra grandis</i> Afanasieva, 2022						
<i>Borisella</i> cf. <i>bykovae</i> Afanasieva, 2000						
<i>Duplexia</i> cf. <i>foremanae</i> (Ormiston et Lane, 1976)						
<i>Adamasirad cathedrarius</i> Afanasieva, 2000						
<i>Nestelliana grassiclatrata</i> Afanasieva, 2022						
<i>Nestelliana glomerosa</i> Afanasieva, 2022						
<i>Spinoalius melekessensis</i> Afanasieva, 2019						
<i>Spongentactinia altasulcata</i> (Won, 1983)						
<i>Spongentactinia oraia</i> Afanasieva, sp. nov.						
<i>Entactinia parapycnoclada</i> Nazarov et Ormiston, 1985						

Рис. 2. Распространение радиолярий в нижнетурнейских отложениях золотоозёрской свиты скв. Мелекесская-1. Цветом выделены интервалы распространения радиолярий в двух экозонах радиолярий (Афанасьева, Кононова, 2021; Фортунатова и др., 2023).

плекса радиолярий позволили установить экозону радиолярий *Astroentactinia luxuria*–*Triaetofenestrella nicolica*, отвечающую зоне конодонтов *Streptognathodus firmus* (Сунгатуллина и др., 2019). Среди позднекасимовских радиолярий установлен новый вид *Entactinia zaitsevae* sp. nov.

Настоящая статья посвящена описанию четырех новых видов радиолярий. Три вида из золотоозёрской свиты нижнетурнейского подъяруса скв. Мелекесская-1, Волго-Уральский бассейн: *Triaenosphaera fortunatovae* sp. nov., *T. spiroacus* sp. nov. и *Spongentactinia oraia* sp. nov. Новый вид *Entactinia zaitsevae* sp. nov. из нижнетурнейских отложений (нижний карбон) скв. Мелекесская-1 Волго-Уральского бассейна и отложений верхнекасимовского подъяруса (верхний карбон), разрез Усолка, Южный Урал.

ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ
Т И П RADIOLARIA
НА Д К Л А С С POLYCYSTINA
К Л А С С SPHAERELLARIA
О Т Р Я Д ENTACTINIATA

СЕМЕЙСТВО ENTACTINIIDAE RIEDEL, 1967
ПОДСЕМЕЙСТВО ENTACTINIINAE RIEDEL, 1967

Род *Entactinia* Foreman, 1963

Entactinia zaitsevae Afanasieva, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1–11 (см. вклейку)

Entactinia tortispina (Ormiston et Lane, 1976): Braun, 1990a (part.), табл. 8, фиг. 4, 5 (non фиг. 1–3, 6); Won, 1998, табл. 7, фиг. 14.

Entactinia sp.: Сунгатуллина и др., 2019, рис. 6, фиг. 8.

Размеры в мкм	Абсолютные							Относительные						
	D	dp	wp	tw	L	wL	h	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	750.0–250.1	60.0–50.1	25.0–15.1	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	250.0–153.1	50.0–25.1	15.0–10.1	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	153.0–52.1	25.0–15.1	10.0–5.1	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	52.0–15.0	15.0–4.5	5.0–1.0	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. 3. Основные абсолютные и относительные морфометрические параметры скелетов сферических радиолярий палеозоя (Афанасьева, 2000; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006): D – диаметр внешней сферы, dp – диаметр пор внешней оболочки, wp – ширина межпоровой перегородки внешней оболочки, tw – толщина стенки внешней оболочки (tw – ширина прутьев ячеек внешней оболочки), L – длина основных игл, wL – ширина основания основных игл, h – высота шипов.

Название вида – в честь палеонтолога и стратиграфа Е.Л. Зайцевой.

Голотип – ПИН, № 6916/05; Россия, Волго-Уральский бассейн, скв. Мелекесская-1, инт. 1883.2–1881.7, обр. 6916; нижний карбон, нижнетурнейский подъярус, золотоозёрская свита; зона конодонтов *Siphonodella belkai*, экозона радиолярий *Spongactinia oraia*.

Описание. Раковина сферическая, большая¹ (D = 124–160 мкм), с одной сферической толстостенной (D/tw = 14.5–18.6) пористой оболочкой и шестью длинными (L/D = 1.3–1.9), относительно тонкими (L/wL = 7.2–11.5) трехлопастными основными иглами с -образным поперечным сечением. Наблюдаемые фрагменты внутреннего каркаса (табл. 1, фиг. 2, 4, 7) позволяют говорить о первичном формировании 6-лучевой спикулы со срединной балкой (3–5 мкм). При этом иногда в развитии луча спикулы отмечается достаточно резкий поворот (угол 20°) в сторону основания основной иглы (табл. 1, фиг. 4б). Поры округлые, крупные (D/dp = 11.4–11.8), преимущественно одного размера (11–14 мкм). Поровые каналы узкие (dp/tw = 1.3–1.6). Межпоровые перегородки округлые, широкие (dp/wp = 2.2–2.8). На узлах межпоровых перегородок развиты высокие и очень высокие (D/h = 5.7–26.7) конические шипики разной величины, от 5 до 28 мкм.

¹ Морфометрический анализ абсолютных и относительных значений параметров раковин радиолярий палеозоя показал устойчивую статистическую закономерность изменения размеров скелета, его частей и их соотношений (Афанасьева, 2000; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006). 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 количественные величины (рис. 3).

Размеры в мкм:

Абсолютные:

Экз. №	D	dp	wp	tw	L	wL	h
6916/05 (голотип)	130	11	5	7	165	23	6
353-158/2	160	14	6	11	311	27	6–28
353-158/5	124	11	4	7	196	21	5–17

Относительные:

Экз. №	D/tw	D/dp	D/h	L/D	L/wL	dp/tw	dp/wp
6916/05 (голотип)	18.6	11.8	26.7	1.3	7.2	1.6	2.2
353-158/2	14.5	11.4	5.7–26.7	1.9	11.5	1.3	2.3
353-158/5	17.7	11.4	7.3–24.8	1.6	9.3	1.6	2.8

Сравнение. Новый вид отличается:

(1) от *E. tortispina* в интерпретации А.Р. Ормистона и Х.Р. Лейна (Ormiston, Lane, 1976, с. 166–167, табл. 2, фиг. 1–5) и А. Брауна (Braun, 1990a, с. 108–109, табл. 8, фиг. 1–3, 6; 1990b, табл. 1, фиг. 5): формированием округлых пор преимущественно одного размера (11–14 мкм) и прямых основных игл, в противоположность образованию у *E. tortispina* пор неправильной многоугольной формы разного размера (от 9 до 17 мкм) и закручивания некоторых основных игл в основании вдоль оси на четверть оборота;

(2) от *E. tortispina* в интерпретации М.-З. Вон (Won, 1983, с. 143–144, табл. 4, фиг. 18–20): меньшей максимальной длиной сохранившихся основных игл (311 мкм против 870 мкм у *E. tortispina*) и меньшим максимальным диаметром пор (11–14 мкм против 50 мкм у *E. tortispina*);

(3) от *E. mariannae* Afanasieva et Amon, 2017 (Афанасьева, Амон, 2017, с. 16–17, рис. 4): формированием почти в два раза более длинных основ-

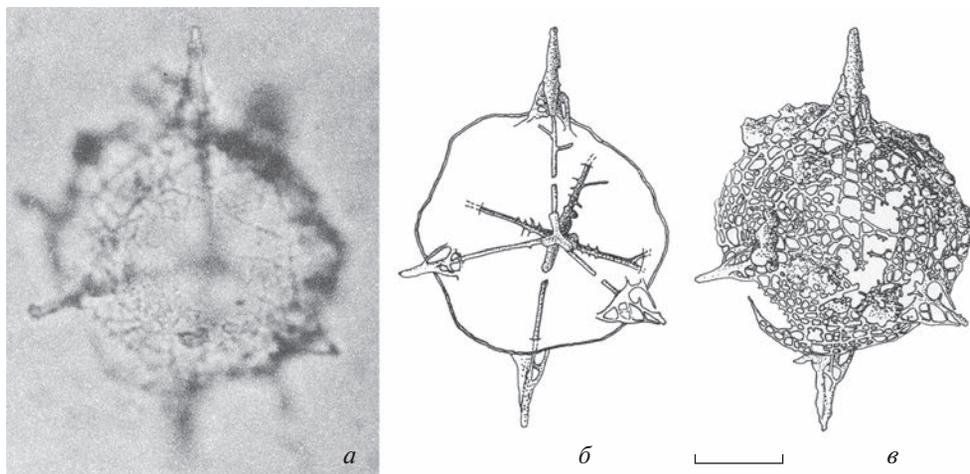


Рис. 4. *Polyentactinia craticulata* Foreman, 1963: *a–в* – восстановлено из Foreman, 1963, экз. USNM 640452, штрих = 50 мкм: *a* – общий вид в препарате (Foreman, 1963, табл. 5, фиг. 3а); *б* – реконструкция 8-лучевой спикулы (Ibid., табл. 9, фиг. 5а); *в* – реконструкция общего вида (Ibid., табл. 9, фиг. 5б).

ных игл (165–311 мкм против 104–161 мкм у *E. mariannae*).

З а м е ч а н и я. Вид *Entactinia tortispina* впервые был установлен и описан Ормистоном и Лейном (Ormiston, Lane, 1976) в составе рода *Polyentactinia*. В то же время эти исследователи отметили, что новый вид *P. tortispina* отличается от типового вида *P. craticulata* Foreman, 1963 (Foreman, 1963, с. 281, табл. 5, фиг. 3а–б; табл. 9, фиг. 5а–б) формированием трехлопастных, а не стержневидных основных игл, и меньшим размером пор. Однако, остается непонятным, почему Ормистон и Лейн рассматривали новый вид *P. tortispina* в составе рода *Polyentactinia*, поскольку морфотип *P. tortispina* не имеет ничего общего с морфотипом *P. craticulata*, который характеризуется формированием крупноячеистой сетчатой оболочки, коротких конических основных игл ($L = 30–80$ мкм) и семи- или восьмилучевой спикулы (рис. 4).

В 1983 г. Вон (Won, 1983) правильно отметила, что неправильные многоугольные поры *Polyentactinia tortispina* Ormiston et Lane, 1976 нельзя сравнивать с “угловатой сеткой” [“angular meshes”] у представителей рода *Polyentactinia* Foreman, 1963, и поэтому она рассматривает *P. tortispina* в составе рода *Entactinia*. К сожалению, Вон не отметила разницу в строении спикулы и основных игл у *E. tortispina* и *Polyentactinia craticulata*. Вместе с тем, экземпляр *Entactinia tortispina*, описанный Вон в 1998 году (Won, 1998, с. 238, табл. 7, фиг. 14) по всем морфологическим характеристикам удивительно похож на морфотип нового вида *E. zaitsevae* sp. nov. и рассматривается в настоящей работе в его составе.

В 1990 г. Браун (Braun, 1990а, б) поддержал мнение Вон (Won, 1983) о переносе вида *Poly-*

entactinia tortispina в состав рода *Entactinia*. Однако, некоторые экземпляры *E. tortispina* из коллекции Брауна (Braun, 1990а, табл. 8, фиг. 4, 5) характеризуются формированием округлых пор и рассматриваются в настоящей работе в составе нового вида *E. zaitsevae* sp. nov.

М а т е р и а л. 14 экз.: (1) один экз. из типового местонахождения; (2) 11 экз. из золотоозёрской свиты нижнетурнейского подъяруса (нижний карбон); зона конодонтов *Siphonodella duplicata*, экозона радиолярий *Provisocyntra kononovae*; скв. Мелекесская-1, инт. 1888.25–1887.5, обр. 6956, Волго-Уральский бассейн; (3) два экз. из отложенный верхнекасимовского подъяруса (верхний карбон), зона конодонтов *Streptognathodus firmus*, экозона радиолярий *Astroentactinia luxuria*–*Triactofenestrella nicolica*; разрез Усолка, р. Усолка, Южный Урал.

Под *Triaenosphaera* Deflandre, 1973, revisio et emend. Afanasieva, nov.

Triaenosphaera: Deflandre, 1960, с. 216 (nom. nud.); 1973, с. 1150; Noble et al., 2017, с. 458 (part.).

Т и п о в о й в и д – *Triaenosphaera sicarius* Deflandre, 1973; нижний карбон, визейский ярус; Кабриер, департамент Эро, горы Монтень-Нуар, Франция.

Д и а г н о з (emend. nov.). Сферическая пористая раковина, несущая четыре трехлопастные иглы с \blacktriangleleft -образным поперечным сечением, распределенные по четырем осям тетраэдра (рис. 5).

В и д о в о й с о с т а в. 13 видов: (1) семь видов из турнейского яруса нижнего карбона: *T. fortunatovae* sp. nov., *T. spiroacus* sp. nov., *T. longispina* Sashida in Sashida et al., 2000, *T. minuscula* Braun, 1989, *T. tetraculeata* Park et Won, 2012, *T.?* bareillen-



Рис. 5. *Triaenosphaera sicarius* Deflandre, 1973, голотип (восстановлено из Deflandre, 1973, табл. 2, фиг. 3, штрих = 100 мкм).

sis Gourmelon, 1986, *T. ? leherissei* Gourmelon, 1987; (2) два вида из визейского яруса нижнего карбона: *T. hebes* Won, 1983, *T. sicarius* Deflandre, 1973; (3) один вид в открытой номенклатуре из верхов кептенского яруса средней перми (Maldonado, Noble, 2010); (4) три вида из чансинского яруса верхней перми: *T. megacantha* Feng in Feng et al., 2007, *T. variabilis* Feng in Feng et al., 2007 и *T. minutus* Sashida et Tonishi, 1988.

Сравнение. От рода *Entactinia* Foreman, 1963, характеризующегося наличием внутреннего каркаса в виде шестилучевой спикулы и развитием шести основных игл, род *Triaenosphaera* отличается формированием четырехлучевой спикулы, продолжением лучей которой являются четыре основные иглы.

З а м е ч а н и я.

1. Род *Triaenosphaera* первоначально был описан Дж. Дефландром, как сферическая перфорированная раковина, несущая четыре многореберные иглы, распределенных по четырем осям тетраэдра² (рис. 5) (Deflandre, 1973, с. 1150).

В 1997 г. Ю.-Дж. Ванг (Wang, 1997, с. 155) установил и описал новый род *Triaenoentactinosphaera*

² “Coque sphérique perforée munie de quatre cornes multicostulées, disposées selon les axes d’un tétraèdre” (Deflandre, 1973, с. 1150).

Wang, 1997, характеризующийся наличием двух сферических оболочек и четырех трехлопастных основных игл³. При этом Ванг отметил, что род *Triaenoentactinosphaera* отличается от рода *Triaenosphaera* наличием двух оболочек скелета, а от рода *Entactinosphaera* Foreman, 1963 – формированием четырех, а не шести основных игл.

Годом позже Вон (Won, 1998, с. 241–242, табл. 7, фиг. 15) обнаружила внутреннюю сферу, соединенную с внешней оболочкой скелета четырьмя тетраэдрически расположенными лучами, продолжением которых являются четыре основные иглы. На этом основании Вон изменила диагноз рода *Triaenosphaera*, указав на наличие двух сферических оболочек скелета⁴. При этом новые данные (Wang, 1997) и новый род *Triaenoentactinosphaera* Wang, 1997 Вон не учла в своей работе (Won, 1998).

В 2017 г. в Каталоге радиолярий палеозоя П. Нобл с коллегами (Noble et al., 2017, с. 458) сохранили оригинальный диагноз *Triaenosphaera* Deflandre, 1973, но предложили рассматривать этот род в качестве старшего синонима рода *Triaenoentactinosphaera* Wang, 1997, характеризующегося наличием двух сферических оболочек скелета (Wang, 1997). Однако это не совсем корректно, поскольку в диагнозе *Triaenosphaera* указано наличие одной оболочки скелета, а у младшего синонима – рода *Triaenoentactinosphaera*, отмечено наличие двух сферических оболочек.

2. Необходимо восстановить *Triaenoentactinosphaera* Wang, 1997 в статусе валидного, самостоятельного рода. Нельзя объединять в один род морфотипы с одной сферой (*Triaenosphaera*) и с двумя сферами (*Triaenoentactinosphaera*) только на основании наличия четырехлучевой спикулы (продолжением лучей которой являются четыре основные иглы). Это просто внешнее конвергентное сходство двух разных родов из разных подсемейств: *Entactiniinae* Riedel, 1967 (одна сфера) и *Vientactinosphaerinae* Afanasieva, 1999 (две сферы). Так бывает.

3. В настоящее время анализ особенностей строения морфотипа рода *Triaenosphaera* на основании собственных и литературных данных позволяет уточнить диагноз рода и добавить вместо определения “перфорированная раковина, несущая четыре многореберные иглы”, уточненное, расширенное описание основных игл “пористая раковина, несущая четыре трехлопастные иглы с -образным поперечным сечением”.

³ “Two spherical lattice-shells with four three-bladed main spines; medullary shell with four radial beams to join the main spines of outer shell.” (Wang, 1997, с. 155).

⁴ “Emended diagnosis: A two-shelled skeleton with four tetrahedrally arranged spines; a latticed outer shell, and a three-dimensionally meshed delicate inner shell” (Won, 1998, с. 241–242).

Trienosphaera fortunatovae Afanasieva, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1–10 (см. вклейку)

Название вида – в честь д-ра Н.К. Фортунатовой.

Голотип – ПИН, № 6916/02; Россия, Волго-Уральский бассейн, скв. Мелекесская-1, инт. 1883.2–1881.7, обр. 6916; нижний карбон, нижнетурнейский подъярус, золотоозёрская свита; зона конодонтов *Siphonodella belkai*, экозона радиолярий *Spongentactinia oraia*.

Описание. Раковина сферическая, маленькая ($D = 102–124$ мкм), с одной сферической толстостенной ($D/tw = 13.5–14.6$) пористой оболочкой и четырьмя длинными ($L/D = 1.7–1.9$), массивными ($L/wL = 6.0–7.5$), трехлопастными основными иглами с -образным поперечным сечением. Основные иглы расположены друг к другу под углом 120° (табл. II, фиг. 2–6), но у некоторых экземпляров углы между иглами равны 90° , 90° и 180° (табл. II, фиг. 7–9). Наблюдаемые фрагменты внутреннего каркаса (табл. II, фиг. 1–3) позволяют говорить о первичном формировании четырехлучевой спикеры. Поры округлые, крупные ($D/dp = 14.6–20.7$), преимущественно одного размера (6–7 мкм). Поровые каналы узкие ($dp/tw = 0.7–1.0$). Межпоровые перегородки округлые, широкие ($dp/wp = 2.0–2.3$). На узлах межпоровых перегородок часто развиты высокие и очень высокие ($D/h = 5.7–26.7$) конические шипики разной величины, от 5 до 15 мкм (табл. II, фиг. 4, 8, 9б).

Размеры в мкм:

Абсолютные:

Экз. №	D	dp	wp	tw	L	wL	h
6916/02 (голотип)	108	6	3	8	179	26	5
6916/06	102	7	3	7	185	31	5
17613	124	6	3	9	234	31	5–15

Относительные:

Экз. №	D/tw	D/dp	D/h	L/D	L/wL	dp/tw	dp/wp
6916/02 (голотип)	13.5	18.0	21.6	1.7	6.9	0.8	2.0
6916/06	14.6	14.6	20.4	1.8	6.0	1.0	2.3
17613	13.8	20.7	8.3–24.8	1.9	7.5	0.7	2.0

Изменчивость. Основные иглы характеризуются практически субпараллельным расположением субпрямоугольных граней на всем протяжении иглы. Однако у некоторых морфотипов иногда наблюдается расширение основания у одной из игл (табл. II, фиг. 6) и формирование субпирамидальной формы основной иглы.

Сравнение. *T. fortunatovae* sp. nov. отличается:

(1) от типового вида рода *T. sicarius* Deflandre, 1973: (а) более маленькой сферой ($102–124$ мкм против $140–177$ мкм у *T. sicarius*), (б) меньшими размерами пор ($6–7$ мкм против $7–12$ мкм у *T. sicarius*), (в) более длинными основными иглами ($179–234$ мкм против $150–200$ мкм у *T. sicarius*), (г) длина основных игл в $1.7–1.9$ раз превосходит размер диаметра раковины, тогда как у типового вида длина основных игл практически равна величине диаметра раковины ($L/D = 1.1$);

(2) от *T. megacantha* Feng in Feng et al., 2007: (а) большими размерами раковины ($102–124$ мкм против $82–100$ мкм у *T. megacantha*), (б) более длинными основными иглами ($179–234$ мкм против максимум 155 мкм у *T. megacantha*).

Материал. 18 экз.: (1) два экз. из типового местонахождения; (2) 16 экз. из золотоозёрской свиты нижнетурнейского подъяруса (нижний карбон); зона конодонтов *Siphonodella duplicata*, экозона радиолярий *Provisocyntra kononovae*; скв. Мелекесская-1, инт. 1888.25–1887.5, обр. 6956.

Trienosphaera spiroacus Afanasieva, sp. nov.

Название вида от *σπειρα* греч. – спираль, и *acus lat.* – игла.

Голотип – ПИН, № 6916/01; Россия, Волго-Уральский бассейн, скв. Мелекесская-1, инт. 1883.2–1881.7, обр. 6916; нижний карбон, нижнетурнейский подъярус, золотоозёрская свита; зона конодонтов *Siphonodella belkai*, экозона радиолярий *Spongentactinia oraia*.

Описание (рис. 6). Раковина сферическая, маленькая ($D = 100–117$ мкм), с одной сферической толстостенной ($D/tw = 14.6–18.3$) пористой оболочкой. Четыре основные иглы длинные ($L/D = 1.3–2.0$), массивные ($L/wL = 4.9–7.3$), трехлопастные с -образным поперечным сечением; они расположены друг к другу под углом 120° (рис. 6, а–г, е). Иглы скручены, с длинной ложбинкой в основании (рис. 6, а, в, г) и практически с параллельными краями граней, т.е., с одинаковой шириной игл почти на всем их протяжении, за исключением базальной и терминальной части. Наблюдаемые фрагменты внутреннего каркаса (рис. 6, б, д) позволяют говорить о первичном формировании четырехлучевой спикеры. Поры округлые, крупные ($D/dp = 11.9–14.6$), преимущественно одного размера (8–9 мкм). Поровые каналы узкие ($dp/tw = 1.0–1.5$). Межпоровые перегородки округлые, узкие ($dp/wp = 4.0–4.5$). На узлах межпоровых перегородок развиты маленькие ($D/h = 20–39$) конические шипики разной величины, от 3 до 5 мкм.

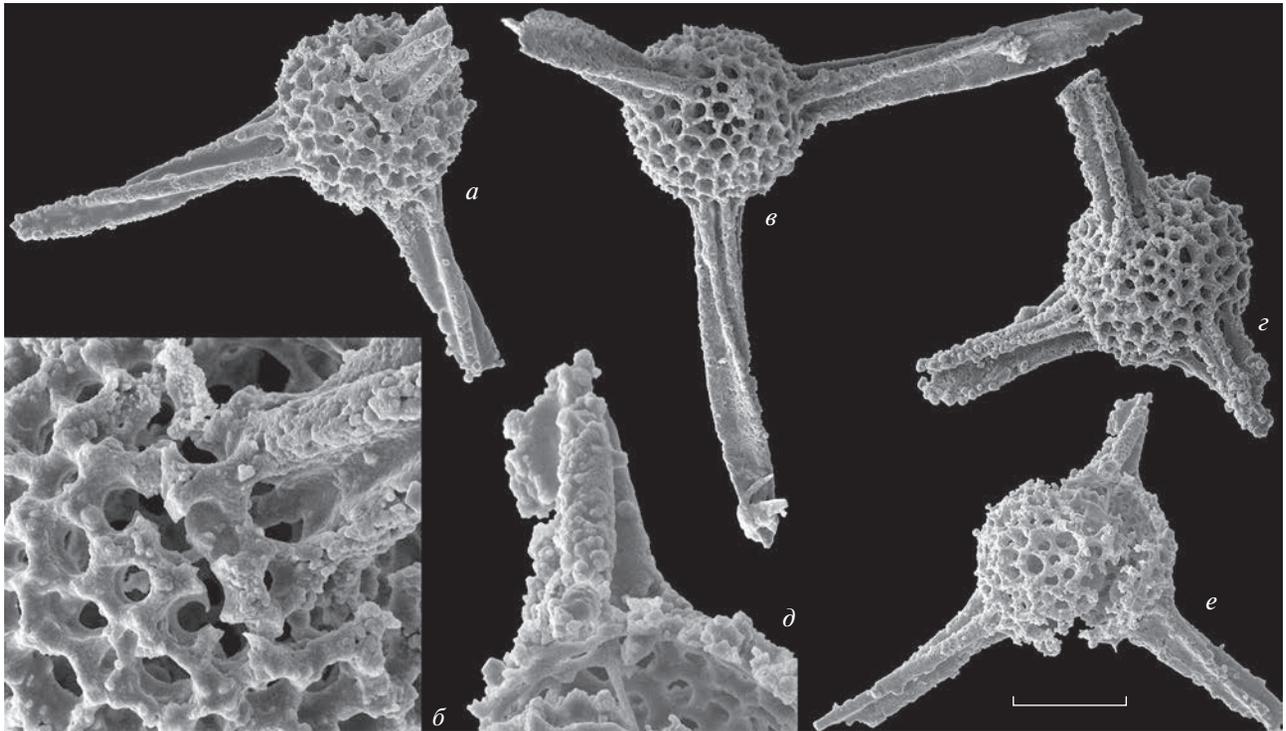


Рис. 6. *Triaenosphaera spiroacus* sp. nov. из нижнетурнейских отложений, золотоозёрская свита скв. Мелекесская-1: *a, б* – экз. ПИН, № 17661: *a* – штрих = 67 мкм, *б* – фрагмент, виден фрагмент луча спикулы, штрих = 23 мкм; *в* – голотип ПИН, № 6916/01, штрих = 65 мкм; *г* – экз. ПИН, № 17649, штрих = 71 мкм; *д, е* – экз. ПИН, № 17630: *д* – основная игла с фрагментом луча спикулы, штрих = 25 мкм, *е* – штрих = 75 мкм; *a, б, г–е* – инт. 1888.25–1887.5 м, обр. 6956, зона конодонтов *Siphonodella duplicata*, экозона радиолярий *Provisocyntra kononovae*; *в* – инт. 1883.2–1881.7 м, обр. 6916, зона конодонтов *Siphonodella belkai*, экозона радиолярий *Spongentactinia oraia*.

Размеры в мкм:

Абсолютные:

Экз. №	D	dp	wp	tw	L	wL	h
6916/01 (голотип)	100	9	2	6	198	27	5
17630	110	9	2	6	142	29	5
17661	117	8	2	8	178	28	3

Относительные:

Экз. №	D/tw	D/dp	D/h	L/D	L/wL	dp/tw	dp/wp
6916/01 (голотип)	16.7	11.9	20	2.0	7.3	1.5	4.5
17630	18.3	12.2	22	1.3	4.9	1.5	4.5
17661	14.6	14.6	39	1.5	6.4	1.0	4.0

С р а в н е н и е. *T. spiroacus* sp. nov. отличается от *T. fortunatovae* sp. nov. формированием скрученных основных игл с одинаковой шириной практически на всем их протяжении, за исключением базальной и терминальной части.

М а т е р и а л. Четыре экз.: (1) один экз. из типового местонахождения; (2) три экз. из золотоозёрской свиты нижнетурнейского подъяруса (нижний карбон); зона конодонтов *Siphonodella duplicata*, экозона радиолярий *Provisocyntra kononovae*; скв. Мелекесская-1, инт. 1888.25–1887.5, обр. 6956.

К Л А С С SPUMELLARIA

О Т Р Я Д SPONGIATA

СЕМЕЙСТВО SPONGENTACTINIIDAE NAZAROV, 1975

ПОДСЕМЕЙСТВО SPONGENTACTINIINAE NAZAROV, 1975,
EMEND. AFANASIEVA, 1999

Род *Spongentactinia* Nazarov, 1975

Spongentactinia oraia Afanasieva, sp. nov.

Название вида от *οραία* греч. – красивый, прекрасный.

Голотип – ПИН, № 6914/26; Россия, Волго-Уральский бассейн, скв. Мелекесская-1, инт. 1883.2–1881.7, обр. 6914; нижний карбон, нижнетурнейский подъярус, золотоозёрская свита; зона конодонтов *Siphonodella belkai*, экозона радиолярий *Spongentactinia oraia*.

О п и с а н и е (рис. 7). Раковина сферическая, очень большая ($D = 192–215$ мкм), состоящая из двух оболочек с шестью основными трехлопастными иглами и многочисленными шипиками. Внешняя оболочка тонкая ($D/tw = 38.4–48.8$) и состоит из переплетения уплощенных прутьев, образующих маленькие и большие ($D/dp = 19.5–65.0$) полигональные поровые отверстия разного размера (от 3 до 11 мкм). Поровые каналы очень узкие ($dp/tw = 0.8–2.2$), а межпоровые перегородки,

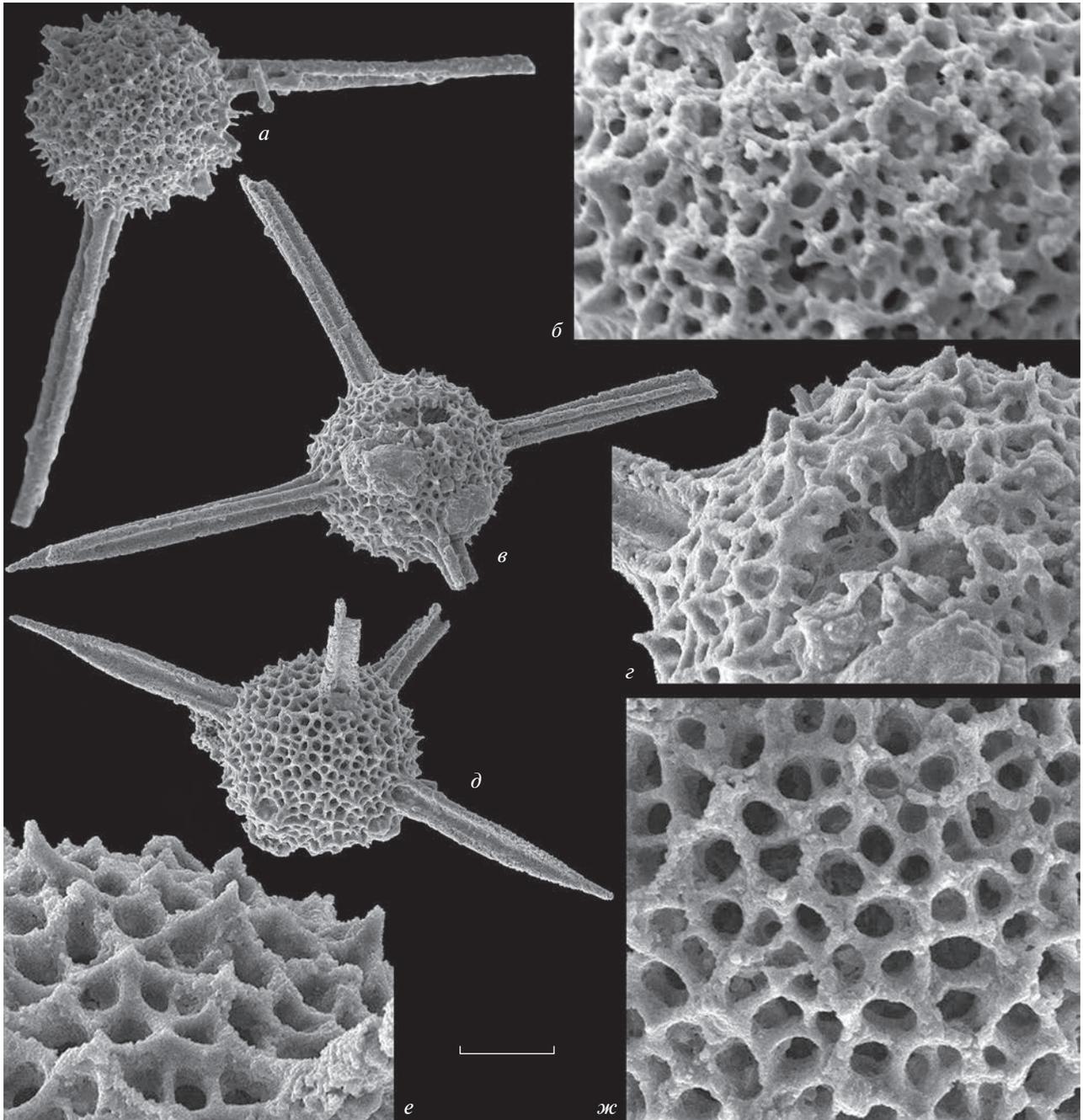


Рис. 7. *Spongentactinia oraia* sp. nov. из нижнетурнейских отложений, золотоозёрская свита скв. Мелекеская-1, инт. 1883.2–1881.7 м (*a, б* – обр. 6916, *в–ж* – обр. 6914): *a, б* – экз. ПИН, № 6916/08: *a* – штрих = 93 мкм, *б* – фрагмент, штрих = 26 мкм; *в, г* – голотип ПИН, № 6914/26: *в* – штрих = 108 мкм, *г* – фрагмент с видимой частью внутренней сферы, штрих = 33 мкм; *д–ж* – экз. ПИН, № 6914/25: *д* – штрих = 93 мкм, *е* – фрагмент, штрих = 20 мкм, *ж* – фрагмент, штрих = 20 мкм; все – зона конодонтов *Siphonodella belkai*, эконона радиолярий *Spongentactinia oraia*.

т.е., толщина уплощенных прутьев решетки, относительно широкие и очень широкие ($dp/wp = 1.0–3.0$). Обнаружен фрагмент внутренней сферы (рис. 7, *г*) с очень маленькими округлыми порами ($dp = 5$ мкм). Поровые каналы и межпоровые перегородки внутренней сферы относительно широкие ($dp/tw = 2.5$; $dp/wp = 2.5$). Основные иглы длинные ($L/D = 1.2–1.7$), относительно тон-

кие ($L/wL = 7.1–10.3$), трехлопастные с \llcorner -образным поперечным сечением, значительно сужающиеся к концу до образования удлиненной конической вершины (рис. 7, *д*) и иногда слегка закрученные в торцевой части (рис. 7, *a*). На поверхности прутьев внешней сферы развиты многочисленные высокие конические шипики ($D/h = 10.3–35.8$) разной величины, от 6 до 19 мкм.

Размеры в мкм:

Абсолютные:

Экз. №	D	dp	wp	tw	L	wL	h
6914/26 (голотип)	215	7–11	4	5	369	36	6–12
6914/25	192	5–9	3	5	240	34	8–10
6916/08	195	3–8	3	4	231	36	10–19

Относительные:

Экз. №	D/tw	D/dp	D/h	L/D	L/wL	dp/tw	dp/wp
6914/26 (голотип)	43.0	19.5–31.7	17.9–35.8	1.7	10.3	1.4–2.2	1.8–2.8
6914/25	38.4	21.3–38.4	19.2–24.0	1.3	7.1	1.0–1.8	1.7–3.0
6916/08	48.8	24.4–65.0	10.3–19.5	1.2	6.4	0.8–2.0	1.0–2.7

Сравнение. *S. oraia* sp. nov. отличается от *S. altasulcata* (Won, 1983): (1) формированием внешней сферы большего размера: 192–215 мкм против 83–191 мкм у *S. altasulcata*; (2) более длинными и относительно тонкими основными иглами: 231–369 мкм против 100–250 мкм у *S. altasulcata* (Won, 1983, с. 147–148, табл. 3, фиг. 11).

З а м е ч а н и я. *S. oraia* sp. nov. имеет внешнее конвергентное сходство с *Entactinia tortispina* (Ormiston, Lane, 1976, с. 166–167, табл. 2, фиг. 1–5; Braun, 1990a (part.), с. 108–109, табл. 8, фиг. 1–3, 6; Braun, 1990b, табл. 1, фиг. 5). Вместе с тем, *S. oraia* sp. nov. отличается формированием двух оболочек скелета и иногда слегка закрученных в торцевой части основных игл с \blacktriangleleft -образным поперечным сечением, тогда как *E. tortispina* (Ormiston, Lane, 1976) характеризуется развитием только одной сферы и некоторых закрученных в основании вдоль оси на четверть оборота основных игл, с Υ -образным поперечным сечением.

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

* * *

Автор приносит свою искреннюю благодарность А.С. Алексееву (МГУ, ПИН РАН), В.С. Вишневской (ГИН РАН) и Г.П. Нестелл (Техасский ун-т, Арлингтон, США) за ценные советы и конструктивные рекомендации; Л.И. Кононовой и В.М. Назаровой (МГУ), Е.Л. Зайцевой (МГУ, ВНИГНИ) и Н.К. Фортунатовой (ВНИГНИ) за предоставленный материал по радиоляриям нижнего турне (нижний карбон) скв. Мелекесской-1 Волго-Уральского бассейна; Г.М. Сунгатуллиной и Р.Х. Сунгатуллину (КФУ) за любезно предоставленный материал по радиоляриям из верхнекасимовских (верхний карбон) отложений разреза Усолка на Южном Урале; Б.М. Галиуллину (КФУ) за фотографирование радиолярий на растровом электронном микроскопе XL-30 ESEM; А.Ф. Банникову, М.А. Кнорре и Л.А. Булашовой

(ПИН РАН) за ценные советы и помощь при подготовке статьи к печати.

Коллекция радиолярий карбона № 5508 хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН).

Исследование морфологии радиолярий проводилось на сканирующих электронных микроскопах CamScan и TESCAN на базе ПИН РАН и на растровом электронном микроскопе XL-30 ESEM на базе КФУ. Систематика радиолярий приведена по работам автора (Афанасьева, Амон, 2006; Afanasieva et al., 2005). Измерения элементов скелетов радиолярий и морфометрический анализ абсолютных и относительных значений параметров раковин радиолярий палеозоя проводились по методике, разработанной автором (рис. 3) (Афанасьева, 2000; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006).

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева М.С. Новый вариант систематики радиолярий палеозоя // Геология и минеральные ресурсы европейского северо-востока России: новые результаты и новые перспективы. Матер. XIII Геол. съезда Республики Коми. Сыктывкар: ИГ КНЦ УрО РАН, 1999. Т. 2. С. 253–256.
- Афанасьева М.С. Атлас радиолярий палеозоя Русской платформы. М.: Научный мир, 2000. 480 с.
- Афанасьева М.С. Новый род *Nestelliana* gen. nov. и новые виды радиолярий позднего девона Полярного Урала и раннего карбона Волго-Уральского бассейна России // Палеонтол. журн. 2022a. № 1. С. 20–26.
- Афанасьева М.С. Новое семейство радиолярий позднего палеозоя *Provisocyntridae* fam. nov. // Палеонтол. журн. 2022b. № 2. С. 9–20.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О. Радиолярии. М.: ПИН РАН, 2006. 320 с.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О. Апофизы, мутовки и зубчики в скелетах позднепалеозойских радиолярий подсемейства *Entactiniinae* // Палеонтол. журн. 2017. № 4. С. 3–21.
- Афанасьева М.С., Кононова Л.И. О радиоляриях и конодонтах нижнего карбона Волго-Уральского бассейна (Мелекесская скв. 1) // Теоретические и прикладные аспекты палеонтологии. Матер. LXVII сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2021. С. 9–10.
- Назаров Б.Б. Радиолярии нижнего–среднего палеозоя Казахстана (методы исследований, систематика, стратиграфическое значение). М.: Наука, 1975. 202 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 275).
- Сунгатуллина Г.М., Афанасьева М.С., Сунгатуллин Р.Х. Конодонты и радиолярии верхнего карбона разреза “Усолка” (Южный Урал) // Геол. вестник. 2019. № 3. С. 143–152.
- Фортунатова Н.К., Зайцева Е.Л., Бушуева М.А. и др. Стратиграфия нижнего карбона Волго-Уральского субрегиона (материалы к актуализации стратиграфической схемы). М.: ВНИГНИ, 2023. 288 с.

- 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.
- Braun A.* Radiolarien aus dem Unter-Karbon Deutschlands // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenb.* 1990a. Bd 133. S. 1–177.
- Braun A.* Evolutionary trends and biostratigraphic potential of selected radiolarian taxa from the Early Carboniferous of Germany // *Mar. Micropaleontol.* 1990b. V. 15. P. 351–364.
- Deflandre G.* À propos du développement des recherches sur les Radiolaires fossiles // *Rev. Micropaléontol.* 1960. V. 2. № 4. P. 212–218.
- 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 Pyletonémidés // *C. R. Acad. Sci. Sér. D, Sci. natur.* 1973. T. 276. № 1. P. 1147–1151.
- Feng Q., Gu S., He W., Jin Y.* Latest Permian Entactinaria (Radiolaria) from southern Guangxi, China // *J. Micropaleontol.* 2007. V. 26. № 1. P. 19–37.
- Foreman H.P.* Upper Devonian Radiolaria from the Huron Member of the Ohio Shale // *Micropaleontol.* 1963. V. 9. № 3. P. 267–304.
- Maldonado A.L., Noble P.J.* Radiolarians from the upper Guadalupian (Middle Permian) Reef Trail Member of the Bell Canyon Formation, West Texas and their biostratigraphic implications // *Micropaleontol.* 2010. V. 56. № 1–2. P. 69–115.
- 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.
- Riedel W.R.* Some new families of Radiolaria // *Proc. Geol. Soc. London.* 1967. № 1640. P. 148–149.
- Wang Y.-J.* An upper Devonian (Famennian) radiolarian fauna from carbonate rocks, Northern Xinjiang // *Acta Micropaleontol. Sin.* 1997. V. 14. № 2. P. 149–160.
- 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.

Объяснение к таблице I

Фиг. 1–11. *Entactinia zaitsevae* sp. nov.: 1 – экз. ПИН, № 17662, штрих = 64 мкм; 2 – экз. ПИН, № 17601: 2а – штрих = 64 мкм, 2б – фрагмент, 6-лучевая спикула со срединной балкой, штрих = 19 мкм; 3 – экз. ПИН, № 17629, штрих = 73 мкм; 4 – экз. ПИН, № 17653: 4а – штрих = 71 мкм, 4б – фрагмент, 6-лучевая спикула со срединной балкой и поворотом луча спикулы на угол 20° в сторону основания основной иглы, штрих = 24 мкм; 5 – экз. ПИН, № 17663, штрих = 71 мкм; 6 – экз. ПИН, № 17664, виден фрагмент спикулы, штрих = 62 мкм; 7 – экз. ПИН, № 17634, видны фрагменты спикулы, штрих = 64 мкм; 8 – экз. ПИН, № 17615, штрих = 62 мкм; 9 – голотип ПИН, № 6916/05, штрих = 67 мкм; 10 – экз. ПИН, № 353-158/5, штрих = 54 мкм; 11 – экз. ПИН, № 353-158/2, штрих = 80 мкм; Волго-Уральский бассейн, скв. Мелекесская-1; нижний карбон, нижнетурнейский подъярус, золотоозёрская свита: инт. 1888.25–1887.5 м, обр. 6956, зона конодонтов *Siphonodella duplicata*, экозона радиолярий *Provisocyntra kononovae* (фиг. 1–8); инт. 1883.2–1881.7 м, обр. 6916, зона конодонтов *Siphonodella belkai*, экозона радиолярий *Spongentactinia oraia* (фиг. 9); Южный Урал, р. Усолка, разрез Усолка; верхний карбон, верхнекасимовский подъярус, зона конодонтов *Streptognathodus firmus*, экозона радиолярий *Astroentactinia luxuria*–*Triactofenestrella nicolica* (фиг. 10, 11).

Объяснение к таблице II

Фиг. 1–10. *Triaenosphaera fortunatovae* sp. nov.: 1 – экз. ПИН, № 17633, основная игла с фрагментом луча спикулы, штрих = 39 мкм; 2 – экз. ПИН, № 17650, штрих = 61 мкм; 3 – экз. ПИН, № 17628, видны фрагменты лучей спикулы, штрих = 56 мкм; 4 – экз. ПИН, № 17613, штрих = 60 мкм; 5 – экз. ПИН, № 17637, штрих = 61 мкм; 6 – экз. ПИН, № 17617, штрих = 62 мкм; 7 – экз. ПИН, № 17619, штрих = 61 мкм; 8 – экз. ПИН, № 6916/06, штрих = 55 мкм; 9 – голотип ПИН, № 6916/02: 9а – штрих = 55 мкм, 9б – фрагмент, шипики, штрих = 16 мкм, 9в – фрагмент, в основании основной иглы, между лопастями, видны две поры внешней сферы, штрих = 16 мкм; Волго-Уральский бассейн, скв. Мелекесская-1; нижний карбон, нижнетурнейский подъярус, золотоозёрская свита: инт. 1888.25–1887.5 м, обр. 6956, зона конодонтов *Siphonodella duplicata*, экозона радиолярий *Provisocyntra kononovae* (фиг. 1–7); инт. 1883.2–1881.7 м, обр. 6916, зона конодонтов *Siphonodella belkai*, экозона радиолярий *Spongentactinia oraia* (фиг. 8, 9).

New Radiolarian Species from the Lower Carboniferous of the Volga–Ural Basin and the Upper Carboniferous of the South Urals of Russia

M. S. Afanasieva

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

The genus *Triaenosphaera* Deflandre, 1973 is revised and its diagnosis is emended. Four new radiolarian species from the Lower Tournaisian (Mississippian) of the Volga–Ural Basin and the Upper Kasimovian (Pennsylvanian) of the South Urals are described: *Entactinia zaitsevae* sp. nov., *Triaenosphaera fortunatovae* sp. nov., *T. spiroacus* sp. nov. and *Spongentactinia oraia* sp. nov.

Keywords: Radiolaria, new species, Lower Tournaisian, Upper Kasimovian, Carboniferous, Volga–Ural Basin, South Urals, Russia

УДК 563.141:551.763.33+551.763.333(564.3+477.75)

НОВЫЕ ВИДЫ РАДИОЛЯРИЙ РОДА *PATELLULA* KOZLOVA ИЗ ОТЛОЖЕНИЙ ТУРОНА–МААСТРИХТА КИПРА И КРЫМА

© 2023 г. Л. Г. Брагина*

Геологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

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

Поступила в редакцию 24.02.2023 г.

После доработки 13.03.2023 г.

Принята к публикации 13.03.2023 г.

В результате изучения верхнемеловых отложений формаций Перапеди, Каннавиу и Лефкара (Кипр) выявлены многочисленные представители рода *Patellula* Kozlova, 1972. В статье описаны два принадлежащих к нему новых вида: *P. mangaleniensis* sp. nov. и *P. solaris* sp. nov. Новый вид *P. mangaleniensis* sp. nov. найден также в Крыму в верхах верхнего сантона (зона *Afens perapediensis*). Наиболее ранние представители вида *P. euessceei* Empson-Morin, 1981 впервые найдены в Крыму в пределах зоны *Actinomma* (?) *belbekense* (верхи среднего турона–верхний турон), а самые поздние представители этого вида впервые зафиксированы в пределах маастрихта Кипра. Таким образом, расширено стратиграфическое распространение вида *P. euessceei* и рода *Patellula*.

Ключевые слова: Radiolaria, Sponguridae, новые виды, верхний мел, турон, коньяк, сантон, кампан, маастрихт, Кипр, Крым

DOI: 10.31857/S0031031X23040049, **EDN:** OGULVN

ВВЕДЕНИЕ

В результате исследований разреза Мангалени (формация Перапеди, верхи среднего турона–верхний сантон Кипра), на многих стратиграфических уровнях были выявлены комплексы радиолярий, отличающиеся значительным таксономическим разнообразием. Характеристика разреза Мангалени и предварительное заключение о возрасте опубликовано ранее (Bragina, 2012). На основе изученных комплексов радиолярий, последовательно сменяющихся вверх по разрезу Мангалени, была создана первая сверхдетальная схема расчленения верхнего мела для тетических районов Евразии (рис. 1, а, б) (Брагина, 2016; настоящая работа). Позднее, в рамках российско-кипрского проекта (грант РФФИ 19-55-25001-Сургуs_a), было проведено исследование радиолярий из мезозойской (маастрихтской) части разреза Пано Панайя (формация Лефкара, маастрихт–палеоген Кипра), что позволило проанализировать распространение уже известных видов радиолярий в пределах маастрихта (рис. 1, а, в). За время проведения проекта были изучены радиолярии из разрезов Акамас-1 и Мавроколимпос (формация Каннавиу, кампан Кипра) (рис. 2, а, б). Эти комплексы содержат огромное количество неизвестных по литературным данным таксонов. Настоящая работа продолжает серию статей, посвященных описанию новых видов радиолярий из верхнего мела Кипра (Брагина, Вишневская, 2007; Брагина, 2008, 2010, 2013, 2014; Bragina, Bragin, 2016, 2018).

В работе использован фотографический материал по виду *Patellula euessceei* Empson-Morin, 1981, демонстрирующий самых древних представителей этого вида и полученный из средне-верхнетуронской части разреза горы Чуку (Крым) (рис. 3, а, б). В статье приведено фотографическое изображение (Корчагин и др., 2012, рис. 1) нового вида *P. mangaleniensis* sp. nov. из верхне-сантонской части разреза Ак-Кая Крыма, образец 09-10-1. В результате присутствия *P. mangaleniensis* sp. nov. зафиксировано не только на Кипре, но и в Крыму.

Ранее распространение рода *Patellula* было известно в интервале сеноман–кампан (O'Dogherty et al., 2009). Однако, новая находка вида *P. euessceei* Empson-Morin, 1981 в маастрихтской части разреза Пано Панайя позволяет расширить как верхнюю границу вида *P. euessceei*, так и рода *Patellula*.

ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ

ТИП SARCODINA

КЛАСС RADIOLARIA

ОТРЯД SPUMELLARIA

СЕМЕЙСТВО SPONGURIDAE HAECKEL, 1862

Род *Patellula* Kozlova in Petrushevskaya et Kozlova, 1972, emend. Empson-Morin, 1981

Типовой вид – *Stylospongia planoconvexa* Pessagno, 1963; США, Калифорния, ранний кампан (Pessagno, 1963, с. 199, табл. 3, фиг. 4–6).

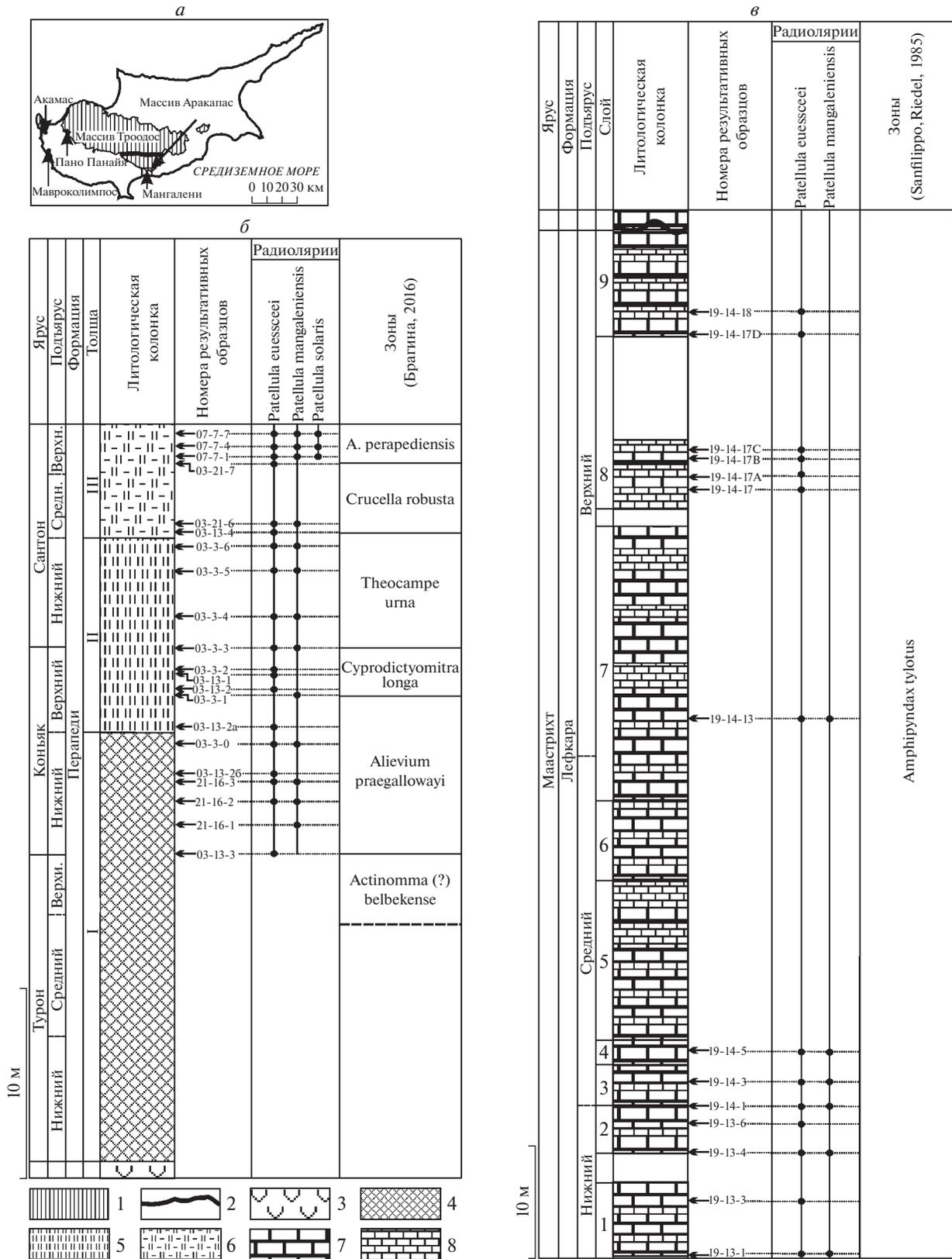


Рис. 1. Местонахождение изученных радиолярий на Кипре (а – схема); б, в – литологические колонки: б – композитный разрез Мангалени (формация Перапеди, турон–сантон), в – разрез Пано Панайя (формация Лэфкара, маастрихт). Обозначения: 1 – офиолитовый массив Троодос; 2 – разлом Аракапас; 3 – верхние пиллоу-лавы; 4 – умбристы с прослоями радиоляриевых кремней и массивных абиогенных кремней; 5 – кремни с прослоями кремнистых аржилитов; 6 – кремни опоквидные, марганцовистые; 7 – известняки; 8 – мергели.

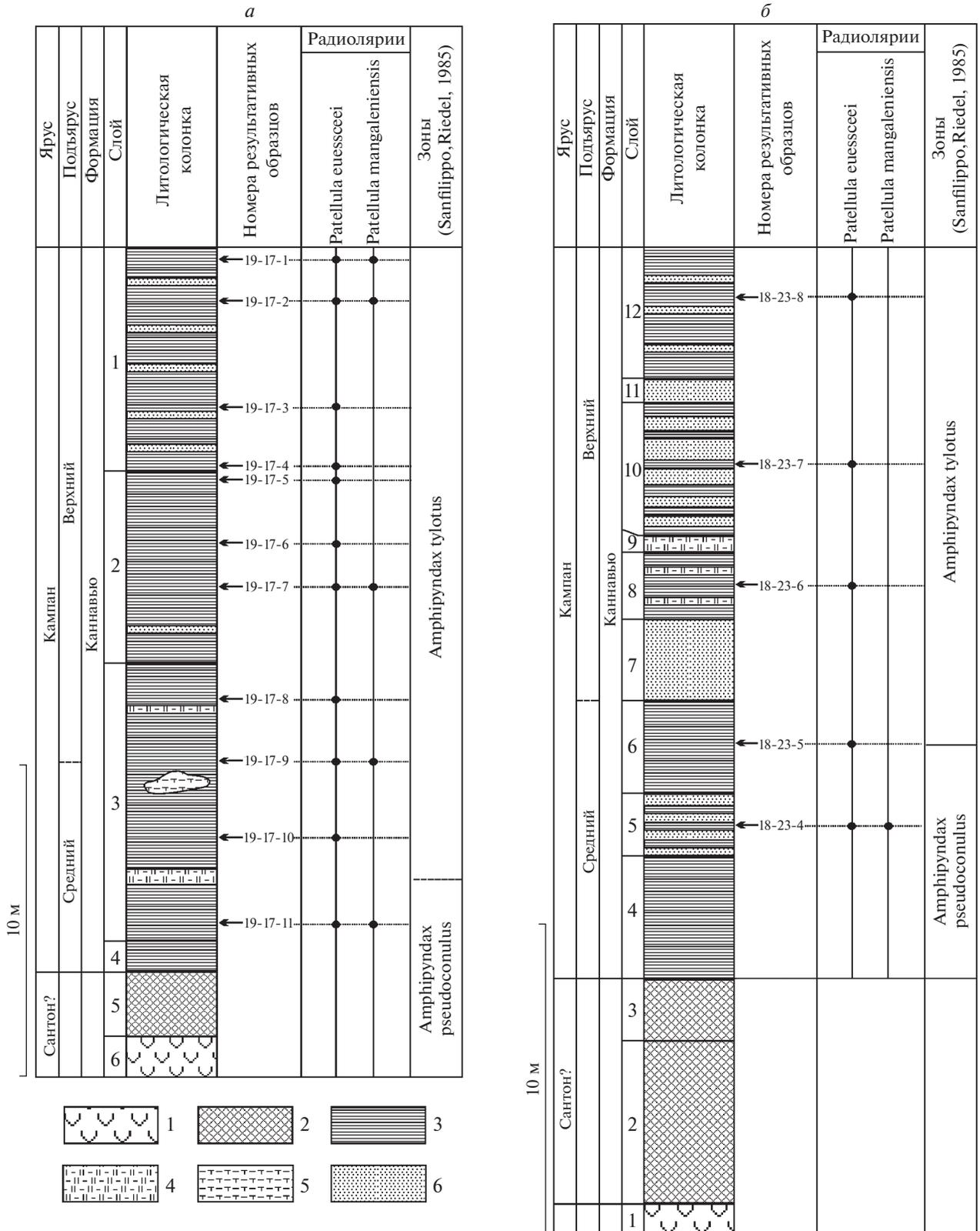


Рис. 2. Литологические колонки разрезов формации Каннавию (верхний кампан Кипра): *а* – разрез Акамас-1, *б* – разрез Мавроколимос. Обозначения: 1 – верхние пиллоу-лавы; 2 – умбриты с марганцовистые кремнями; 3 – глины; 4 – кремни; 5 – кремнистые аргиллиты; 6 – песчаники.

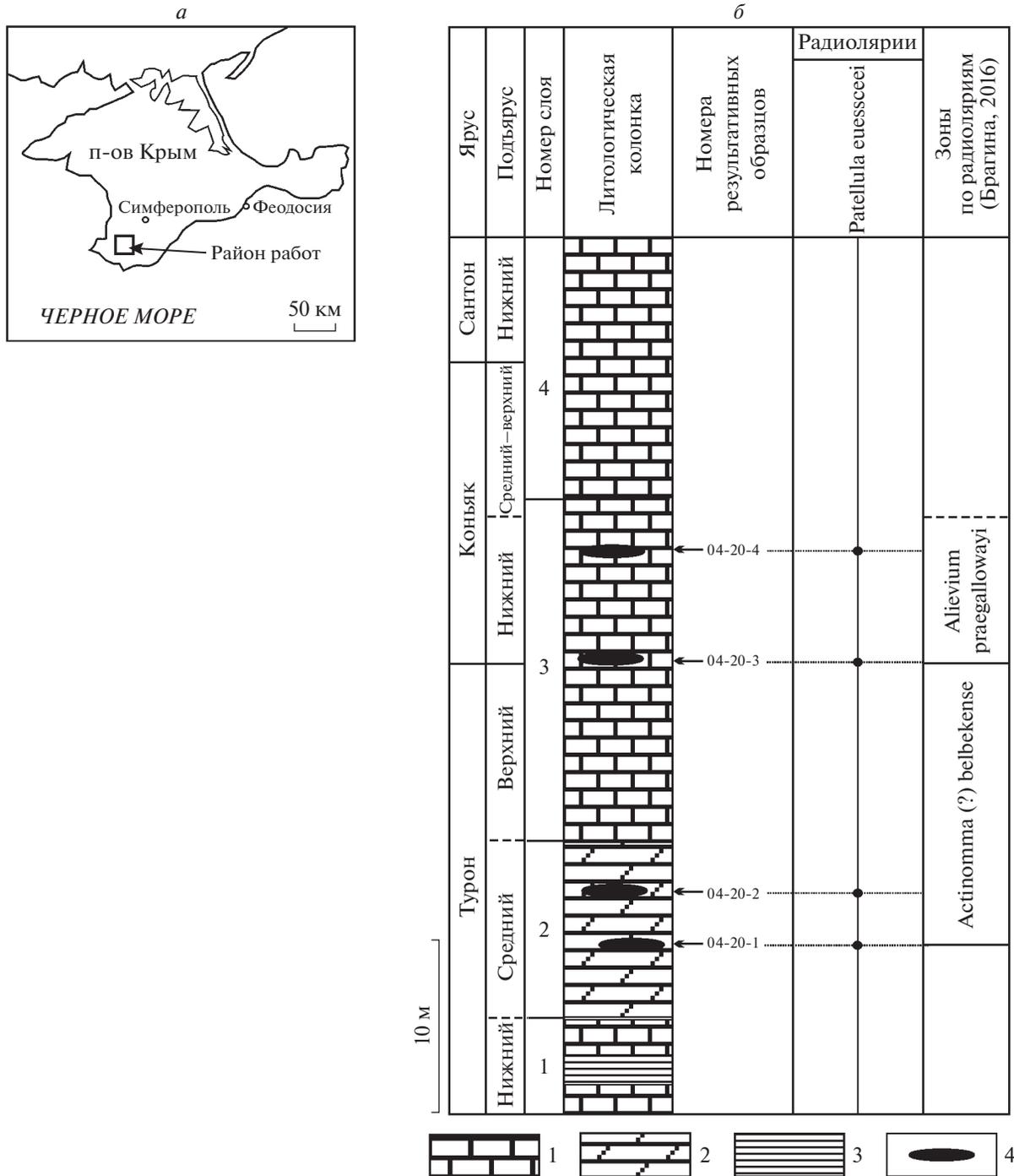


Рис. 3. Местонахождение изученных радиолярий в юго-западной части Горного Крыма: *а* – схема; *б* – литологическая колонка отложений турона–сантона горы Чуку (по: Брагина, 2014, рис. 1, *г*; с дополнением по: Брагина, 2016). Обозначения: 1 – известняки, 2 – мергели; 3 – глины; 4 – стяжения кремней.

Диагноз. Раковина крупная, дисковидная, округлого очертания, с центральным положением толюса на одной или обеих сторонах раковины; периферийные иглы развиты или отсутствуют. Стенка раковины повсеместно губчатая, утолщенная на толюсе, где развиты межпоровые обрамления треугольной или субтреугольной

формы с узелками на вершинах. Депрессия может быть развита в центральной части раковины.

Видовой состав. Помимо типового вида, еще 11 видов: *P. andrusovi* Ozvoldova, 1997 из турона Западных Карпат Словакии (Sykora et al., 1997), *P. cognata* O'Dogherty, 1994 из нижнего сеномана Умбра-Маркских Апеннин Центральной

Италии (O'Dogherty, 1994), *P. ecliptica* O'Dogherty, 1994 и *P. heroica* O'Dogherty, 1994 из нижнего турона Умбра-Маркских Апеннин Центральной Италии (O'Dogherty, 1994), *P. euessceei* Empson-Morin, 1981 из кампана скважины 313 гор Средней Пацифики (Empson-Morin, 1981), *P. helios* O'Dogherty, 1994 из сеномана южной части Венецианских Альп Северной Италии (O'Dogherty, 1994), *P. minuscula* O'Dogherty, 1994 и *P. spica* O'Dogherty, 1994 из среднего сеномана Умбра-Маркских Апеннин Центральной Италии (O'Dogherty, 1994), *P. sakhalinica* Bragina, 2003 из верхнего турона Южного Сахалина, Россия (Брагина, 2003), *P. verteroensis* (Pessagno, 1963) из нижнего кампана Пуэрто Рико (Pessagno, 1963), *P. ? decora* Li et Wu, 1985 из верхнего альба—нижнего сеномана южного Хизанга, Тибет (Li, Wu, 1985).

Сравнение. Отличается от родов *Stylospongia* Haeckel, 1862 и *Pseudoaulophacus* Pessagno, 1972 губчатой поверхностью раковины, за исключением толюса, на котором может быть развита псевдоалофацидная структура.

***Patellula euessceei* Empson-Morin, 1981**

Табл. III, фиг. 1–4; табл. IV, фиг. 1, 2 (см. вклейку)

Patellula euessceei: Empson-Morin, 1981, с. 257, табл. 1, фиг. 4A–8C; Florez-Albin, 1986, с. 11, табл. 1, фиг. 1, 2; Urquhart, 1992, табл. 20, фиг. 9, 10; Брагина, Брагин, 1995, табл. 2, фиг. 8; Djerić, Gerzina, 2014, табл. 1, фиг. 9, 10.

Описание (по Empson-Morin, 1981, с дополнениями). Раковина округлого очертания, двояковыпуклой, линзовидной формы с двумя центрально расположенными толюсами, размещенными друг против друга на оппозитных сторонах раковины. Многочисленные иглы, обычно короткие, произвольно расположены по периферийному краю раковины. Мелкие поры от округлых до многоугольных, тесно и незакономерно расположенные и варьирующие по размеру, формируют губчатую внешнюю оболочку. Поровые рамки от округлой до многоугольной формы и толщиной, варьирующей от одной трети до половины диаметра пор. Поровые рамки часто утолщаются вдоль периферийного края раковины, формируя иррегулярную и непористую гребнеобразную структуру; у отдельных экземпляров может быть развит хорошо сформированный киль. Стенка раковины в месте расположения толюсов утолщенная, с отчетливо развитыми бугорками, имеющими строение, приблизительно напоминающее псевдоалофацидное.

Размеры в мкм. Диаметр кортикальной оболочки – 250–320, диаметр толюса – 120–160, длина наиболее длинной иглы – 40–70.

Сравнение. *P. euessceei* отличается от *P. verteroensis* (Pessagno) развитием толюса на обеих сторонах раковины, а также наличием в разной степени сформированного кия.

З а м е ч а н и я. Экземпляр *P. euessceei* из верхней части среднего–верхнего турона Крыма (табл. IV, фиг. 2) отличается от кампанских представителей этого вида отчетливо сформированным килем.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний мел: верхняя часть среднего турона—нижний коньяк Крыма (Брагина, Брагин, 2007); сантон Сербии (Djerić, Gerzina, 2014) и Кипра; кампан гор Средней Пацифики (Empson-Morin, 1981), Кубы (Florez-Albin, 1986) и Кипра (Брагина, Брагин, 1995; Urquhart, 1992), маастрихт Кипра.

М а т е р и а л. 35 экз. из верхней части среднего турона—нижнего коньяка Крыма, из нижнего коньяка—маастрихта Кипра.

***Patellula mangaleniensis* Bragina, sp. nov.**

Табл. III, фиг. 5, 6; табл. IV, фиг. 3–9

Н а з в а н и е вида – от разреза Мангалени, где впервые был обнаружен вид.

Г о л о т и п – ГИН, № 4878/250, целая раковина; Кипр, композитный разрез Мангалени; нижний коньяк, формация Перापеди, толща I (верхняя часть), обр. 21-16-2, зона *Alievium praegallowayi*.

О п и с а н и е. Раковина округлого очертания, в форме сильно вздутой линзы, с двумя толюсами, расположенными центрально на оппозитных сторонах раковины. Диаметр толюса составляет от одной четвертой части (табл. IV, фиг. 3) до трех четвертей (табл. IV, фиг. 7) диаметра раковины. Иглы, расположенные по периферийному краю раковины, многочисленные, тонкие, овальные в поперечном сечении. Поры от округлых до многоугольных, варьируют по размеру, тесно и незакономерно расположены, формируя губчатую поверхность раковины. Поровые рамки от округлой до многоугольной формы, толщиной от одной трети до половины диаметра пор. Киль тонкий, неперфорированный. Ширина кия составляет до одной четверти диаметра раковины (табл. III, фиг. 6). Стенка раковины в месте расположения толюсов утолщенная, с отчетливо развитыми бугорками, имеющими строение, приблизительно напоминающее псевдоалофацидное.

Р а з м е р ы в мкм. Диаметр кортикальной оболочки – 140–230, диаметр толюса – 80–115, длина наиболее длинной иглы – 10–20, ширина кия – 20–35.

С р а в н е н и е. Новый вид отличается от *P. euessceei* Empson-Morin, 1981 наличием хорошо сформированного и широкого кия.

М а т е р и а л. 29 экз.: 13 экз. из типового местонахождения (карьер Мангалени, коньяк—сантон), пять экз. из разреза Акамас-1, два экз. из разреза Мавроколимпос (кампан) и шесть экз. из

разреза Пано Панайя (маастрихт), Кипр; три экз. из разреза Ак-Кая (верхний сантон), Крым.

Patellula solaris Bragina, sp. nov.

Табл. III, фиг. 7–9

Название вида *solaris* *лат.* — солнечная.

Голотип — ГИН, № 4878/241; Южный Кипр, композитный разрез Мангалени; формация Перапеди, толща III (верхняя часть), обр. 07-7-7; верхний мел, верхи верхнего сантона, зона Afens perapediensis.

Описание. Раковина округлого очертания, в форме линзы, с двумя толюсами, расположенными на оппозитных сторонах раковины. Диаметр толюса приблизительно составляет одну треть от диаметра раковины. Иглы в виде пластин с продольными ребрами, расположены по периферийному краю раковины вплотную друг к другу. Иглы заостренные и резко утончающиеся со средней части к окончанию. Поры мелкие, от округлых до многоугольных, варьируют по размеру, тесно и незакономерно расположены, формируя губчатую поверхность раковины. Поровые рамки от округлой до многоугольной формы, толщиной от одной трети до половины диаметра пор. Киль состоит из пластинообразных игл, сросшихся между собой. Ширина кия приблизительно составляет одну треть диаметра раковины (табл. III, фиг. 8). Стенка раковины в месте расположения толюсов незначительно утолщена, с крупными бугорками, имеющими строение, приблизительно напоминающее псевдоалофацидное. Редкие бугорки могут быть развиты за пределами толюса.

Размеры в мкм. Диаметр кортикальной оболочки — 135–170, диаметр толюса — 80–120, длина наиболее длинной иглы — 50–65, ширина кия — 20–50.

Сравнение. Новый вид отличается от всех известных представителей рода пластинообразными иглами с продольными ребрами, расположенными по периферийному краю раковины вплотную друг к другу.

Материал. Семь экз. из типового местонахождения.

Автор выражает благодарность М.С. Афанасьевой и В.С. Вишневецкой из Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) за критические замечания и ценные советы; Н.В. Горьковой за помощь в электронно-микроскопических работах.

Палеонтологическое описание проводится с использованием общепринятых терминов. В работе применяются две зональные схемы по радиоляриям: 1) в интервале турон–сантон — зональная схема для тетических районов Евразии

(Брагина, 2016); 2) в интервале кампан–маастрихт — композитная зональная схема для донных осадков океанов (Sanfilippo, Riedel, 1985). В работе использована классификация и систематика П. Де Вевера с соавт. (De Wever et al., 2001) и Л. О’Догерти с соавт. (O’Dogherly et al., 2009), с некоторыми изменениями.

Коллекции № 4878 и № 4870 хранятся в Геологическом ин-те РАН (ГИН РАН).

Работа выполнена в рамках Госзадания (тема № АААА-А21-121011590055-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брагина Л.Г. Новые виды радиолярий из верхнемеловых отложений Найбинского опорного разреза (Южный Сахалин) // Палеонтол. журн. 2003. № 3. С. 25–30.
- Брагина Л.Г. Радиолярии семейства Neosciadiocapsidae турона–сантона формации Перапеди (Южный Кипр) // Палеонтол. журн. 2008. № 2. С. 27–37.
- Брагина Л.Г. Новые виды меловых радиолярий рода Afens Riedel et Sanfilippo // Палеонтол. журн. 2010. № 1. С. 13–16.
- Брагина Л.Г. Новые радиолярии семейства Pseudodictyomitridae из коньяка–сантона формации Перапеди (Южный Кипр) // Палеонтол. журн. 2013. № 5. С. 3–6.
- Брагина Л.Г. Новые виды радиолярий из разрезов верхнего мела Горного Крыма (Украина) // Палеонтол. журн. 2014. Т. 48. № 1. С. 7–16.
- Брагина Л.Г. Зональная схема меловых (альб–сантонских) отложений тетических районов Евразии по радиоляриям // Стратигр. Геол. корреляция. 2016. Т. 24. № 2. С. 41–66.
- Брагина Л.Г., Брагин Н.Ю. Радиолярии и стратиграфия кампан–маастрихтских отложений Юго-Западного Кипра // Стратигр. Геол. корреляция. 1995. Т. 3. № 2. С. 53–61.
- Брагина Л.Г., Брагин Н.Ю. Радиолярии в отложениях верхнего мела (турона–коньяка) бассейна р. Бельбек (Юго-Западный Крым) // Палеонтологічні дослідження в Україні: історія, сучасний стан та перспективи. Київ: Нора-прінт, 2007. С. 187–191.
- Брагина Л.Г., Вишневецкая В.С. Новые виды меловых радиолярий рода *Multastrum* Vishnevskaya и их палеобиогеографическое распространение // Палеонтол. журн. 2007. № 6. С. 3–8.
- Корчагин О.А., Брагина Л.Г., Брагин Н.Ю. Планктонные фораминиферы и радиолярии сантонских отложений горы Ак-Кая, Горный Крым, Украина // Стратигр. Геол. корреляция. 2012. Т. 20. № 1. С. 1–25.
- Bragina L.G. Radiolarian biostratigraphy of the Perapedhi Formation (Cyprus): implications for the geological evolution of the Troodos Ophiolite // Bull. Soc. Geol. France. 2012. V. 183. № 4. P. 347–353.
- Bragina L., Bragin N. Cretaceous (Albian to Turonian) radiolarians from chert blocks of the Moni Mélange (Southern Cyprus) // Rev. micropaléontol. 2016. V. 59. № 4. P. 311–338.
- Bragina L., Bragin N. Family Pseudoaulophacidae (Radiolaria) from the Upper Cretaceous (Coniacian–Maastrichtian) of Cyprus // Rev. micropaléontol. 2018. V. 61. P. 55–79.

- De Wever P., Dumitrica P., Caulet J.P. et al.* Radiolarians in the Sedimentary Record. Amsterdam: Gordon and Breach Sci. Publ., 2001. 533 p.
- Djerič N., Gerzina N.* New data on the age of an Upper Cretaceous clastic-carbonate succession in Brežde (Western Serbia) // *Geol. Croatica*. 2014. V. 67. № 3. P. 163–170.
- Empson-Morin K.M.* Campanian Radiolaria from DSDP Site 313, Mid-Pacific Mountains // *Micropaleontol.* 1981. V. 27. № 3. P. 249–292.
- Florez-Albin E.* Radiolarios del Campaniano de la formación Via Blanca en la region Habana-Matanzas // *Rev. Tecn. 1986. Geologia*. V. 16. № 2. P. 7–17.
- Li H., Wu H.* Radiolaria from the Cretaceous Congdu Formation in southern Xizang (Tibet) // *Acta Micropaleontol. Sin.* 1985. V. 2. № 1. P. 61–78.
- O'Dogherty L.* Biochronology and paleontology of Mid-Cretaceous radiolarians from northern Apennines (Italy) and Betic Cordillera (Spain) // *Mém. Géol. Lausanne*. 1994. V. 21. P. 1–413.
- O'Dogherty L., Carter E.S., Dumitrica P. et al.* Catalogue of Mesozoic radiolarian genera. Pt. 2. Jurassic-Cretaceous // *Geodiversitas*. 2009. V. 31. P. 271–356.
- Pessagno E.* Upper Cretaceous Radiolaria from Puerto-Rico // *Micropaleontol.* 1963. V. 9. № 2. P. 197–214.
- Petrushevskaya M.G., Kozlova G.E.* Radiolaria: Deep Sea Drilling Project Leg 14 // *Init. Rep. Deep Sea Drilling Project*. 1972. V. 14. P. 495–648.
- Sanfilippo A., Riedel W.R.* Cretaceous Radiolaria // *Plankton Stratigraphy* / Eds. Bolli H.M. et al. Cambridge, L., N.Y. et al.: Cambridge Univ. Press., 1985. P. 573–630.
- Sykora M., Ozvoldová L., Boorová D.* Turonian silicified sediments in the Czorsztyn succession of the Pieniny Klippen Belt (Western Carpathians, Slovakia) // *Geol. Carpathica*. 1997. V. 48. № 4. P. 243–261.
- Urquhart E.* Upper Cretaceous Radiolaria from the Atlantic Ocean and Cyprus. L.: Dept. Geol. Sci. Univ. Coll., 1992. 614 p.

Объяснение к таблице III

Фиг. 1–4. *Patellula euessceei* Empson-Morin, 1981: 1 – экз. ГИН, № 4878/235 (обр. 19-14-1); 2 – экз. ГИН, № 4878/236 (обр. 19-14-3); Кипр, разрез Пано Панайя, маастрихт, формация Лефкара, зона *Amphirundax tyolulus*; 3 – экз. ГИН, № 4878/237 (обр. 19-17-5); Кипр, разрез Акамас-1, средний?–верхний кампан, формация Каннавиу, низы зоны *Amphirundax tyolulus*; 4 – экз. ГИН, № 4878/238 (обр. 18-23-4); Кипр, разрез Мавроколимпос, нижний–средний кампан, формация Каннавиу, зона *Amphirundax pseudocoenulus*.

Фиг. 5, 6. *Patellula mangaleniensis* sp. nov.: 5 – экз. ГИН, № 4878/239 (обр. 19-14-1); Кипр, разрез Пано Панайя, маастрихт, формация Лефкара, зона *Amphirundax tyolulus*; 6 – экз. ГИН, № 4878/240 (обр. 07-7-7); Кипр, композитный разрез Мангалени, верхи верхнего сантона, формация Перапеди, зона *Afens perapediensis*.

Фиг. 7–9. *Patellula solaris* sp. nov.: 7 – голотип ГИН, № 4878/241; 8 – экз. ГИН, № 4878/242; 9 – экз. ГИН, № 4878/243; Кипр, композитный разрез Мангалени, верхи верхнего сантона, формация Перапеди, зона *Afens perapediensis* (обр. 07-7-7).

Длина масштабной линейки для всех фотоизображений 100 мкм.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1, 2. *Patellula euessceei* Empson-Morin, 1981: 1 – экз. ГИН, № 4878/244 (обр. 03-3-6); Кипр, композитный разрез Мангалени, нижний сантон, формация Перапеди, зона *Theosampre igna*; 2 – экз. ГИН, № 4870/403 (обр. 04-20-2); Крым, разрез горы Чуку, верхняя часть среднего турона–верхний турон, зона *Actinomma (?) belbekense*.

Фиг. 3–9. *Patellula mangaleniensis* sp. nov.: 3 – экз. ГИН, № 4878/245 (обр. 21-16-2); Кипр, композитный разрез Мангалени, нижний коньяк, формация Перапеди, зона *Alievium praegallowayi*; 4 – экз. ГИН, № 4870/404 (обр. 09-10-1); Крым, разрез Ак-Кая, верхи верхнего сантона, зона *Afens perapediensis*; 5 – экз. ГИН, № 4878/246 (обр. 07-7-7); Кипр, композитный разрез Мангалени, верхи верхнего сантона, формация Перапеди, зона *Afens perapediensis*; 6 – экз. ГИН, № 4878/247 (обр. 19-14-13); Кипр, разрез Пано Панайя, маастрихт, формация Лефкара, зона *Amphirundax tyolulus*; 7 – паратип ГИН, № 4878/248 (обр. 03-3-1); Кипр, композитный разрез Мангалени, верхний коньяк, формация Перапеди, зона *Cyprodictyomitra longa*; 8 – экз. ГИН, № 4878/249 (обр. 21-16-2); 9 – голотип ГИН, № 4878/250 (обр. 21-16-2); Кипр, композитный разрез Мангалени, нижний коньяк, формация Перапеди, зона *Alievium praegallowayi*.

Длина масштабной линейки для всех фотоизображений 100 мкм.

New Radiolarian Species of the Genus *Patellula* Kozlova from the Turonian–Maastrichtian Sections of Cyprus and Crimea

L. G. Bragina

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

Numerous representatives of the Genus *Patellula* Kozlova, 1972 were studied from the Upper Cretaceous deposits of Perapedhi, Kannaviou and Lefkara formations (Cyprus). Two new species were described: *Patellula mangaleniensis* sp. nov. and *P. solaris* sp. nov. The species *P. mangaleniensis* was found in the Crimea within *Afens perapediensis* Zone (upper part of upper Santonian). The earliest representatives of *Patellula euessceei* Empson-Morin, 1981 were for the first time found in the Upper Cretaceous of the Crimea, within *Actinomma (?) belbekense* Zone (upper part of middle Turonian–upper Turonian), while the latest representatives of *P. euessceei* were for the first time detected in the Maastrichtian of Cyprus. The stratigraphic ranges of *Patellula euessceei* and Genus *Patellula* are expanded.

Keywords: Radiolaria, Sponguridae, new species, Upper Cretaceous, Turonian, Coniacian, Santonian, Campanian, Maastrichtian, Cyprus, Crimea

УДК 564.113:551.736(470.55./58)

НАХОДКА ДРЕВНЕЙШИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА PINNA (BIVALVIA) В РАННЕПЕРМСКОМ РИФЕ ШАХТАУ (ЮЖНОЕ ПРИУРАЛЬЕ, РОССИЯ)

© 2023 г. Л. Е. Шилехин^{a, b, *}, А. В. Мазаев^{a, **}, А. С. Бяков^{c, ***}

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

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

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

*e-mail: levia4an@mail.ru

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

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

Поступила в редакцию 08.12.2022 г.

После доработки 25.01.2023 г.

Принята к публикации 25.01.2023 г.

Из нижнепермских отложений рифа Шахтау (Южное Приуралье, Россия) описан новый и самый древний вид рода *Pinna*, *P. pacata* sp. nov. До настоящего времени самые ранние находки представителей этого рода были известны из нижнего триаса. Новый вид пополняет список видов, предковых для мезозойских форм, что позволяет рассматривать Уральский пролив в качестве одного из центров позднепалеозойской диверсификации моллюсков.

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, род *Pinna*, нижняя пермь, ассельский ярус, сакмарский ярус, Южное Приуралье, Россия

DOI: 10.31857/S0031031X23040116, **EDN:** OHPPDM

ВВЕДЕНИЕ

Настоящая статья является продолжением изучения разнообразного комплекса двустворчатых моллюсков из нижнепермских рифогенных массивов Южного Приуралья (Бяков, Мазаев, 2023). В статье описаны уникальные экземпляры *Pinna pacata* sp. nov., обнаруженные в одном из башкирских шиханов (Стерлитамакская группа) — Шахтау.

Семейство Pinnidae Leach включает в себя одних из наиболее крупных гетеромиарных двустворчатых моллюсков. Первые представители этого семейства появились в раннем карбоне. В настоящее время пинниды широко распространены в современных тропических и субтропических морях и имеют высокое промысловое значение.

Эволюционная история пиннид все еще остается слабо изученной. Условно она разделяется на два этапа: палеозойский и постпалеозойский. Присутствие в современных морях таких родов, как *Pinna* L. и *Atrina* Gray, обеспечивает более полное представление о морфологических особенностях представителей постпалеозойского этапа развития этой группы. С другой стороны, из-за высокого уровня разнообразия видов-двойников не вполне определен даже современный видовой состав семейства (Lemer et al., 2014). Для палеозойского этапа характерны такие формы, как каменноугольный род *Sulcatopinna* Hyatt,

пермские роды *Aviculopinna* Meek и *Meekopinna* Yancey. Род *Pteronites* MacCoу, который традиционно включался в состав семейства Pinnidae, в недавнем исследовании (Yancey et al., 2022) был исключен из его состава и отнесен к семейству Pterineidae, поскольку обладает явными признаками последнего (раковина более округлая, форма заднего окончания крыловидная). Кроме того, многие позднепалеозойские пиннообразные двустворки, отнесенные к роду *Pteronites*, вероятно, должны быть отнесены к другим, возможно, новым родам (Муромцева, Гуськов, 1984; Бяков, 2013).

Разработка сценария развития семейства Pinnidae в палеозое затруднена из-за неполноты таксономических списков и, в частности, невозможна без понимания происхождения и объема типового рода *Pinna*. До настоящего времени древнейшие представители *Pinna* были известны из нижнетриасовых отложений (Nakazawa, 1961). Описанный в настоящей статье вид меняет представление о пиннах как об исключительно мезо-кайнозойских формах, а также свидетельствует о неполноте палеонтологической летописи и все еще низком уровне изученности пермской малакофауны в мире.

Оба вида, с которых мы начинаем изучение раннепермских двустворчатых моллюсков Южного Приуралья, *Prospondylus shakhtauensis* Biakov in Biakov et Mazaev, 2023 и *Pinna pacata* sp. nov., несо-

мненно, являются предковыми для мезозойских форм. Ранее из Шахтау были описаны гетеробранхии: *Cristalloella* (*Wonwalica*) *permica* Mazaev, 2019 и *Monimirus bonus* Mazaev, 2019, которые также являются базальными для мезозойских представителей этих родов (Mazaev, 2019). Имеющиеся в наших сборах еще не изученные экземпляры гастропод и наутилоидей дают полное основание считать, что список видов, предковых для моллюсков мезозоя, обнаруженных в Шахтау, будет расширяться. Все это позволяет считать Уральский пролив в ассельско–сакмарское время одним из центров диверсификации базальных мезозойских форм.

МАТЕРИАЛ

Коллекция раннепермских двустворчатых моллюсков Южного Приуралья в настоящий момент включает в себя экземпляры, собранные в ассельско–сакмарских рифогенных фациях карьера Шахтау. По предварительным оценкам, общий облик комплекса двустворчатых моллюсков рифа Шахтау характеризуется преобладанием представителей родов *Myalina*, *Parallelodon*, *Edmondia*, *Sanguinolites*, *Towapteria*, *Waagenoperna*, *Streblopteria*, *Leptochondria*, *Pseudomonotis* и других многочисленных пектинид.

Географическое положение карьера Шахтау и местонахождений ископаемой фауны в нем, их стратиграфическое положение и приуроченность к фациям, а также особенности сохранности обсуждались ранее (Mazaev, 2019; Бяков, Мазаев, 2023).

Находки *Pinna rasata* sp. nov. крайне редки. За всю историю работ на карьере Шахтау и в Башкирских шиханах было найдено только три экземпляра. Первый экз. был найден в 2015 г., местонахождение № 5876/4: центральная часть восточного борта карьера, второй уступ (140–155 м), сакмарский ярус, базальная часть тастубского горизонта, фации полибиогермных известняков (Королюк, 1985, с. 84). Известняки серые, массивные, крупноблочные, спорадически встречаются мшанки, раковины моллюсков, характерны скопления продуктид. Второй экз. был найден в 2019 г., местонахождение № 5876/18: южная часть восточного борта карьера, первый уступ (127–140 м), верхнеассельский подъярус, фации рифового гребня (Королюк, 1985, с. 87). Известняки светло- и темно-коричневые, массивные, крупноблочные, узорчатые, с массивными инкрустированными криптонами (от 1 до 30 см), спорадически встречаются скопления фаунистических остатков: мшанки, брахиоподы, бентосные и нектонные моллюски. Раковины моллюсков и брахиопод не ориентированы. Третий экз. был найден в 2022 г., местонахождение № 5876/10, сакмарский ярус, стерлитамакский горизонт (подробнее см.: Бяков, Мазаев, 2023).

Сохранность всех трех экземпляров примерно одинаковая: внутренний перламутровый слой выщелочен, наружный призматический слой (если есть) скреплен с матриксом, макушечная часть в виде массивного набора из тонких септ.

Описанный материал хранится в Палеонтологическом музее им. Ю.А. Орлова, Палеонтологический ин-т РАН им. А.А. Борисяка (ПИН РАН), колл. № 5876.

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

Авторы выражают признательность руководству ОАО “Сырьевая компания” в лице генерального директора А.В. Шкурко за содействие и техническую поддержку экспедиционных работ на карьере Шахтау. Ценные замечания, фактически оказавшиеся толчком к написанию настоящей работы, были получены от А.А. Мироненко из Геологического ин-та РАН. Также мы благодарим рецензентов С.В. Попова (ПИН РАН) и И.Н. Косенко из Ин-та нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука Сибирского отделения РАН, замечания которых способствовали улучшению текста рукописи.

СЕМЕЙСТВО PINNIDAE LEACH, 1819

Род *Pinna* Linné, 1758

Типовой вид – *Pinna rudis* Linné, 1758; современный, Восточная Атлантика и Карибское море.

Диагноз. Раковина равностворчатая, от клиновидной до веерообразной. На обеих створках присутствует срединный киль. Перламутровый слой разделен на две равные доли по линии срединного киля. Макушки терминальные.

Видовой состав. Палеозой (пермь) – *P. rasata* sp. nov., Россия. Мезозой, кайнозой – более 100 видов, космополит. Ныне – более 20 видов, всесветно, тропические и субтропические моря.

Сравнение. Отличается от *Aviculopinna* более глубокой бороздой, занимающей почти срединное положение, а также бóльшим апикальным углом [см., напр., *A. cf. rectangularis* (Hayasaka) – Nakazawa, Newell, 1968].

Замечания. Главным морфологическим отличием *Pinna* от других родов семейства и, в частности, от палеозойских пиннид, является наличие срединного киля на раковине, которому отвечает срединная борозда на ядре. Срединный киль делит перламутровый слой на две доли и создает зону изгиба раковины, работая как псевдолигамент. При сокращении заднего мускула срединная часть раковины прогибается внутрь, и зияющий задний конец закрывается (Seilacher, 1982). Некритическое понимание этого признака стало

причиной ошибочного представления о стратиграфическом распространении рода *Pinna*. Ряд исследователей (Waller, Stanley, 2005; Ros-Franch et al., 2014 и др.) указывали на ошибку Л. Кокса (Cox, Hertlein, 1969), который полагал, что данный род появился в карбоне. В качестве примера каменноугольной пинны он приводил изображение “*Pinna (Pinna) costata* Philipps”, не имеющего четко выраженного срединного кия и относящегося к роду *Sulcatopinna* Hyatt (Cox, Hertlein, 1969, рис. C23.2c).

Pinna pacata Shilekhin, Mazaev et Biakov, sp. nov.

Название вида от *pacatus* лат. – мирный.

Голотип – ПИН, № 5876/18-1, ядро передней части двустворчатого экземпляра с участками сохранившегося наружного призматического слоя раковины и внешний слой раковины левой створки, скрепленный с вмещающей породой; Южное Приуралье, шихан Шахтау (к востоку от г. Стерлитамак); нижняя пермь, ассельский ярус, верхнеассельский подъярус.

Описание (рис. 1, 2). Раковина крупная, равностворчатая, вытянуто-треугольная, клиновидная, равномерно расширяющаяся в задне-нижнем направлении; макушечный угол варьирует от 28° до 31°; дорсальный и вентральный края прямые. Задний край не сохранился. Длина наиболее крупного фрагмента более 152 мм, высота 71 мм. Поперечное сечение раковины ромбовидное, с выпукло-округлыми сторонами.

Правая и левая створки несут срединный киль, который начинается от септальных сатур и почти симметрично делит поверхность створки на дорсальную и вентральную стороны. Срединный киль около переднего мускула массивный, высокий и относительно широкий в профиле.

Раковина выпуклая, выпуклость створки 17 мм. Макушки терминальные, до 15 мм в высоту, вытянутые, конические, заполнены септальными сатурами, состоящими из равномерно нарастающих призматических слоев. Поверхность раковины, судя по ядрам и по сколу раковины, слабоморщинистая, почти гладкая; на заднем поле внутренней стороны раковины заметны слабо выраженные линии нарастания (рис. 2, д).

Отпечаток переднего мускула крупный, до 17 мм в высоту, субовальный, асимметричный, расположен субцентрально в верхней части раковины (пм: рис. 2, з); разделен срединным килем на две неравных части: часть отпечатка на дорсальной стороне заметно больше, чем часть, расположенная на вентральной стороне. Отпечаток заднего мускула целиком не сохранился; видимая часть имеет высоту 14 мм, расположен на дорсальной стороне раковины (зм: рис. 2, д). Призматический слой столбчатый, толстый, до 3 мм в толщину.

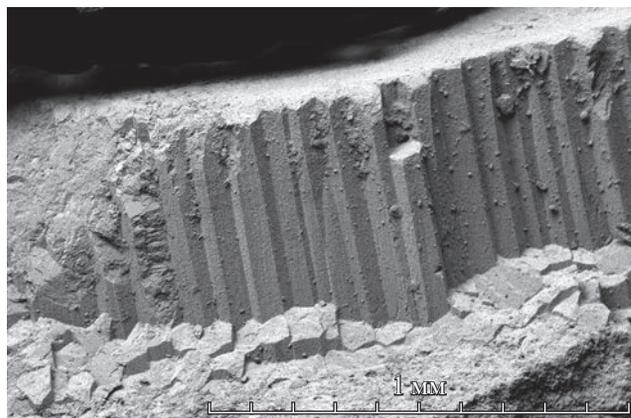


Рис. 1. Микроструктура раковины *Pinna pacata* sp. nov., голотип ПИН, № 5876/18-1; Южное Приуралье, карьер Шахтау; нижняя пермь, верхнеассельский подъярус.

Сравнение. Заостренный срединный киль сходен с наблюдаемым у мезозойских представителей рода. От *P. muikadaniensis* (Nakazawa, 1961) отличается клиновидным очертанием раковины, несколько меньшим макушечным углом и отсутствием сетчатой скульптуры. От *P. romanikhae* Zakharov (Захаров, 1966), описанного из нижнего валанжина Северной Сибири (Хатангская впадина, р. Большая Романиха), отличается отсутствием радиальных ребер.

Замечания. Фенотипическая пластичность и морфологическая консервативность *Pinna* затрудняет определение видов этого рода (Lemer et al., 2014). На наших экземплярах заметно, что створка разорвана на расстоянии 3 см от макушки по срединной борозде (рис. 2). Аналогичное рассечение по срединному килю можно наблюдать у *P. romanikhae* Zakharov, 1966. По нашему мнению, рассечение створок у ископаемых представителей является не морфологическим признаком, а особенностью сохранности пинн. Раковины некоторых современных пинн при жизни трескаются на две трети длины по срединному килю, возникшие трещины используются как псевдолигамент (Seilacher, 1982). Часть раковины позади заднего мускула-аддуктора состоит из призматического слоя, который очень гибок в силу высокого содержания органического вещества – конхиолина – и способен быстро восстанавливаться после повреждений (Yonge, 1953). В таком случае линия срединного кия, характеризующаяся высоким содержанием конхиолина, подвержена как растворению, так и механической деформации во время захоронения и фоссилизации.

Фрагменты раковинного вещества нового вида были изучены на сканирующем электронном микроскопе VEGA3 TSCAN в ПИН РАН. На полученном изображении отчетливо виден толстый столбчатый призматический слой раковины, являющийся одним из характерных признаков семейства Pinnidae (рис. 1). На ядрах присутствует хорошо

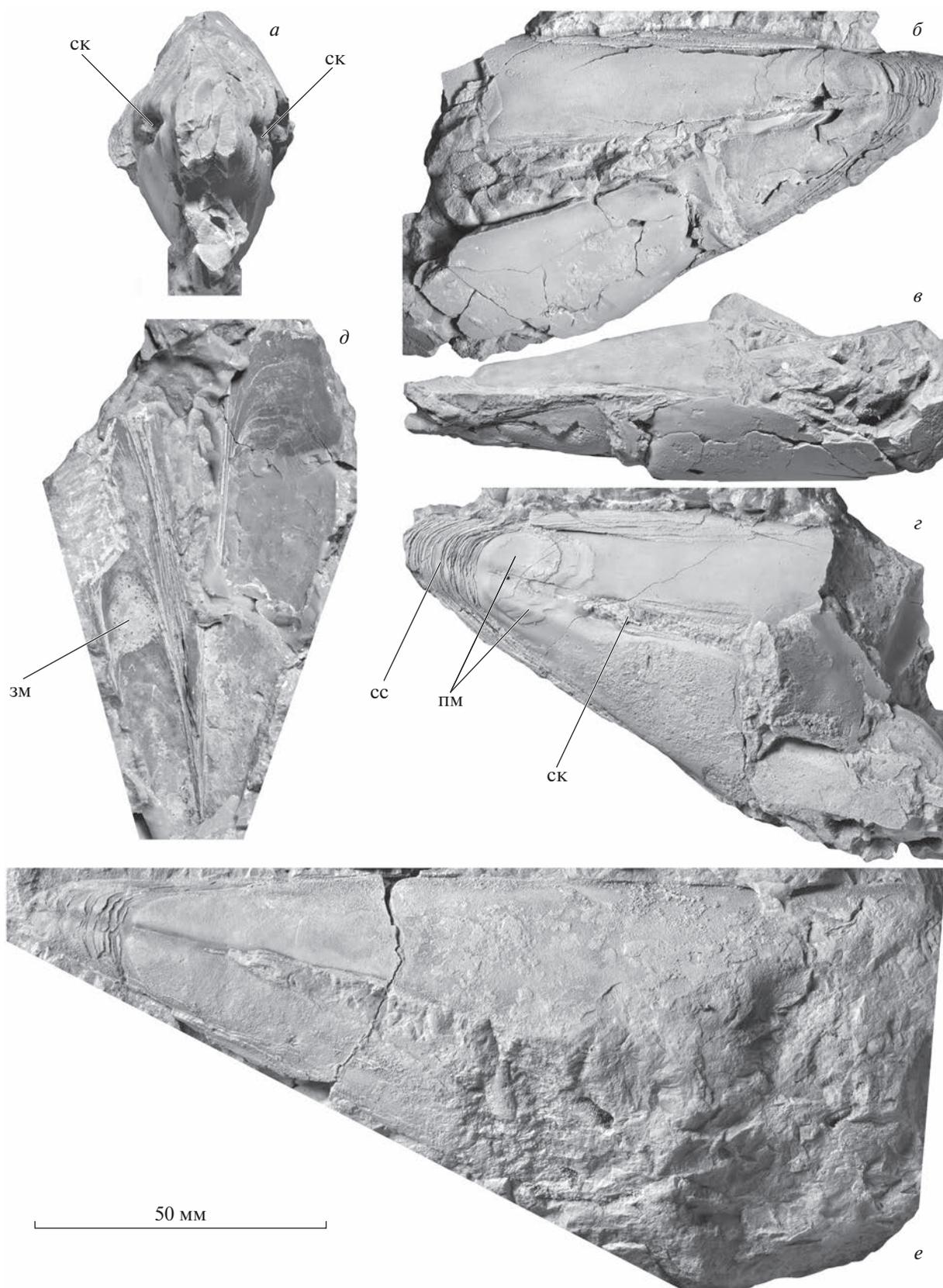


Рис. 2. *Pinna rasata* sp. nov.: *a–д* – голотип ПИН, № 5876/18-1, $\times 1$: *a–г* – ядро: *a* – вид спереди, *б* – вид справа, *в* – вид с вентрального края, *г* – вид слева; *д* – внутренняя поверхность правой створки; *e* – паратип ПИН, № 5876/10-169, ядро левой створки; Южное Приуралье, карьер Шахтау; нижняя пермь, верхнеассельский подъярус (*a–д*) и сакмарский ярус (*e*). Обозначения: сс – септальные сутуры, ск – срединный киль (отпечаток), пм – передний мускул, зм – задний мускул.

опознаваемая срединная борозда, являющаяся отпечатком срединного кия (ск: рис. 2, а, з). У описанного вида срединный киль так же хорошо развит, как и у юрских пинн (см., напр., Захаров, 1966). Современные представители рода обладают менее развитым килем (Корпка, 2018).

Все изученные экземпляры обладают макушечной частью, представленной септальными сутурами (сс: рис. 2, з). Данная часть раковины редко сохраняется у ископаемых пиннид. Редкость находок полных раковин и ядер в ископаемом состоянии является типичной особенностью сохранности пинн. Это объясняется как высоким уровнем содержания конхиолина в раковине, так и семиинфаунным образом жизни, при котором в осадок погружена только передняя часть очень хрупкой раковины.

Распространение. Южное Приуралье; нижняя пермь, верхнеассельский подъярус и сакмарский ярус.

Материал. Три экз.: один экз. из местонахождения № 5876/18, верхнеассельский подъярус; один экз. из местонахождения № 5876/4, сакмарский ярус, базальная часть тастубского горизонта; один экз. из местонахождения № 5876/10, сакмарский ярус, стерлитамакский горизонт.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бяков А. С. Новый пермский птеронитес (Bivalvia, Pinnidae) из нижней перми Омолонского массива (северо-восток Азии) // Палеонтол. журн. 2013. № 4. С. 16–19. <https://doi.org/10.7868/S0031031X13040077>

Бяков А. С., Мазяев А. В. Первые находки древнейших устрицеподобных двустворчатых моллюсков рода *Prospondylus Zimmermann* (Pectenida, Prospondylidae) в нижней перми Южного Приуралья (Россия) // Палеонтол. журн. 2023. № 3. С. 42–51.

Захаров В. А. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири (отряд Anisomyaria) и условия их существования. М.: Наука, 1966. 190 с.

Королюк И. К. Методы и результаты изучения пермского рифогенного массива Шахтау (Башкирское Приуралье). М.: Наука, 1985. 112 с.

Муромцева В. А., Гуськов В. А. Пермские морские отложения и двустворчатые моллюски Советской Арктики. Л.: Недра, 1984. 208 с.

Cox L.R., Hertlein L.G. Superfamily Pinnacea Leach, 1819 // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt N. Mollusca 6. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1969. P. N281–N285.

Koppka J. Pinnidae (Bivalvia) from the Reuchenette Formation (Kimmeridgian, Upper Jurassic) of northwestern Switzerland // Acta Geol. Pol. 2018. V. 68. № 1. P. 21–51. <https://doi.org/10.1515/aggp-2017-0027>

Lemer S., Buge B., Bemis A., Giribet G. First molecular phylogeny of the circumtropical bivalve family Pinnidae (Mollusca, Bivalvia): Evidence for high levels of cryptic species diversity // Mol. Phylog. Evol. 2014. V. 75. P. 11–23. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.02.008>

Mazaev A. V. Lower Permian gastropods of Shakhtau (Asselian-Sakmarian boundary beds, Southern Cisuralia) // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 12. P. 1237–1345. <https://doi.org/10.1134/S0031030119120025>

Nakazawa K. Early and Middle Triassic Pelecypod-fossils from the Maizuru Zone, Southwest Japan // Mem. Coll. Sci., Univ. Kyoto. Ser. B. Geol. Miner. 1961. V. 27. № 3. P. 249–291.

Nakazawa K., Newell N.D. Permian Bivalves of Japan // Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ., Ser. Geol. Miner. 1968. V. 35. № 1. 108 p.

Ros-Franch S., Marquez-Aliaga A., Dambornea S. Comprehensive database on Induan (Early Triassic) to Sinemurian (Early Jurassic) marine bivalve genera and their paleobiogeographic record // Univ. Kansas Paleontol. Contrib. 2014. № 8. P. 1–219. <https://doi.org/10.17161/PC.1808.13433>

Seilacher A. The kinetic valves of Pinna // Chinzei K., Savazzi E., Seilacher A. Adaptational strategies of bivalves living as infaunal secondary soft bottom dwellers. Schweizerbart, 1982. P. 236–238 (N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. V. 164).

Waller T.R., Stanley Jr. G.D. Middle Triassic pteriomorphian Bivalvia (Mollusca) from the New Pass Range, West-Central Nevada: Systematics, biostratigraphy, paleoecology, and paleobiogeography // J. Paleontol. 2005. V. 79. № 1. P. 1–58. <https://doi.org/10.1666/0022-3360%282005%2979%5B1%3AMTPBMF%5D2.0.CO%3B2>

Yancey T.E., Amler M.R.W., Raczynski P., Brandt S. Rebuilding the foundation of late Paleozoic pinnid bivalve study (family Pinnidae) // J. Paleontol. 2022. <https://doi.org/10.1017/jpa.2022.55>

Yonge C.M. Form and habit in *Pinna carnea* Gmelin // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1953. V. 237. P. 335–374.

The Most Ancient Representatives of the Genus *Pinna* (Bivalvia) in the Early Permian Reef of Shakhtau (Southern Cis-Urals, Russia)

L. E. Shilekhin^{1, 2}, A. V. Mazaev², A. S. Biakov³

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

²*Lomonosov Moscow State University, Leninskie Gory 1, Moscow, 119991 Russia*

³*North-East Interdisciplinary Scientific Research Institute n.a. N.A. Shilo, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, 685000 Russia*

A new and most ancient species of the genus *Pinna*, *P. pacata* sp. nov., has been described from the Lower Permian deposits of the Shakhtau reef (southern Urals, Russia). Until now, the most ancient finds of representatives of this genus were known from the Lower Triassic. The new species adds to the list of species ancestral to Mesozoic forms, which makes it possible to consider the Ural Strait as one of the centers of Late Paleozoic mollusk diversification.

Keywords: Bivalve, Pinnidae, *Pinna*, Lower Permian, Asselian, Sakmarian, South Cis-Urals, Russia

УДК 564.52:551.736.1(470.5)

НОВЫЕ НАУТИЛИДЫ ИЗ АССЕЛЬСКО-САКМАРСКОГО РИФОВОГО КОМПЛЕКСА ШАХТАУ (БАШКОРТОСТАН)

© 2023 г. Т. Б. Леонова^а, *, А. Ю. Щедухин^а, **

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

*e-mail: tleon@paleo.ru

**e-mail: d_alsch2017@mail.ru

Поступила в редакцию 06.02.2023 г.

После доработки 13.02.2023 г.

Принята к публикации 13.02.2023 г.

В статье описаны новые наутилиды из ассельско-сакмарского рифового комплекса Шахтау. Обсуждается их место в системе наутилид, пока еще очень далекой от совершенства. Два вида двух родов: *Omorphoceras igori* gen. et sp. nov. и *Stenopoceras (Leptodomatoceras) bashkiricum* subgen. et sp. nov. отнесены к подсемейству *Domatoceratinae* Miller et Youngquist семейства *Gyrococeratidae* Hyatt. Третий вид, *Foveoceras magnum* gen. et sp. nov. со сложной перегородочной линией, отнесен к новому роду. Он включен в состав экзотического семейства *Permoceratidae* Miller et Collinson, которое ранее считалось монотипическим и было известно только из ранней перми о-ва Тимор. Рассмотрена классификация семейства *Gyrococeratidae*. Поддержана гипотеза о родственных связях между семействами *Gyrococeratidae* и *Permoceratidae*.

Ключевые слова: наутилиды, новые таксоны, ранняя пермь, ассельский и сакмарский ярусы, рифовые известняки, шиханы, Шахтау, Башкортостан

DOI: 10.31857/S0031031X23040074, **EDN:** OHDXHG

ВВЕДЕНИЕ

Во время полевых работ на карьере Шахтау (Башкортостан), существующем в настоящее время на месте бывшего шихана Шахтау, в рифовых известняках позднеассельско-сакмарского возраста совместно с многочисленными находками самых разнообразных наутилид (Leonova, Shchedukhin, 2019, 2020; Shchedukhin, Leonova, 2020; Щедухин, 2022а, б) была собрана коллекция крупных раковин необычной формы. Эти раковины характеризуются высокими оборотами, широкими плоскими боковыми сторонами и довольно сложной перегородочной линией. Обломки раковин такого типа были обнаружены еще во время первых экспедиций А.В. Мазаева на Шахтау (2015–2017 гг.) и сразу обратили на себя внимание, но сохранность первых находок была столь неудовлетворительной, что мы не сочли возможным описать материал. В последние годы, благодаря новым сборам сотрудников лаборатории моллюсков Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), коллекция позволяет с достаточной степенью детальности охарактеризовать новые формы и найти их место в системе наутилид.

Основной трудностью при изучении наутилид (особенно палеозойских) является крайний де-

фицит фундаментальных исследований этой группы. В отличие от аммоноидей, изучением которых занимались сотни палеонтологов, исследования наутилоидей, разработку принципов их систематики, анализ особенностей их морфологии и филогении проводило не так много ученых. И сейчас основным источником информации по системе палеозойских наутилид остаются работы, написанные в середине прошлого века и даже ранее (Круглов, 1928; Miller et al., 1933, 1949; Flower, 1952; Руженцев, Шиманский, 1954; Шиманский, 1962, 1967; Kummel, 1964 и некоторые другие). Самыми современными можно назвать работы В.Н. Шиманского (1979) и Е.С. Соболева (1989) и несколько работ зарубежных авторов (Niko, Mapes, 2015, 2016; King, Evans, 2019). А.А. Шевырев (2006) очень детально разобрал историю построения основных вариантов системы наутилоидей, предложенных разными авторами в течение XX в., их достоинства и недостатки. До сих пор нет согласия в определении четких критериев для создания стройной системы подкласса *Nauti-loidea*, которая была бы принята большинством специалистов. Недаром И.С. Барсков (2018) назвал “хаосом” состояние системы высших таксонов головоногих, в которой в разные годы было выделено больше подклассов, чем отрядов. В сво-

ей работе мы постарались не увеличивать число таксонов семейственного ранга, а найти место впервые найденным и весьма необычным представителям этой группы в системе отряда Nautilida Agassiz, 1847, разработанной Шиманским (1967, 1979). Эта система представляется нам наиболее приемлемой из всех предложенных до настоящего времени. Близкими к ней по основным принципам являются более ранняя система Шиманского (1962), опубликованная в “Основах палеонтологии”, а также система Б. Каммела (Kummel, 1964), опубликованная в американской сводке “Treatise on Invertebrate Paleontology”. По свидетельству самого Шиманского (1979), различия систем, предложенных им и Каммелом, состоят, главным образом, в выделении таксонов высокого ранга: подотрядов и надсемейств, а на уровне семейств и, особенно, родов они становятся незначительными. Как указывает сам Шиманский (1979, с. 7): “различие в их [родов] числе у этих двух исследователей не превышает 10% от их общего числа”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В нашей коллекции в настоящее время имеются 19 экз. очень крупных наутилид, резко отличающихся по форме раковины от других представителей этого отряда из разновозрастных отложений. На первом этапе изучения, имея только несколько фрагментов оборотов без лопастных линий, мы вместе с Барсковым полагаем, что, возможно, эти экзотические формы относятся к неизвестной группе семейственного ранга. Во время полевых работ 2019–2022 гг. одному из авторов статьи, А.Ю. Щедухину, удалось найти дополнительно несколько лучше сохранившихся экземпляров с перегородочной линией. Самый полный экземпляр, описанный здесь как голотип типового вида нового рода *Omorphoceras*, был найден и подарен генеральным директором АО “Сырьевая компания” А.В. Шкурко. Детально изучив весь материал, мы пришли к выводу, что этих наутилид можно отнести к двум родственным семействам надсемейства *Centroceratoidea* Hyatt, 1900: сем. *Gyroceratidae* Hyatt, 1900 и *Permoceratidae* Miller et Collinson, 1953. Основанием для такого заключения явились характерные комплексы основных признаков: форма раковины, скульптура (точнее, ее отсутствие), строение и форма элементов перегородочной линии, высота газово-жидкостных камер, положение сифона. К сожалению, сохранность имеющегося материала не позволила изучить эмбриональную раковину новых таксонов.

Изученная коллекция, зарегистрированная под № 5668, хранится в лаб. моллюсков ПИН РАН.

ПОДОТРЯД CENTROCERATINA НАДСЕМЕЙСТВО CENTROCERATOIDEA HYATT, 1900

СЕМЕЙСТВО GYROCERATIDAE HYATT, 1900

ПОДСЕМЕЙСТВО DOMATOCERATINAE MILLER ET YOUNGQUIST, 1949

Род *Omorphoceras* Leonova et Shchedukhin, gen. nov.

Название рода от *ὄμορφο κέρατο* (*omorpho kerato*) *греч.* — красивый рог.

Типовой вид — *Omorphoceras igori* sp. nov. из ассельско–сакмарских известняков карьера Шахтау, Башкортостан.

Диагноз. Раковина дискоконовая, полуинволютная, с высоким угловато-овальным сечением оборота, гладкая. Вентральная сторона узкая, уплощенная, в центральной части слегка вогнутая, с резкими вентральными краями, образующими кили. Боковые стороны широкие, слабо-выпуклые, почти плоские. Умбиликальный край округленный. Умбилик средних размеров, ступенчатый. Сифон занимает субцентрально-положение. Камеры низкие, на высоту оборота их приходится пять.

Поверхность раковины практически гладкая. На ядре также не наблюдается никаких скульптурных элементов.

Перегородочная линия с неширокой и глубокой вентральной лопастью, узким высоким наружным седлом, расположенным на вентральном крае. Латеральная лопасть очень широкая, занимает всю боковую сторону, и очень глубокая. На умбиликальном перегибе расположено невысокое умбиликальное седло, на дорсальной стороне — неглубокая дорсальная лопасть, возможно, с ангулярным отростком.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Domatoceras* Hyatt, 1891 отличается формой поперечного сечения со значительно большей высотой и меньшей шириной оборота, а также сильно уплощенными боковыми сторонами и слегка вогнутой очень узкой вентральной стороной. Обороты не прилегающие, а объемлющие. Все элементы перегородочной линии выражены гораздо контрастнее, чем у *Domatoceras*: вентральная лопасть более узкая и гораздо более глубокая, наружное седло более высокое и латеральная лопасть значительно глубже. От другого близкого рода, *Stenopoceras* Hyatt, 1893, отличается формой сечения оборота с более плоскими и почти параллельными боковыми сторонами, значительно более широким умбиликом (Ду/Д 0.33–0.34 против 0.04–0.07), полуинволютной, а не инволютной раковины и наличием глубокой вентральной лопасти в перегородочной линии.

Замечания. Недавно Ш. Нико и Р. Мэйпс (Nico, Mapes, 2016) описали нового позднекамен-

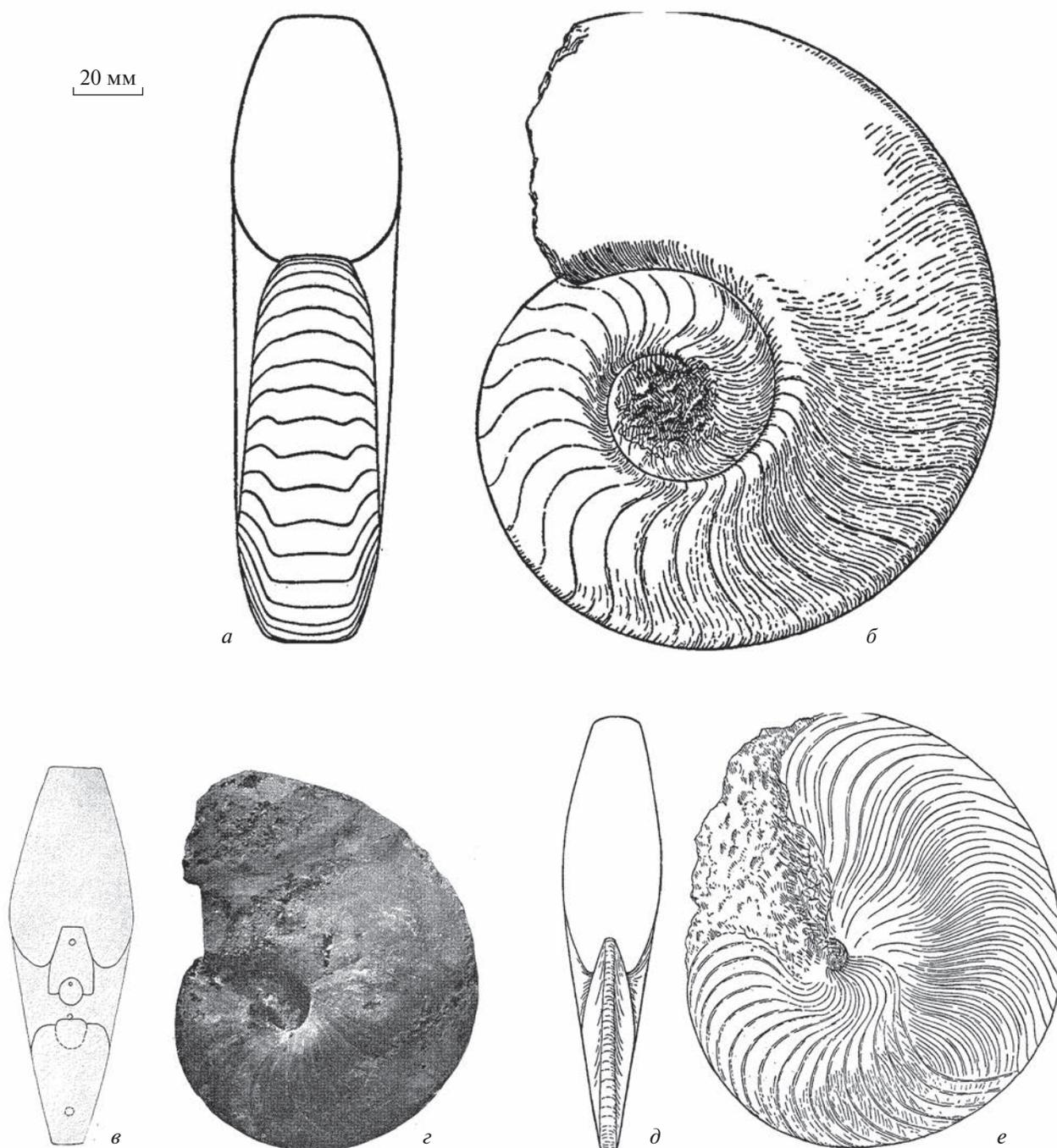


Рис. 1. Семейство Gypocerotidae, подсемейство Domatoceratinae, типовые виды: *a, б* – рода *Domatoceras* (*D. umbilicatum* Hyatt); *в, г* – подрода *Domatoceras* (*Stenodomatoceras*) – [*D. (S.) moorei* (Miller, Dunbar et Condra)]; *д, е* – рода *Stenopoceras* [*S. dumbli* (Hyatt)]. Во всех случаях $\times 0.5$ [по: Miller, Youngquist, 1949 (*a–г*) и Miller et al., 1933 (*д, е*)].

ноугольного представителя доматоцератин из штата Оклахома (США) под видовым названием *Domatoceras collinsvillense* Nico et Mapes, 2016. Этот вид по форме раковины напоминает описываемый нами род, но отличается от него перегородочной линией с неглубокой вентральной лопастью и менее глубокой латеральной лопастью, а также менее широким умбиликом. Включение

этого вида в состав рода *Domatoceras* вызывает большие сомнения, поскольку его раковина имеет в значительной мере объемлющие обороты, а для *Domatoceras* характерны практически не объемлющие, а прилегающие обороты (рис. 1, *a, б*). К сожалению, описание вида дано авторами не в полном объеме, также отсутствует рисунок перегородочной линии. Не исключено, что дальней-

шие исследования позволят отнести вид *D. collinsvillense* к роду *Omorphoceras*.

***Omorphoceras igori* Leonova et Shchedukhin, sp. nov.**

Табл. V, фиг. 3 (см. вклейку)

Название вида — в честь проф. Игоря Сергеевича Барскова (1937–2019).

Голотип — ПИН, № 5668/211; Южный Урал, Башкортостан, карьер Шахтау; нижняя пермь, пограничные ассельско-сакмарские рифовые известняки.

Описание (рис. 2; 3, а). Раковина крупная, дисковидной формы, с высокими и узкими оборотами угловато-овального сечения, умеренно инволютная. Высота оборота превышает его ширину в 1.5 раза у взрослых экземпляров. Вентральная сторона узкая (в 2.5 раза уже соответствующей ширины оборота), уплощенная, на взрослых оборотах в центральной части слегка вогнутая с резкими вентральными краями, образующими кили. Боковые стороны очень широкие, слабывпуклые, почти плоские. Умбиликальный край округленный. Умбилик средних размеров ($Dу/D = 0.33–0.34$), неглубокий, ступенчатый. Умбиликальное отверстие около 4 мм. На одном из образцов видно очертание устья (рис. 2), на вентральной стороне оно образует широкий и глубокий синус, на внешней части боковой стороны — плавный изгиб вперед, а в приумбиликальной зоне — небольшой синус; возможно, в этой месте помещался глаз животного. Сифон занимает субцентрально положение. Камеры низкие, на высоту оборота их приходится 5–5.5.

На ядре не наблюдается никаких скульптурных элементов. Поверхность раковины гладкая, за исключением очень тонких линий нарастания. Последние едва заметны на сохранившихся участках раковины и образуют глубокий и широкий синус на вентральной стороне.

Перегородочная линия (рис. 3, а) с неширокой и глубокой вентральной лопастью (ее глубина немного превышает высоту камеры), узким высоким наружным седлом, приостренная вершина которого расположена на вентральном крае. Латеральная лопасть очень широкая, более или менее симметричная, с округлым основанием; занимает всю боковую сторону, глубокая — вдвое превышает высоту камеры. На умбиликальном перегибе и стенке расположено невысокое и довольно широкое умбиликальное седло, на дорсальной стороне — неглубокая дорсальная лопасть, возможно, с аннулярным отростком.



Рис. 2. *Omorphoceras igori* gen. et sp. nov., экз. ПИН, № 5668/213, фрагмент жилой камеры с остатками устья; Башкортостан, карьер Шахтау; пограничные ассельско-сакмарские рифовые известняки.

Размеры в мм и отношения

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
Голотип 5668/211	117	54	33*	39	0.46	0.28	0.33	0.61
	90	43	28	31	0.48	0.31	0.34	0.63
5668/212	40*	17.6	14.1	13.4	0.44	0.35	0.34	0.80

*Размеры приблизительные.

Материал. Семь экз., два хорошей и пять плохой сохранности из пограничных ассельско-сакмарских рифовых известняков карьера Шахтау, Башкортостан.

Род *Stenopoceras* Hyatt, 1893

Подрод *Leptodomatoceras* Leonova et Shchedukhin, subgen. nov.

Название подрода от *λεπτός* (*leptós*) *греч.* — стройный, и рода *Domatoceras*.

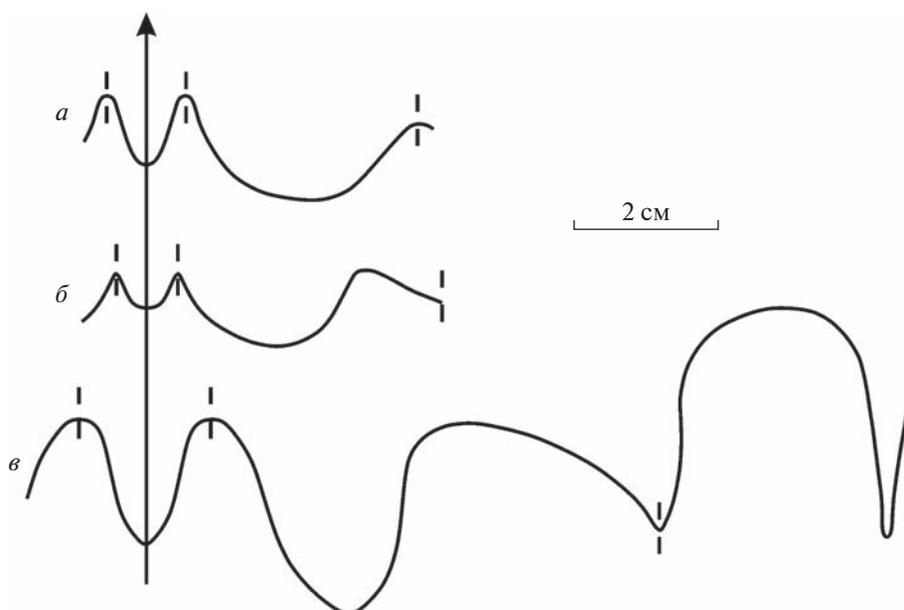


Рис. 3. Перегородочные линии: *a* – *Omorhoceras igori* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 5668/211; *б* – *Stenopoceras (Leptodomatoceras) bashkiricum* sp. nov., голотип ПИН, № 5668/117; *в* – *Foveroceras magnum* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 5668/200; Башкортостан, карьер Шахтау; пограничные ассельско-сакмарские рифовые известняки.

Типовой вид – *Stenopoceras (Leptodomatoceras) bashkiricum* sp. nov.; карьер Шахтау, Башкортостан, Южный Урал; пограничные ассельско-сакмарские рифовые известняки, нижняя пермь.

Диагноз. Дискоконовая инволютная раковина средних размеров с высоко-трапециевидным сечением оборота и очень узким умбиликом. На средних и поздних стадиях вентральная сторона плоская, неширокая. Боковые стороны широкие, уплощенные, на взрослых стадиях отделены от вентральной резким перегибом. Умбилик очень узкий, глубокий, с выраженным умбиликальным перегибом. Скульптура отсутствует, за исключением очень тонких струек роста, которые образуют на боковой стороне плавный изгиб вперед, а на вентральной – синус. Сифон занимает субцентрально-положение. Камеры средней высоты, на высоту оборота их приходится четыре. Перегородочная линия с глубокой и умеренно широкой вентральной лопастью, занимающей всю вентральную сторону, и узким вентро-латеральным седлом, расположенным на вентральном перегибе. На боковой стороне находится глубокая и широкая латеральная лопасть, немного асимметричная, с округленным основанием; в умбиликальной зоне расположено высокое и широкое латерально-умбиликальное седло округло-треугольной формы. Центр широкой умбиликальной лопасти фиксируется на умбиликальном шве.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От номинативного подрода *Stenopoceras (Stenopoceras)* отличается очертаниями поперечного сечения оборота: более широкой вентральной стороной (отношение ширины оборота к ширине вентральной стороны 2–2.5 против 4.5–6) и более параллельными (менее расходящимися к умбилику) боковыми сторонами. Перегородочная линия нового подрода отличается наличием хорошо сформированной вентральной лопасти вместо уплощенной вершины вентрального седла.

Stenopoceras (Leptodomatoceras) bashkiricum Leonova et Shchedukhin, sp. nov.

Табл. V, фиг. 1, 2

Название вида – от Башкирии.

Голотип – ПИН, № 5668/217; Южный Урал, Башкортостан, карьер Шахтау; нижняя пермь, пограничные ассельско-сакмарские рифовые известняки.

Описание Раковина средних размеров, дисковидная, инволютная с высоким трапециевидным сечением оборота. Угловатость наблюдается за счет хорошо выраженных вентральных перегибов, ограничивающих узкую плоскую вентральную сторону. Ширина вентральной стороны в 2–2.5 раза меньше соответствующей ширины оборота. Боковые стенки очень широкие, почти плоские, под небольшим углом (12–15 градусов) расходятся от вентрального перегиба к зоне умбилика, где раковина имеет максимальную ширину. Умбилик очень узкий, с крутыми умбиликальными

ми стенками. Умбиликального отверстия наблюдать не удалось. Сифон занимает субцентрально-положение. Камеры средней высоты, на высоту оборота их приходится четыре.

Поверхность раковины покрыта едва различимыми тонкими струйками роста, которые образуют на боковой стороне широкий изгиб вперед, а на вентральной — глубокий синус.

Перегородочная линия (рис. 3, б). Вентральная лопасть глубокая, с округленным основанием, занимает всю вентральную сторону, ограничена двумя узкими наружными седлами, приострешенные вершины которых расположены на вентральных перегибах. Латеральная лопасть очень глубокая и широкая, немного асимметричная, занимает больше половины боковой стороны. За ней следует высокое и широкое седло, которое в умбиликальной зоне переходит в широкую умбиликальную лопасть, центр которой расположен на умбиликальном шве. Дорсальную часть перегородочной линии изучить не удалось.

Размеры в мм и отношения

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
Голотип	93.5	56	*30	6.5	0.60	*0.32	0.07	*0.54
5668/217	64.5	38.5	22.5	4.3	0.60	0.35	0.07	0.58
5668/218	?51	31.2	17.7	3.4	0.61	0.35	0.07	0.57

* Приблизительные значения.

Сравнение. В подроде *Leptodomatoceras* один вид.

Материал. Два экз. удовлетворительной сохранности из пограничных ассельско-сакмарских рифовых известняков карьера Шахтау, Башкортостан.

**СЕМЕЙСТВО PERMOCERATIDAE MILLER
ET COLLINSON, 1953**

***Foveroceras* Leonova et Shchedukhin, gen. nov.**

Название рода от *φοβερο κέρατο* (*fovero kerato*) *греч.* — изумительный рог.

Типовой вид — *Foveroceras magnum* sp. nov.; карьер Шахтау, Башкортостан, Южный Урал; пограничные ассельско-сакмарские рифовые известняки, нижняя пермь.

Диагноз. Очень крупная инволютная раковина с параболическим сечением высокого оборота (рис. 4). На ранних и средних стадиях вентральная сторона округленная, без выраженных перегибов, затем она уплощается и на третьем обороте становится совсем плоской, а к концу его — даже немного вогнутой в центральной части. Боковые стороны широкие, уплощенные, на взрослых стадиях отделены от вентральной резким перегибом. Умбилик очень узкий, глубокий, воронкообразный, без выраженного умбиликального

перегиба. Сифон занимает субцентрально-положение. Камеры средней высоты, в три раза меньше высоты оборота. Скульптура отсутствует, раковина гладкая. Перегородочная линия с очень глубокой и узкой вентральной лопастью, высоким приострешенным наружным седлом, расположенным на вентральном перегибе, и очень глубокой асимметричной латеральной лопастью с приострешенным основанием, занимающей половину боковой стороны; на приумбиликальной части боковой стороны расположено резко асимметричное высокое и широкое седло. Умбиликальная лопасть асимметричная, узкая, на внутренней стороне оборота находится еще одно очень высокое и широкое седло с округленной вершиной. Дорсальная лопасть очень узкая и глубокая, с аннулярным отростком.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От типового рода этого семейства — *Permoceras* Miller et Collinson (Haniel, 1915, табл. LV (10), фиг. 3) — отличается более узкой раковинной (Ш/Д 0.37–0.41 против 0.57–0.63) с плоской вентральной стороной и угловатыми вентро-латеральными перегибами на взрослых оборотах. К. Ганиэль (Haniel, 1915) при описании вида, впоследствии принятого как типовой для рода *Permoceras*, указывает, что сначала ширина превышает высоту оборота, потом они становятся равными или даже высота превышает ширину, соотношение Ш/В = 0.94–1.02, а у уральской формы на всех стадиях высота больше ширины — 0.63–0.72. Также отличается значительно более узким умбиликом: Ду/Д 0.05–0.07 против 0.16–0.22. Перегородочная линия нового рода отличается более широкой вентральной, более симметричной, а не клювовидной латеральной и более глубокой дорсальной лопастями. Основания всех лопастей нового рода (кроме дорсальной) имеют менее заостренную форму.

***Foveroceras magnum* Leonova et Shchedukhin, sp. nov.**

Табл. VI, фиг. 1, 2 (см. вклейку)

Название вида от *magnum lat.* — крупный.

Голотип — ПИН, № 5668/200; Южный Урал, Башкортостан, карьер Шахтау; нижняя пермь, пограничные ассельско-сакмарские рифовые известняки.

Описание (рис. 4). Взрослая раковина состоит из трех оборотов, очень крупная, диаметром до 200 мм и более, инволютная, с высоким параболическим сечением оборота. На первом и половине второго оборота вентральная сторона округленная, затем она уплощается и на третьем обороте становится совершенно плоской, а к концу его — даже немного вогнутой. Боковые стороны сходятся к вентральной стороне, они широкие, слегка выпуклые, почти плоские, на взрос-



Рис. 4. *Foveroceras magnum* gen. et sp. nov., экз. ПИН, № 5668/202, вид с боковой стороны; Башкортостан, карьер Шахтау; пограничные ассельско-сакмарские рифовые известняки.

лых стадиях отделены от вентральной резким перегибом. Умбилик очень узкий, глубокий, воронкообразный, без выраженного умбиликального перегиба. Сифон занимает субцентрального положение. Камеры средней высоты, на высоту оборота их приходится три. Скульптуру наблюдать не удалось, раковина гладкая.

Перегородочная линия (рис. 3, в) с очень глубокой и довольно узкой вентральной лопастью,

высоким приостренным наружным седлом, расположенным на вентральном перегибе, и очень глубокой (2.5 камеры) асимметричной латеральной лопастью с приостренным основанием, занимающей половину боковой стороны. На приумбиликальной части боковой стороны расположено высокое и широкое, резко асимметричное седло. Умбиликальная лопасть узкая, клювовидная. На внутренней стороне оборота находится дорсо-умбиликальное седло, очень высокое и

широкое, с округленной вершиной. Дорсальная лопасть очень узкая и глубокая, с длинным аннулярным отростком.

Размеры в мм и отношения

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
Голотип 5668/200	190*	108	78	10	0.57	0.41	0.05	0.72
		104	69					0.66
5668/203	132	76	48	8	0.58	0.36	0.06	0.63
5668/202	170*	100*	64*	12	0.59	0.38	0.07	0.64?
5668/201(дорс)		59						

С р а в н е н и е. В роде *Foveoceras* один вид.

М а т е р и а л. 10 экз., представленных крупными фрагментами раковины средней и плохой сохранности из пограничных ассельско-сакмарских рифовых известняков карьера Шахтау, Башкортостан.

ОБСУЖДЕНИЕ

При изучении описанного материала самым сложным был вопрос о систематическом положении найденных форм. По основным параметрам раковины и строению перегородочной линии они ближе всего к представителям семейства *Gyrococeratidae* Hyatt, 1900, подсемейства *Domatoceratinae* Miller et Youngquist, 1949. История этого таксона довольно сложная, состав его неоднократно менялся. Американские палеонтологи (Miller, Youngquist, 1949) выделили семейство *Domatoceratidae*. Руженцев и Шиманский (1954) в своей работе приняли *Domatoceratidae* в этом качестве. Впоследствии ранг семейства был понижен до подсемейства, оно вошло в состав семейства *Gyrococeratidae*. Палеозойские формы были объединены в подсемейство *Domatoceratinae*, а триасовые роды – в подсемейство *Gyrococeratinae* Hyatt, 1900. В отечественной сводке “Основы палеонтологии” (Шиманский, 1962, с. 133) опубликована схема с делением грипоцератид на четыре подсемейства, два из них названы выше; кроме них, сюда же были отнесены *Syringonautilinae* Mojsisovics, 1902 и *Clymenonautilinae* Shimansky, 1962. Уже в следующей монографии Шиманский (1967, с. 46) отказался от обособления *Gyrococeratinae* от *Domatoceratinae*, все роды этих двух подсемейств он рассматривал в составе единого семейства грипоцератид. Два других подсемейства были объединены в семейство *Syringonautilidae*. В “*Treatise ...*” (Kummel, 1964) семейство *Gyrococeratidae* также рассматривалось без деления на подсемейства, в него включались 13 родов с очень разнообразной морфологией. По нашему мнению, деление семейства *Gyrococeratidae* Hyatt, 1900 на два подсемейства было вполне оправданным. В своей работе мы возвращаемся к такой

классификации этой группы. В качестве подсемейства грипоцератин обособляются два–три триасовых рода со своеобразной морфологией (инволютные раковины с трапецевидной или даже треугольной формой поперечного сечения). Во второе подсемейство *Domatoceratinae* попадают более многочисленные и широко распространенные по всему миру каменноугольно–пермские роды. Это, главным образом, формы с полуэволютной или эволютной раковинной с субпрямоугольным или субквадратным сечением, с четырех- или шестилопастной перегородочной линией.

Два из трех новых видов, описанных выше, несомненно, должны войти в состав подсемейства *Domatoceratinae*. Один из них относится к новому роду и описан как *Omorhoceras igori* gen. et sp. nov. Вторая форма обладает морфологическими признаками, часть которых характерна для *Stenopoceras* Hyatt, а другая – для *Stenodomatoceras* Ruzhencev et Shimansky. В отношении таксономической принадлежности родов *Stenopoceras* и *Stenodomatoceras* существует полная неясность. Руженцев и Шиманский (1954, с. 94) выделили *Stenodomatoceras* в качестве самостоятельного рода с типовым видом *Domatoceras moorei* Miller, Dunbar et Condra, 1933 в семействе *Domatoceratidae* (в таком ранге они тогда принимали этот таксон). Уже в “*Основах палеонтологии*” (Шиманский, 1962) *Stenodomatoceras* рассматривался в качестве подрода рода *Stenopoceras*, а немного позднее (Шиманский, 1967) этот же род был введен снова в качестве подрода, но уже в состав рода *Domatoceras*. В “*Treatise ...*” (Kummel, 1964) *Stenodomatoceras* обозначен как синоним рода *Domatoceras*. По-видимому, такая нестабильность в понимании положения *Stenodomatoceras* связана с тем, что его типовой вид *D. moorei*, по определению авторов, занимает промежуточное положение между двумя родами, *Domatoceras* и *Stenopoceras*, поскольку оба рода “не описаны Хайеттом адекватно” (Miller et al., 1933, с. 222). Все три рода определенно генетически связаны, что следует из наличия общих морфологических черт (рис. 1), находки их типовых видов известны из пенсильвания и нижней перми Канзаса. Вместе с тем, можно наблюдать много отличительных признаков, как в форме раковины (разная степень инволютности: у *Domatoceras* обороты почти не объемлют друг друга, раковины двух других родов инволютны), так и в строении перегородочной линии (у *Domatoceras* и *Stenodomatoceras* имеется вентральная лопасть, а у *Stenopoceras* – вентральное седло). Существенных различий в строении эмбриональной раковины не найдено. По свидетельству американских исследователей, и у *Domatoceras* (типовой вид *D. umbilicatum* Hyatt, пенсильваний Канзаса), и у *Stenopoceras* [типовой вид *Stenopoceras dumbli* (Hyatt), нижняя пермь

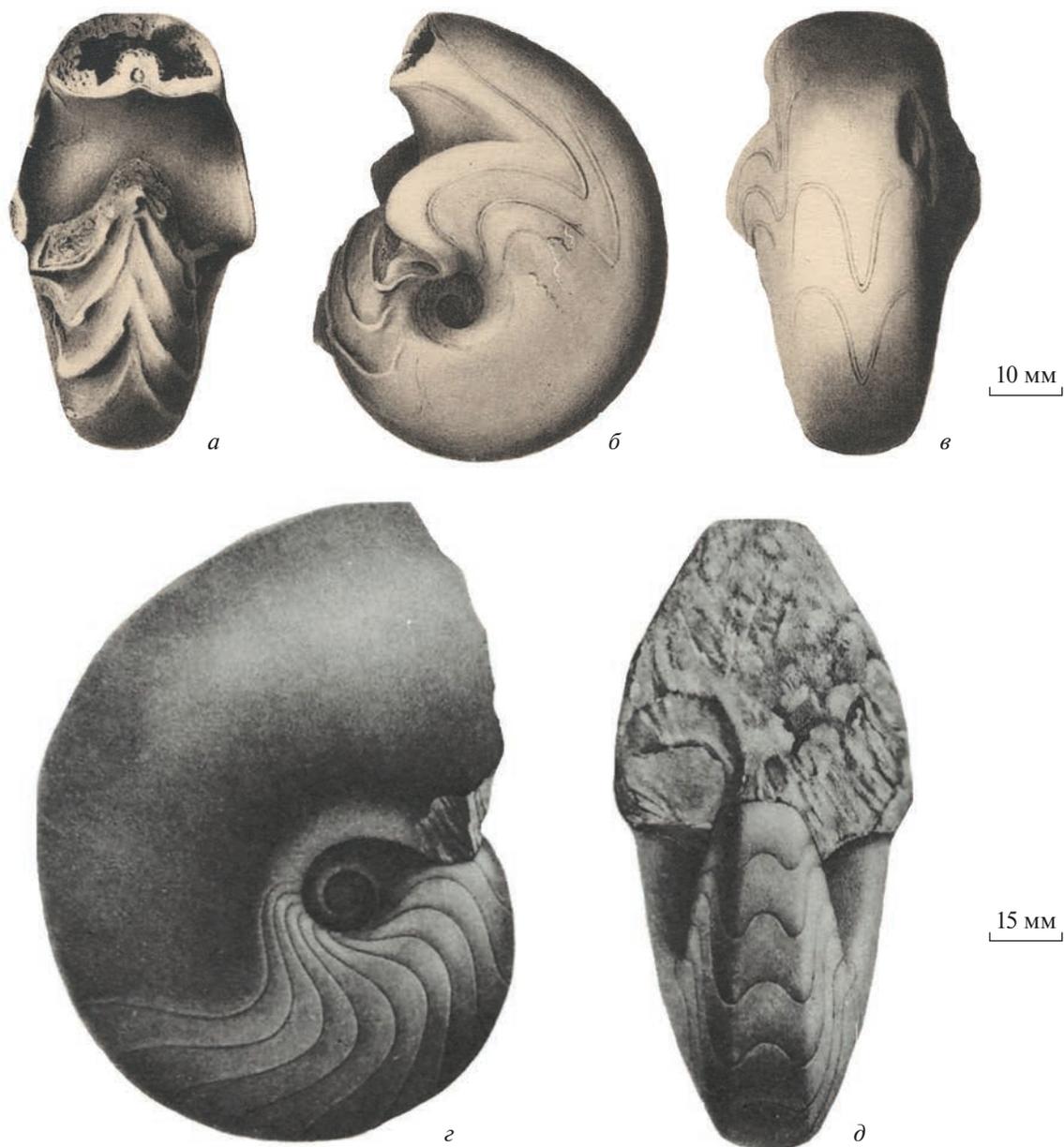


Рис. 5. Наутилиды: *a–в* – *Permoceras bitauniense* (Haniel), нижняя пермь о-ва Тимор, сем. *Permoceratidae* (из: Haniel, 1915, табл. 10, фиг. 3); *г, д* – *Gyrroceras mesodicum* (Quenstedt), верхний триас Альп, семейство *Gyrroceratidae*, подсемейство *Gyrroceratinae* (из: Kummel, 1964, рис. 313, фиг. 2).

Канзаса], а также у *Stenodomatoceras* (типовой вид *Domatoceras moorei*, пенсильваний Канзаса) поперечное сечение первого оборота округлое (Miller et al., 1933). Отличаются эмбриональные раковины этих таксонов размерами первого оборота и умбиликального отверстия: у *Domatoceras* они крупнее, чем у *Stenopoceras* (Miller et al., 1933). К сожалению, сохранность изученного материала не позволила нам исследовать эмбриональные раковины. После скрупулезного анализа всех имеющихся данных мы приняли решение включить новый вид в состав рода *Stenopoceras* в ранге самостоятельного подрода.

Третий род по форме раковины близок к грипоцератидам, особенно к триасовому *Gyrroceras* Hyatt, 1884, но резко отличается от них более сложной формой перегородочной линии. Этот признак сближает башкирскую форму с монотипическим раннепермским семейством *Permoceratidae* Miller et Collinson, 1953 [*Permoceras bitauniense* (Haniel) из слоев Битауни о-ва Тимор], по предположению Шиманского (1967), связанным своим происхождением с грипоцератидами. Такая трактовка представляется вполне обоснованной, т.к. те и другие близки по форме раковины (рис. 5). Что касается перегородочной линии, то,

кроме *Permocerat*, похожая линия наблюдается у некоторых представителей позднетриасового рода *Proclydonautilus Mojsisovics, 1902* (подотряд *Ligeroceratina*, надсемейство *Clydonautiloidea Hyatt, 1900*, семейство *Clydonautilidae Hyatt, 1900*). По мнению Соболева (1989), детально изучавшего представителей этого семейства на богатом материале, все *Clydonautilidae* достоверно известны только из позднего триаса. Указание на находку древнейшего рода клидонаутилид *Styrionautilus Mojsisovics, 1902* (Шиманский, 1965, с. 164, табл. 16, фиг. 8) из верхней перми Закавказья он считает сомнительным, так как "*Styrionautilus sp.*" был "описан по одному экземпляру недостаточной сохранности" (Соболев, 1989, с. 92). Относить башкирский вид к триасовым клидонаутилидам не представляется возможным — последние отличаются как формой раковины, так и отсутствием глубокой вентральной лопасти и аннулярного отростка на дорсальной лопасти. Поэтому более обоснованным решением нам представляется включение нового рода в состав пермоцератид. Род *Permocerat* Miller et Collinson, 1953 был описан по очень скудному материалу с о-ва Тимор и первоначально определен Ганиэлем (Haniel, 1915) как *Nautilus (Aganides) bitauniensis Haniel, 1915*. Впоследствии американские авторы (Miller, Collinson, 1953) выделили для него монотипическое семейство и род с единственным видом *Permocerat bitauniense (Haniel)*. Наиболее яркой особенностью этого рода является наличие очень сложной перегородочной линии с узкой глубокой вентральной лопастью, очень глубокой асимметричной клювообразной боковой лопастью и неглубокой воронковидной дорсальной. Такая форма перегородочной линии также известна у юрского *Pseudonautilus geinitzi (Oppel)*. Как образец гомеоморфии эти два не связанные между собой рода приводятся в "Treatise..." (Kummel, 1964, с. K436, рис. 315), а также Шиманским (1967; Богословский, Шиманский, 1990). Как пишет Шиманский (1967, с. 58), "Большинство форм с сильно дифференцированной перегородочной линией существовало короткий отрезок времени и, как правило, оставалось изолированными родами (*Aturia*), монотипическими (*Permoceratidae*, *Gonionautilidae*, *Siberionautilidae*) или очень небольшими семействами (*Pseudonautilidae*, *Clydonautilidae*)". Находка в Шахтау наутилид из семейства *Permoceratidae* позволяет укрепить аргументацию родственных связей между *Permoceratidae* и *Grugoceratidae*, поскольку новый род *Foverocerat* обладает некоторыми "промежуточными" признаками: его перегородочная линия сложнее, чем у грипоцератид, но немного примитивнее, чем у пермоцератид. С учетом того, что уральский род существовал на два века раньше тиморского, он вполне может быть принят за исходную форму семейства *Permoceratidae*, считавшегося до настоя-

щего времени тиморским эндемиком. Кроме этого, несомненная близость *Foverocerat magnum* и *Permocerat bitauniense* подтверждает наличие миграционных путей между этими бассейнами.

ВЫВОДЫ

Изучение новых материалов из ассельско-сакмарских рифовых известняков Шахтау позволило не только установить новые таксоны наутилид с необычной морфологией, но также расширить наши знания о представителях двух филогенетически связанных семейств, *Grugoceratidae* и *Permoceratidae*, и внести некоторые уточнения в систему этой непростой и недостаточно изученной группы.

* * *

Авторы выражают свою искреннюю благодарность А.В. Мазаеву, организатору полевых работ на Шахтау на протяжении последних восьми лет. Мы благодарим генерального директора АО "Сырьевая компания" А.В. Шкурко, создавшего благоприятную атмосферу для работы нашего коллектива на карьере. Кроме этого, мы очень признательны нашим рецензентам С.В. Николаевой и В.В. Митта, их замечания и предложения позволили улучшить качество статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ, проект № 22-24-00099 "Эволюция сообществ моллюсков раннепермского рифа Шахтау".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барсков И.С.* Хаос в системе высших таксонов цефалопод // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков: морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Вып. 5. Матер. совещ. (Москва, 29–31 октября 2018 г.). М.: ПИН РАН, 2018. С. 20–24.
- Богословский Б.И., Шиманский В.Н.* Роль конвергенции в историческом развитии наутилоидей и аммоноидей // Ископаемые цефалоподы. М.: Наука, 1990. С. 5–15 (Тр. ПИН АН СССР. Т. 243).
- Круглов М.В.* Верхнекаменноугольные и пермские наутилиды Урала // Тр. Геол. музея АН СССР. 1928. Т. 3. С. 63–206.
- Руженцев В.Е., Шиманский В.Н.* Нижнепермские свернутые и согнутые наутилоидеи Южного Урала. М.: Наука, 1954. С. 1–150 (Тр. ПИН АН СССР. Т. 50).
- Соболев Е.С.* Триасовые наутилиды Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, СО АН СССР, 1989. 193 с.
- Шевырев А.А.* Макросистема цефалопод: исторический обзор, современное состояние и основные проблемы. 2. Классификация наутилоидных цефалопод // Палеонтол. журн. 2006. № 1. С. 43–52.
- Шиманский В.Н.* Отряд *Nautilida* // Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие. 1 / Ред. В.Е. Руженцев. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 115–154.

- Шиманский В.Н.* Надотряд Nautiloidea // Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1965. С. 157–165 (Тр. ПИН АН СССР. Т. 108).
- Шиманский В.Н.* Каменноугольные Nautilida. М.: Наука, 1967. С. 1–258 (Тр. ПИН АН СССР. Т. 115).
- Шиманский В.Н.* Наутилида (изученность, стратиграфическое и географическое распространение, этапы развития). М.: Наука, 1979. С. 1–68 (Тр. ПИН АН СССР. Т. 170).
- Щедухин А.Ю.* Новые Rhiphaeoceratidae (Nautilida, Cephalopoda) из нижнепермских отложений Шахтау (Башкортостан) // Палеонтол. журн. 2022а. № 6. С. 14–19.
- Щедухин А.Ю.* Неаммоноидные цефалоподы ассельско-сакмарских отложений рифа Шахтау (республика Башкортостан) // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2022б. Т. 164. Кн. 2. С. 318–327.
- Flower R.H.* The ontogeny of *Centroceras* with remarks of the phylogeny of the *Centroceratidae* // J. Paleontol. 1952. V. 26. № 3. P. 519–528.
- Haniel C.A.* Die Cephalopoden der Dyas von Timor // Paläontol. von Timor. 1915. Lief. 3. S. 1–153.
- King A.H., Evans D.H.* High-level classification of the nautiloid cephalopods: a proposal for the revision of the Treatise Part K // Swiss J. Palaeontol. 2019. V. 138. P. 65–85.
- Kummel B.* Nautiloidea-Nautilida // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt K. Mollusca 3. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1964. P. K383–K457.
- Leonova T.B., Shchedukhin A.Yu.* Cephalopods of the Early Permian Shakh-Tau reef // Proc. of Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting, 2019. Late Palaeozoic Sedimentary Earth Systems: Stratigraphy, Environments, Climate and Resources / Ed. Nurgaliev D. Bologna: Filodiritto Editore – Proceeding, 2019. P. 155–158.
- Leonova T.B., Shchedukhin A.Yu.* Asselian-Sakmarian nautiloids of the Shakh-Tau Reef (Bashkortostan) // Paleontol. J. 2020. V. 54. № 10. P. 1113–1134.
- Miller A.K., Collinson C.* An aberrant nautiloids of the Timor Permian // J. Paleontol. 1953. V. 27. № 2. P. 293–295.
- Miller A.K., Dunbar C.O., Condra G.E.* Nautiloid Cephalopods of the Pennsylvanian System in Mid-Continent Region // Nebraska Geol. Surv. 2nd Ser. 1933. Bull. 9. 293 p.
- Miller A.K., Youngquist W.L.* American Permian nautiloids // Mem. Geol. Soc. Amer. 1949. V. 41. P. 1–59.
- Niko S., Mapes R.H.* Early Carboniferous nautiloids from the Ruddell Shale Member in Arkansas, Midcontinent North America // Paleontol. Res. 2015. V. 19. № 1. P. 52–60.
- Niko S., Mapes R.H.* Late Carboniferous coiled nautiloids from the Lost Branch Formation of Oklahoma, Midcontinent North America // Paleontol. Res. 2016. V. 20. № 2. P. 75–79.
- Shchedukhin A.Y., Leonova T.B.* Non-ammonoid cephalopod assemblages of the Early Permian Shakh-Tau Reef // Proc. of Kazan Golovkinsky Young Scientists' Stratigraphic Meeting, 2020 / Ed. Nurgaliev D. Bologna: Filodiritto Editore – Proceeding, 2020. P. 246–249.

Объяснение к таблице V

Фиг. 1, 2. *Stenopoceras (Leptodomatoceras) bashkiricum* sp. nov.: 1 – голотип ПИН, № 5668/117 (×0.8): 1а, 1в – сбоку, 1б – с устья; 2 – экз. ПИН, № 5668/118 (×0.8): 2а – с устья, 2б – с вентральной стороны, 2в – сбоку.

Фиг. 3. *Omorhoceras igori* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 5668/211 (×0.8): 3а – с устья, 3б – с вентральной стороны, 3в – сбоку.

Башкортостан, карьер Шахтау; пограничные ассельско-сакмарские рифовые известняки.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1, 2. *Foveroceras magnum* gen. et sp. nov.: 1 – экз. ПИН, № 5668/201 (×0.7): 1а – с боковой стороны, 1б – с дорсальной стороны; 2 – голотип ПИН, № 5668/200 (×0.7): 2а – с вентральной стороны, 2б – с боковой стороны, 2в – со стороны устья; Башкортостан, карьер Шахтау; пограничные ассельско-сакмарские рифовые известняки.

New Nautilida from the Shakhtau Asselian-Sakmarian Reef Complex (Bashkortostan)

T. B. Leonova¹, A. Yu. Shchedukhin¹

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

This paper describes new nautilids from the Shakhtau Asselian–Sakmarian reef complex. Their place in the nautilid system, which is still far from being completely understood, is discussed. Two species of two genera: *Omorhoceras igori* gen. et sp. nov. and *Stenopoceras (Leptodomatoceras) bashkiricum* subgen. et sp. nov. are assigned to the subfamily Domatoceratinae Miller et Youngquist, 1949, family Grypoceratidae Hyatt, 1900. The third, *Foveroceras magnum* gen. et sp. nov., is included in the exotic family Permoceratidae Miller et Collinson, 1953, which was previously considered monotypic and was known only from the Early Permian of Timor Island. The classification of the family Grypoceratidae is discussed, and the validity of the subfamily Domatoceratinae is questioned. The assumed phylogenetic relationship between the families Grypoceratidae and Permoceratidae is confirmed.

Keywords: nautilids, new taxa, Early Permian, Asselian and Sakmarian strata, reef limestones, Shikhans, Shakhtau, Bashkortostan

УДК 564.53:551.762.22(470.631)

О GARANTIANINAE (AMMONOIDEA: STEPHANOCERATIDAE) ВЕРХНЕГО БАЙОСА БАССЕЙНА КУБАНИ (СЕВЕРНЫЙ КАВКАЗ)

© 2023 г. В. В. Митта^{a, b, *}

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

^bЧереповецкий государственный университет, Череповец, 162602 Россия

*e-mail: mitta@paleo.ru

Поступила в редакцию 17.02.2023 г.

После доработки 01.03.2023 г.

Принята к публикации 07.03.2023 г.

Новые находки аммонитов в зоне *Garantiana garantiana* верхнего байоса междуречья Кубани и Урупа (Карачаево-Черкесия) позволяют уточнить их определения и ранг инфразональных подразделений. Приведено описание *Djanaliparkinsonia egori* sp. nov. из верхней части зоны *Garantiana*. Зона понимается в объеме трех подзон (снизу вверх): *Alanica*, *Subgaranti* и *Egori*; в каждой подзоне установлен одноименный фаунистический горизонт. Обобщены данные по систематическому составу и стратиграфическому распространению видов подсем. *Garantianinae* в верхнем байосе бассейна Кубани, приведены изображения видов-индексов подзон (и фаунистических горизонтов) зоны *Garantiana*.

Ключевые слова: аммониты, *Stephanoceratidae*, *Djanaliparkinsonia*, *Garantiana*, средняя юра, верхний байос, биостратиграфия, Северный Кавказ

DOI: 10.31857/S0031031X23040086, **EDN:** OHENFG

ВВЕДЕНИЕ

Семейство *Stephanoceratidae* Neumayr, 1875 является одной из важнейших для биостратиграфического расчленения байосского яруса групп аммонитов. В стандартной западноевропейской шкале в качестве видов-индексов зональных и субзональных подразделений верхов нижнего–низов верхнего байоса в большинстве своем используются стефаноцератиды.

В верхнем байосе и, отчасти, нижнем бате бассейна р. Кубань семейство *Stephanoceratidae* представлено тремя подсемействами. Единственный представитель подсем. *Frebolditinae* Fernández-López et Pavia, 2015 – вид *Patrulia karachaica* Mitter, известный по голотипу из низов зоны *Parkinsonia parkinsoni* (Mitter, Sherstyukov, 2018). Более многочисленны и разнообразны виды подсем. *Cadomitinae* Westermann, 1956, относящиеся к роду *Cadomites* Munier-Chalmas, 1892 и встречающиеся здесь в самых низах и самых верхах верхнего байоса, а также в самых низах бата (Митта, 2022). Наибольшее таксономическое разнообразие выявлено в подсем. *Garantianinae* Wetzel, 1937. Представители этой группы характеризуют на Северном Кавказе лишь смежные зоны *Strenoceras niortense* и *Garantiana garantiana* верхнего байоса, хотя глобально интервал распространения *Garantianinae* – от верхов нижнего байоса по батский ярус включительно (Howarth, 2017).

В настоящей статье обобщены данные по систематическому составу *Garantianinae* бассейна Кубани, показана значимость этой группы аммонитов для биостратиграфии верхнего байоса Северного Кавказа.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ И МАТЕРИАЛ

Материал к работе собран в междуречье Кубани и Урупа в ходе полевых работ 2014–2022 гг. Аммониты подсем. *Garantianinae* происходят из нижней части верхней подсвиты джангурской свиты (интервала, соответствующего хронозонам *Niortense* и *Garantiana* верхнего байоса) в ряде местонахождений на левом берегу р. Кубань, правобережье р. Бол. Зеленчук, и по его притоку р. Кыфар (рис. 1).

Кроме того, проанализированы материалы по гарантианинам, опубликованные с Северного Кавказа ранее; эти аммониты были найдены в бассейне Кубани лишь в двух разрезах – на р. Кубань у ст. Красногорская и на южном склоне горы Джангура.

Оригиналы к статье хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), колл. № 5546, и в Апрельском отделении Всероссийского научно-исследовательского геологического нефтяного ин-та (ВНИГНИ), колл. № 115.



Рис. 1. Расположение местонахождений: а – общая схема, рамкой показан контур детальной карты; б – карта местонахождений с аммонитами подсем. *Garantianinae*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Впервые представители подсем. *Garantianinae* Северного Кавказа были описаны из разреза на левом берегу р. Кубань выше станицы Красногорская (Затворницкий, 1914; Кахадзе, Зесашвили, 1955, 1956). Из этого же местонахождения, а также из обнажения на южном склоне горы Джангура происходят виды, описанные Н.В. Безносовым (Безносов, Кутузова, 1990; Безносов, Митта, 1993, 1998). Изображение *Strenoceras* из бассейна р. Бол. Зеленчук, без описания, опубликовано в сводной работе (Krumholts et al., 1988). Некоторые таксоны гарантианин были опубликованы из других районов Северного Кавказа – Северной Осетии (Никанорова, 1972) и Дагестана (Крымголец, 1953; Безносов, Кутузова, 1990; Безносов, Митта, 1993, 1998; Galácz, Scente, 2008).

Необходимо отметить, что абсолютное большинство описанных в указанных публикациях таксонов (относящихся в понимании автора к ро-

дам *Orthogarantiana*, *Strenoceras* и *Vaculatoceras*) происходит из зоны *Niortense*. Перекрывающая ее зона *Garantiana* очень скудно охарактеризована аммонитами. Лишь один экз. с Ходского перевала (Северная Осетия), описанный Безносовым как *Hlawiceras aff. subgaranti* Wetzel, и несколько видов *Pseudogarantiana* из разреза Ирганай (Дагестан) вполне определенно происходят из зоны *Garantiana* (Безносов, Кутузова, 1990; Безносов, Митта, 1993, 1998). Фрагмент раковины, опубликованный из разреза Гуниб в Дагестане как *Garantiana (Garantiana) longidoides* (Gauthier, Trévisan et Joron, 2000), по старым сборам экспедиций М. фон Дехи (Galácz, Scente, 2008, с. 113, табл. 1, фиг. 9), скорее всего, относится к *Parkinsoniidae* (роду *Parkinsonia*).

Недостатком большинства приведенных выше работ является отсутствие точной привязки находок к разрезу – нередко аммониты указывались просто из слоя мощностью в несколько десятков и даже сотен метров. В сводках по юре Кавказа

(Безнососов и др., 1967; Объяснительная..., 1973; Юра..., 1992) для зоны *Garantiana* указываются и другие таксоны гарантианин, так и оставшиеся определениями “в списках” — они не были подтверждены описаниями.

В последнее десятилетие, на основе изучения и многократного мониторинга разрезов джангурской свиты басс. р. Кубань, автором при помощи друзей и коллег были собраны достаточно представительные коллекции аммонитов верхов байоса и низов бата; результатом их изучения стал ряд публикаций. В этих статьях установлен систематический состав таксонов, наиболее важных для биостратиграфии (в т.ч. видов подсем. *Garantianinae*); предложена инфразональная, в ранге подзон (или слоев с фауной) и фаунистических горизонтов, шкала по аммонитам этого интервала (Митта, 2017, 2018, 2020; Mitta, 2019, 2021 и др.).

Наиболее проблемным все эти годы оставалось детальное расчленение зоны *Garantiana*, из-за слабой в целом охарактеризованности ископаемыми. Но за последние несколько полевых поездок в бассейн Кубани удалось собрать немногочисленный, но важный дополнительный материал по аммонитам этой зоны.

Наиболее представительными являются сборы из самых низов зоны *Garantiana*, благодаря экспозиции поверхности слоев на протяженных участках, как на бечевнике Кубани ниже ст. Красногорская (местонахождение 19), так и в русле перидиолески пересыхающей временной протоки на р. Кяфар (местонахождение 36). Из *Garantianinae* здесь найдены довольно многочисленные *Djanaliparkinsonia alanica* Mitta, а также представители сем. *Perisphinctidae*; те же таксоны были обнаружены и в береговом склоне правобережья Кяфара (местонахождения 5 и 36а; рис. 2). Этот интервал разреза был выделен (Mitta, 2019) как слой с *Djanaliparkinsonia alanica*; на рис. 3 представлен вид-индекс этого подразделения.

Разрез зоны *Garantiana* на р. Кяфар разделяется на две почти равные части (интерпретируемые как два слоя) маломощным (10–20 см) прослоем конкреций известняка глинистого с оригинальной фунтиково-синерезисной текстурой — сочетанием *cone-in-cone* и слепков трещин подводного усыхания (рис. 2). Непосредственно ниже и выше этого прослоя аммониты не найдены.

Крайне редки аммониты и в средней части сл. 2; это *Garantiana* sp., три раковины *G. subgaranti* Wetzel [M] (рис. 4), и одна — *Pseudogarantiana minima* (Wetzel) [m]. Интервал находок этой диморфной пары был выделен ранее (Mitta, 2019) как слой с *Garantiana subgaranti*. В этой же работе была изображена жилая камера *Garantianinae*, найденная М.П. Шерстюковым в 5–6 м ниже кровли разреза, достаточно условно определенная как *Paragarantiana* sp.; соответственно, верх-

няя часть разреза зоны *Garantiana* была обозначена мною как слой с *Paragarantiana*. Новая находка [жилая камера большого диаметра (133 мм) с частью фрагмокона — рис. 5, а], сделанная *in situ* на ~ 5 м ниже находки Шерстюкова, относится к тому же виду и позволяет уточнить его систематическую принадлежность.

Род *Paragarantiana* Gauthier, 2003, с типовым видом *Odontolkites longidoides* Gauthier, Trévisan et Joron [голотип: *Odontolkites longidens* (Quenstedt) v: Buckman, 1925, табл. DLXXXII; переизображен в: Gauthier et al., 2000, табл. 1, фиг. 1], по новейшим данным (Fernández-López, Pavia, 2016), включает в себя еще три вида. Это *Paragarantiana alticosta* (Wetzel) (лектотип: Wetzel, 1911, табл. 12, фиг. 6; переизображен в: Schlegelmilch, 1985, табл. 32, фиг. 10; обозначен и переизображен в: Dietze et al., 2002, табл. 16, фиг. 5); *P. ipfensis* (Dietze et al.) (голотип: *Garantiana ipfensis* Dietze et al., 2002, табл. 15, фиг. 1); *P. sullyensis* Fernández-López et Pavia [голотип: Fernández-López, Pavia, 2016, рис. 14; был изображен ранее как *Garantiana* (*Hlawiceras*) sp. (Pavia, 1994, табл. 1, рис. 2)].

Все указанные виды происходят из низов зоны *Parkinsoni* (подзоны *Acris* [=Subarictis]) Западной Европы (Германии, Англии, Франции) и характеризуются преимущественно двураздельными, достаточно рельефными, но не сильно грубеющими даже на жилой камере ребрами. С. Фернандес-Лопес и Дж. Павиа (Fernández-López, Pavia, 2016) предковым для *Paragarantiana* считают род *Metagarantiana* Fernández-López et Pavia из верхов зоны *Garantiana* (подзоны *Garantiana tetragona*, в западноевропейской шкале), виды которого имеют еще более тонкую и густую скульптуру, чем *Paragarantiana*.

Северокавказские гарантианины из верхов зоны *Garantiana* характеризуются относительно редко расставленными грубеющими с возрастом двураздельными ребрами, регулярно перемежающимися со вставными; коэффициент ветвления близок к 3.0. Грубая скульптура взрослых раковин с большим числом вставных ребер характерна для *Djanaliparkinsonia alanica* из низов зоны *Garantiana*, хотя у этого таксона вставные ребра возникают чаще всего за счет утраты связи с первичным ребром одной из ветвей изначально двураздельного ребра, а коэффициент ветвления 1.9–2.0 (Mitta, 2018).

Соответственно, обсуждаемые гарантианины из верхов зоны *Garantiana*, видимо, правильнее относить к роду *Djanaliparkinsonia*; они описываются ниже как *D. egori* sp. nov. Упомянутый выше аммонит, описанный Безнососовым из Северной Осетии как *Hlawiceras* aff. *subgaranti* (Wetzel) (рис. 5, б, в), судя по форме раковины и скульптуре (двураздельным ребрам, перемежающимся со вставными), относится к этому новому виду.

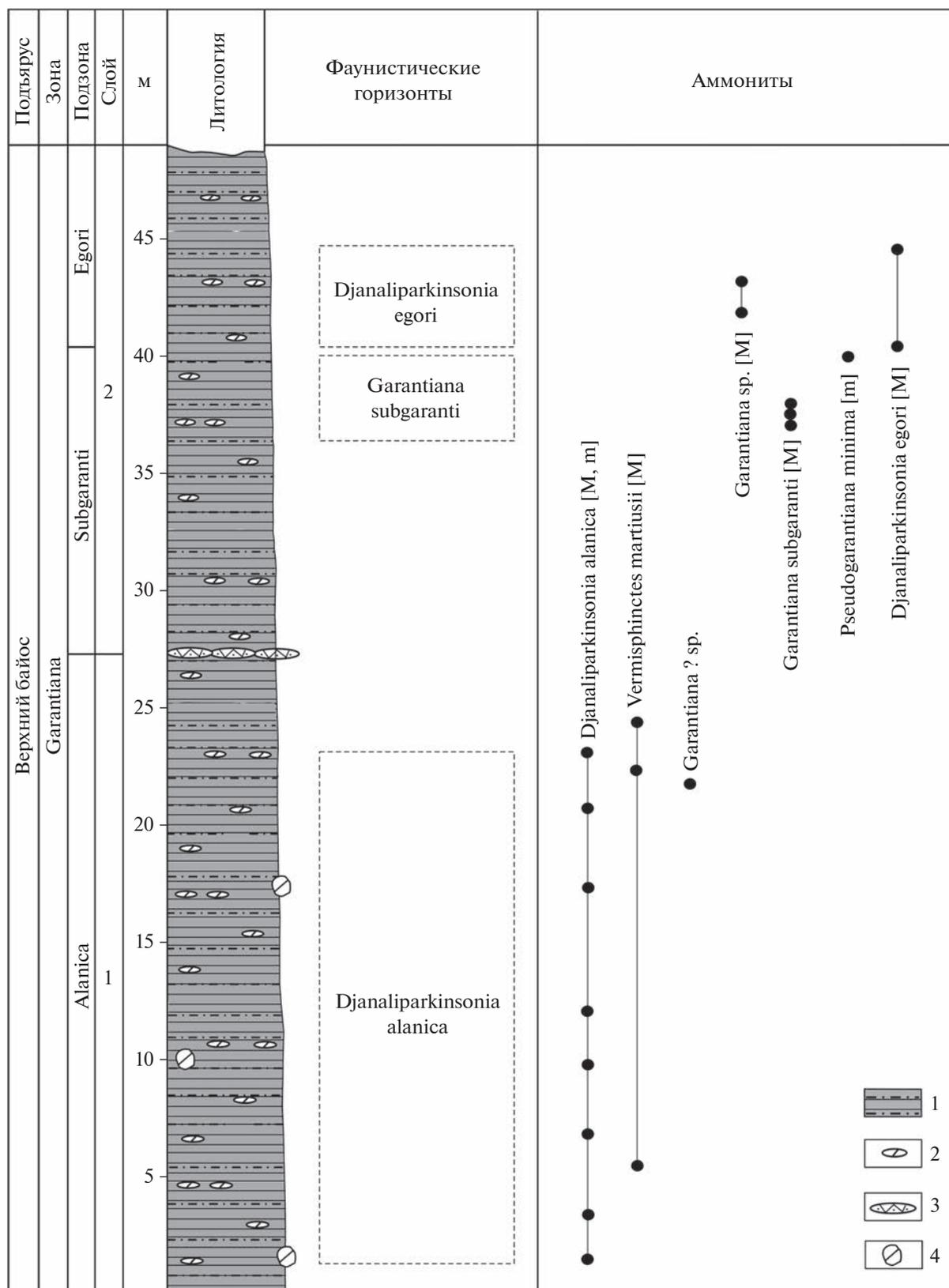


Рис. 2. Разрез зоны *Garantiana garantiana* на р. Кяфар (местонахождения 5(10), 36, 36а) и уровни находок аммонитов (по: Mitta, 2019; Mitta и др., 2021; с изменениями и дополнениями). Обозначения: 1 – глины аргилитоподобные, 2 – конкреции алевролита, 3 – известняк с фунтиково-синерезисной текстурой, 4 – крупные конкреции известняка.

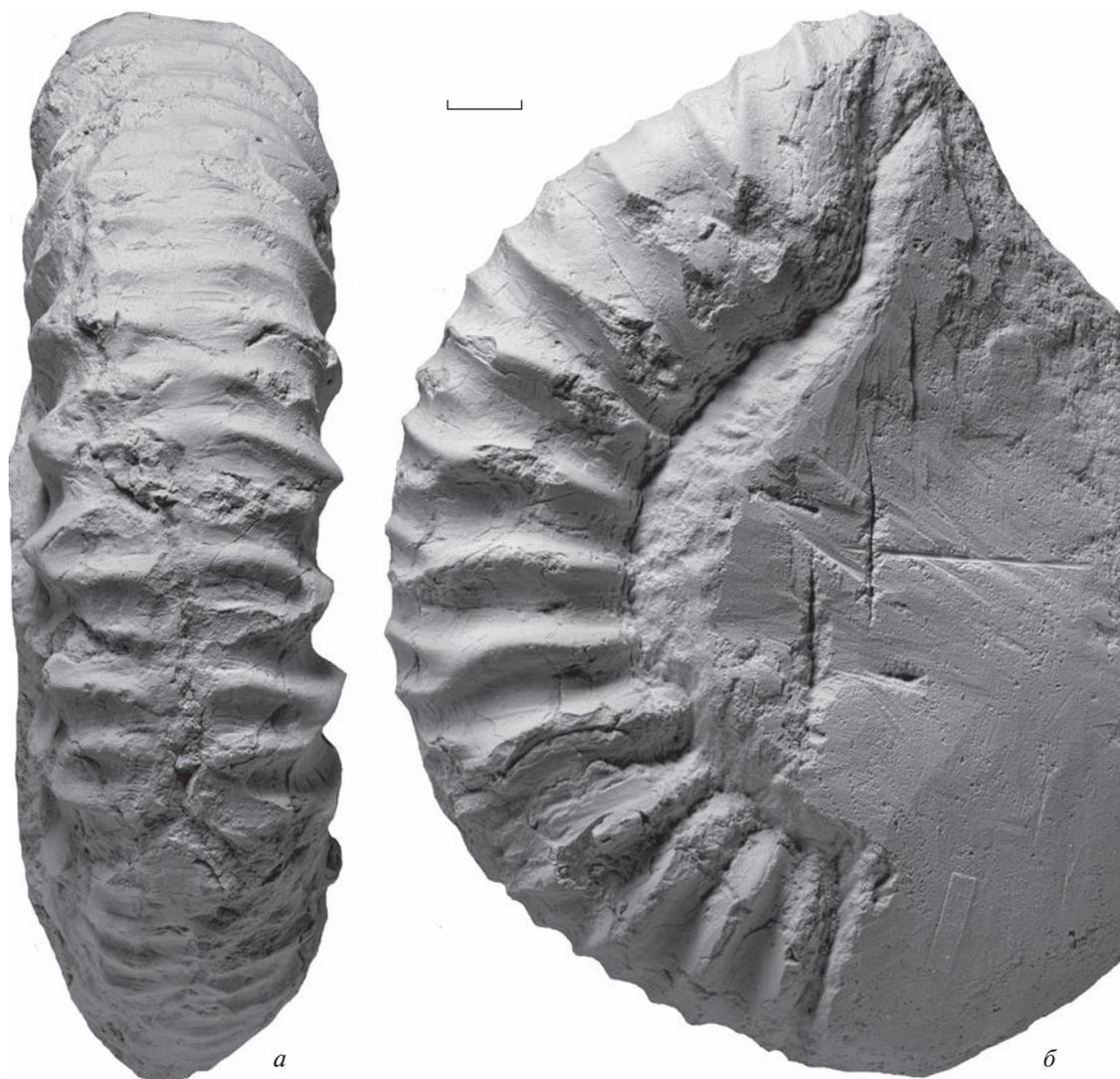


Рис. 3. *Djanaliparkinsonia alanica* Mitta [M], экз. ПИН, № 5546/374, жилая камера с сохранившимся устьем: *а* – с вентральной стороны, *б* – сбоку; Карачаево-Черкесия, Усть-Джегутинский р-н, р. Кубань ниже ст. Красногорская, местонахождение 19; верхний байос, зона Garantiana, подзона Alanica; сборы автора, 2022 г. Длина масштабной линейки 10 мм.

Как упоминалось выше, в предыдущих работах (Mitta, 2019; Митта и др., 2021) в зоне Garantiana бассейна Кубани было установлено три подразделения в ранге слоев с фауной (снизу вверх – с *Djanaliparkinsonia alanica*, с *Garantiana subgaranti* и с *Paragarantiana*). С учетом изложенных данных, здесь эти подразделения предлагается принять в ранге подзон Alanica, Subgaranti и Egori, а интервалы находок видов-индексов – в качестве одноименных фаунистических горизонтов (рис. 2).

Нижние границы новых (региональных северокавказских) подзон Alanica и Egori определены по первому появлению видов-индексов. Вид *Garantiana subgaranti* Wetzel был предложен в качестве вида-индекса средней подзоны зоны Garantiana стандартной западноевропейской шкалы Дж. Павиа и К. Стурани (Pavia, Sturani, 1968). В настоящее время подзона Subgaranti признается

большинством исследователей байоса различных регионов Европы (Fernández-López, 1997; Rioult et al., 1997; O’Dogherty et al., 2006; Chandler et al., 2014; Fernández-López, Pavia, 2016 и др.), хотя часть биостратиграфов предпочитает использовать в качестве ее индекса вид *Garantiana garantiana* (d’Orbigny) (Gauthier et al., 1996; Dietze et al., 2002 и др.). Граница подзон Alanica и Subgaranti в обнажении на р. Кяфар проведена условно по границе слоев 1 и 2, ввиду отсутствия находок аммонитов в пограничном интервале. На р. Кубань выше интервала находок *Djanaliparkinsonia alanica* аммониты в зоне Garantiana не найдены.

Стратиграфическое распространение Garantianinae в верхнем байосе бассейна Кубани показано на рис. 6; ниже приводится описание нового вида.

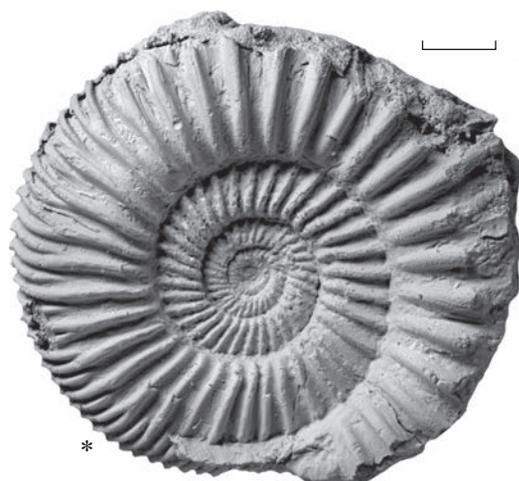


Рис. 4. *Garantiana subgaranti* Wetzel [M], раковина с неполно сохранившейся жилой камерой, экз. ПИН, № 5546/338 сбоку; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, р. Кяфар ниже ст. Сторожевая, местонахождение 5(10); верхний байос, зона *Garantiana*, подзона *Subgaranti*; сборы автора, 2019 г. Длина масштабной линейки 10 мм; звездочкой (*) отмечено начало жилой камеры.

ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ
НАД СЕМЕЙСТВО STEPHANOCERATOIDEA
NEUMAYR, 1875

СЕМЕЙСТВО STEPHANOCERATIDAE NEUMAYR, 1875

ПОДСЕМЕЙСТВО GARANTIANINAE WETZEL, 1937

Род *Djanaliparkinsonia* Kutuzova, 1975

Djanaliparkinsonia egori Mitta, sp. nov. [M]

Hlawiceras aff. *subgaranti*: Безносков, Митта, 1993, с. 79, табл. 8, фиг. 2; 1998, с. 25, табл. 6, фиг. 6.

Paragarantiana sp.: Mitta, 2019, с. 1195, рис. 10.

Название вида – по имени Е.А. Митта, нашедшего голотип.

Голотип – ПИН, № 5546/366; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, правый берег р. Кяфар ниже ст. Исправная (местонахождение 5), сл. 2; верхняя подсвита джангурской свиты; верхний байос, зона *Garantiana*, подзона *Egori*.

Описание (рис. 5). Взрослая раковина достигает диаметра 130 мм и более, обороты средней

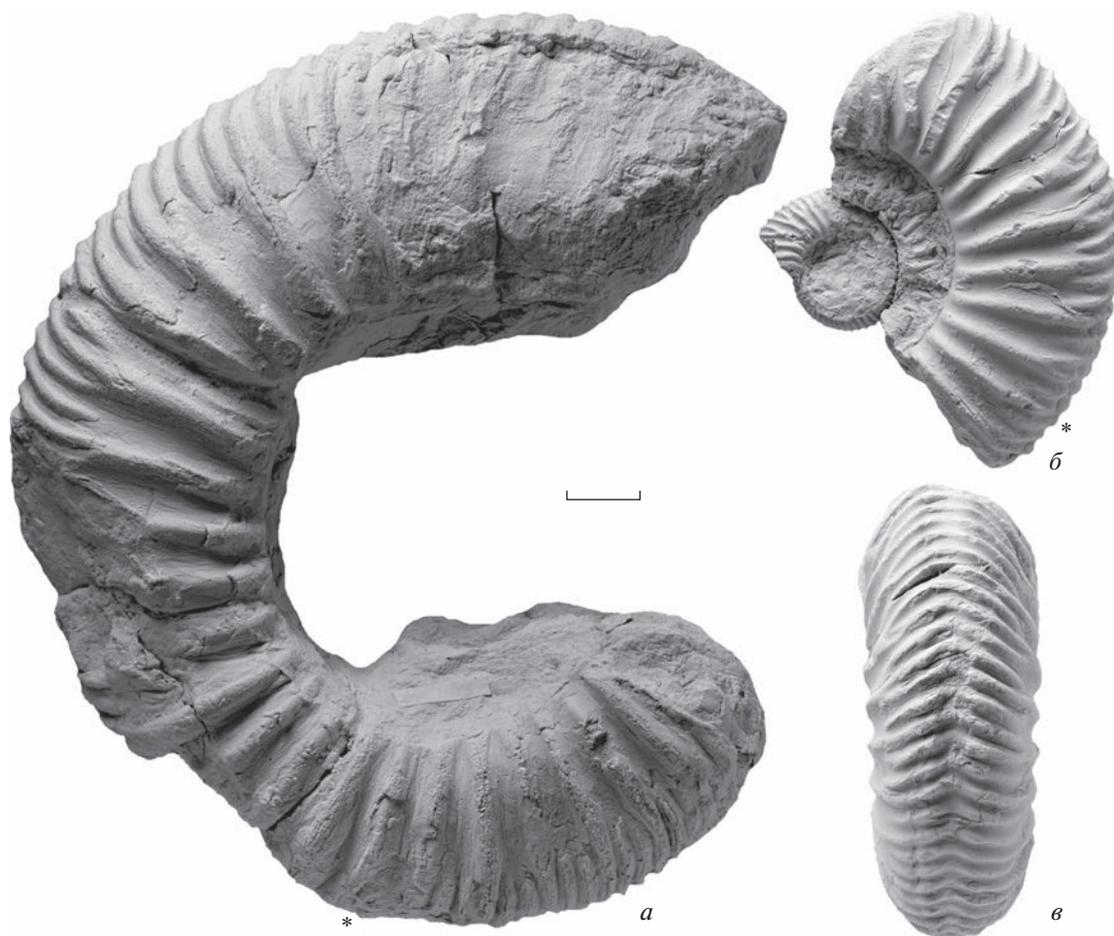


Рис. 5. *Djanaliparkinsonia egori* sp. nov. [M]: *а* – голотип ПИН, № 5546/366, жилая камера с частью фрагмокона сбоку; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, р. Кяфар ниже ст. Сторожевая, местонахождение 5(10); верхний байос, зона *Garantiana*, подзона *Egori*; сборы Е.А. Митта, 2022 г.; *б, в* – неполная раковина с начальной частью жилой камеры, Апрельское отделение ВНИГНИ, экз. 115/1379: *б* – сбоку, *в* – с вентральной стороны; Северная Осетия, левобережье р. Ардон, балка Ход; верхний байос, зона *Garantiana*; колл. Н.В. Безносова. Длина масштабной линейки 10 мм; звездочкой (*) отмечено начало жилой камеры.

Ярус	Подъярус	Зона	Подзона	Фаунистические горизонты	Аммониты
Байосский	Верхний	Garantiana	Egori	Djanaliparkinsonia egori	
		Subgaranti		Garantiana subgaranti	
		Alanica		Djanaliparkinsonia alanica	
	Niortense	Baculatum		Baculatoceras baculatum Spiroceras bispinatum Baculatoceras praegarantianum	
		Rostovtsevi		Orthogarantiana rostovtsevi Orthogarantiana graebensteini Cadomites lissajousi	
		Humilis		Orthogarantiana humilis	
				Orthogarantiana humilis [M] Strenoceras acre [m] Orthogarantiana graebensteini [M] Strenoceras ? sp. [m] Orthogarantiana rostovtsevi [M] Strenoceras djangurensis [m] Baculatoceras praegarantianum [M] Strenoceras serpens [m] Baculatoceras sp. [M] Strenoceras sp. [m] Baculatoceras baculatum [M] Strenoceras quenstedti [m] Djanaliparkinsonia alanica [M, m] Garantiana subgaranti [M] Pseudogarantiana minima [m] Djanaliparkinsonia egori [M]	

Рис. 6. Схема стратиграфического распространения представителей подсем. Garantianinae в верхнем байосе басс. р. Кубань.

толщины, округло-трапециевидного сечения с наибольшей шириной в умбональной части. Пупок широкий, пупковая стенка крутая, перегиб закругленный. Жилая камера взрослых раковин занимает около 0.7 оборота, устье простое.

Скульптура рельефная, субрадиальные первичные ребра на наружном обороте разделяются близ середины боковых сторон на две ветви; между двураздельными ребрами регулярно наблюдается вставное ребро. Коэффициент ветвления варьирует от 2.4 до 3.0. На середине вентральной стороны (к которой ветви подходят супротивно) ребра на молодых оборотах прерываются, образуя вентральную борозду. Начиная с диаметра около 90–100 мм, ветви на вентральной стороне соединяются, и борозда в конце взрослой жилой камеры не выражена.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
5546/366, голотип	122	39	35.6	56	0.32	0.3	0.46
5546/013	99.5	30	31	44.5	0.3	0.31	0.45
115/1379 ¹	—	23	23	—	—	—	—
	20	7	8	—	0.35	0.4	—

С р а в н е н и е. От остальных видов рода хорошо отличается регулярным чередованием двураздельных и вставных ребер с высоким коэффициентом ветвления (от 2.4 и более), и менее грубой скульптурой на взрослой стадии.

З а м е ч а н и я. В синонимию вида и таблицу измерений включен аммонит, описанный Безно-

¹ Измерения по: Безносов, Митта (1998, с. 79).

совым из джорской свиты в районе Ходского перевала (Северная Осетия). С учетом того, что этот экземпляр найден выше находок *Strenoceras*, *Orthogarantiana*, etc., (зона Niortense) и ниже слоев с *Rarecostites* (низы зоны *Parkinsoni*) (Безносов, Митта, 1998, с. 8 и рис. 3), можно утверждать, что он действительно происходит из зоны *Garantiana*.

Распространение. Карачаево-Черкесия (междуречье Кубани и Урупа) и Северная Осетия (р. Ардон в районе Ходского перевала); верхняя часть зоны *Garantiana* (подзона *Egori*).

Материал. 2 экз. из типового местонахождения.

* * *

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Безносов Н.В.* Байосские и батские отложения Северного Кавказа. М.: Недра, 1967. 179 с. (Тр. ВНИИГаз. Вып. 28/36).
- Безносов Н.В., Кутузова В.В.* Систематика среднеюрских гетероморфных аммонитов // Палеонтол. журн. 1990. № 4. С. 23–30.
- Безносов Н.В., Митта В.В.* Позднебайосские и батские аммонитиды Северного Кавказа и Средней Азии. М.: Недра, 1993. 347 с.
- Безносов Н.В., Митта В.В.* Каталог аммонитид и ключевые разрезы верхнего байоса–нижнего бата Северного Кавказа // Бюлл. КФ ВНИГНИ. 1998. № 1. С. 1–70.
- Затворницкий А.Я.* Среднеюрские глины по р. Кубани // Изв. Геол. ком. 1914. Т. 33. Вып. 250. С. 525–558.
- Кахадзе И.Р., Зесаивили В.И.* Новый среднеюрский род *Kubanoceras* gen. nov. // Сообщ. АН Груз. ССР. 1955. Т. 16. № 9. С. 707–709.
- Кахадзе И.Р., Зесаивили В.И.* Байосская фауна долины р. Кубани и некоторых ее притоков // Тр. Геол. ин-та АН Груз. ССР. Сер. геол. 1956. Т. 9(14). Вып. 2. 55 с.
- Крымгольц Г.Я.* Материалы к стратиграфии и фауне нижней и средней юры Кавказа // Учен. зап. ЛГУ. 1953. № 159. С. 25–58.
- Mumma V.B.* Род *Kepleritiana* gen. nov. (Stephanoceratidae, Ammonoidea) из верхнего байоса Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2017. № 3. С. 26–35.
- Mumma V.B.* О первых находках *Djanaliparkinsonia* (Stephanoceratidae, Ammonoidea) в верхнем байосе Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2018. № 4. С. 29–37.
- Mumma V.B.* О диморфной паре *Strenoceras acre* / *Orthogarantiana humilis* (Ammonoidea: Stephanoceratidae) из верхнего байоса Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2020. № 4. С. 21–27.
- Mumma V.B.* Род *Cadomites* (Ammonoidea: Stephanoceratidae) в верхнем байосе – нижнем бате (средняя юра) бассейна р. Кубань (Северный Кавказ) // Палеонтол. журн. 2022. № 6. С. 33–41.
- Mumma V.B., Глинских Л.А., Савельева Ю.Н., Шурекова О.В.* Микрофауна, палиноморфы и биостратиграфия зоны *Garantiana garantiana* верхнего байоса (средняя юра) бассейна р. Большой Зеленчук, Северный Кавказ // Стратигр. Геол. корреляция. 2021. Т. 29. № 1. С. 28–47.
- Никанорова Л.А.* Стратиграфия и некоторые виды аммонитов среднеюрских отложений Центрального Кавказа // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1972. Т. 47. Вып. 2. С. 58–69.
- Объяснительная записка к стратиграфической схеме юрских отложений Северного Кавказа / ред. Безносов Н.В. и др. М.: Недра, 1973. 194 с.
- Юра Кавказа. СПб.: Наука, 1992. 184 с. (Тр. Межведомственного стратигр. комитета. Т. 22).
- Buckman S.S.* Type Ammonites. Bd VI. L.: Wheldon & Wesley, 1925–1927. 61 p.
- Chandler R.B., Whicher J., Dodge M., Dietze V.* Revision of the stratigraphy of the Inferior Oolite at Frogden Quarry, Osborne, Dorset, UK // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2014. V. 274. № 2–3. P. 133–148.
- Dietze V., Schweigert G., Callomon J.H., Gauthier H.* Garantiana- und frühe Parkinsoni-Zone (Ober-Bajocium, Mittlerer Jura) am Ipf (östliche Schwäbische Alb, SW-Deutschland) mit Bemerkungen zur Phylogenie der Ammonitengattung *Garantiana* Mascke, 1907 // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B. 2002. № 315. S. 1–89.
- Fernández-López S.R.* Ammonites, taphonomic cycles and stratigraphic cycles in carbonate epicontinental platforms // Cuad. Geol. Ibérica. 1997. V. 23. P. 95–136.
- Fernández-López S.R., Pavia G.* Paragarantiana and other new latest Bajocian garantianin lineage (Ammonoidea, Middle Jurassic): a case of proterogenesis and neoteny // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2016. V. 282. № 3. P. 225–249.
- Galác A., Scente I.* Middle Jurassic fossils from Daghestan. A revision of ammonites and bivalves collected by the Déchy Caucasus expeditions (1884–1902) // Hantkeniana. 2008. V. 6. P. 109–125.
- Gauthier H., Rioult M., Trévisan M.* Répartition biostratigraphique des ammonites dans l'Oolithe ferrugineuse de Bayeux (Bajocien) à Feuguerolles-sur-Orne (Calvados). Éléments nouveaux pour une révision des Garantianinae // Géol. France. 1996. № 2. P. 27–51.
- Gauthier H., Trévisan M., Joron J.-L.* L'espèce *Odontolkites longidens* (Quenstedt) in *Buckman* (=longidoides n. sp.) et le genre *Odontolkites* *Buckman* (Garantianinae, Stephanoceratidae, Stephanocerataceae, Ammonoidea) // Géol. France. 2000. № 2. P. 17–29.

- Howarth M.K.* Systematic descriptions of the Stephanoceratoidea and Spiroceratoidea // Treatise Online № 84. Pt L, revised. V. 3B. Chapt. 6. Paleontol. Inst. Univ. Kansas, 2017. 101 p.
- Krymholts G.Ja., Mesezhnikov M.S., Westermann G.E.G.* (eds). The Jurassic Ammonite Zones of the Soviet Union // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1988. V. 223. viii+116 p.
- Mitta V.V.* Ammonites and stratigraphy of the Upper Bajocian Garantiana garantiana zone in the interfluvium between the Kuban and Urup rivers (Northern Caucasus) // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 11. P. 1118–1202.
- Mitta V.V.* Ammonites and stratigraphy of the Upper Bajocian *Stenoceras niortense* zone in the interfluvium between the Kuban and Urup rivers (Northern Caucasus) // Paleontol. J. 2021. V. 55. № 12. P. 1458–1475.
- Mitta V.V., Sherstyukov M.P.* First record of *Patrulia* (Ammonoidea: Stephanoceratidae) in the Upper Bajocian of the Northern Caucasus, Russia // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2018. V. 288/3. P. 251–254.
- O'Dogherty L., Sandoval J., Bartolini A. et al.* Carbon-isotope stratigraphy and ammonite faunal turnover for the Middle Jurassic in the Southern Iberian palaeomargin // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2006. V. 239. P. 311–333.
- Pavia G.* Taphonomic remarks on d'Orbigny's type-Bajocian (Bayeux, west France) // Miscellanea Servizio Geol. Nazionale. 1994. V. 5. P. 93–111.
- Pavia G., Sturani C.* Etude biostratigraphique du Bajocien des chaînes subalpines aux environs de Digne (Basses-Alpes); note préliminaire // Bull. Soc. geol. ital. 1968. V. 87. P. 305–316.
- Rioul M., Contini D., Elmi S., Gabilly J.* Bajocien // Cariou É., Hantzpergue P. (Coord.). Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen (Bull. Centre Rech. Elf Explor. Prod. 1997. Mém. 17. P. 51–54).
- Schlegelmilch R.* Die Ammoniten des süddeutschen Doggers: e. Bestimmungsbuch für Fossilien Sammler u. Geologen. Stuttgart – N.Y.: Fischer, 1985. 284 s.
- Wetzel W.* Faunistische und stratigraphische Untersuchung der Parkinsonschichten des Teutoburger Waldes bei Bielefeld // Palaeontogr. Ser. A. 1911. Bd 58. S. 139–277.

On the Garantianinae (Ammonoidea: Stephanoceratidae) from the Upper Bajocian of the Kuban River Basin (Northern Caucasus, Russia)

V. V. Mitta^{1, 2}

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

²*Cherepovets State University, Cherepovets, 162602 Russia*

New finds of ammonites in the Upper Bajocian Garantiana garantiana Zone in the interfluvium of the Kuban and Urup rivers (Karachay-Cherkessia) allow their definitions and the rank of infrazonal subdivisions to be clarified. *Djanaliparkinsonia egori* sp. nov. from the upper part of the Garantiana zone is described. The zone is three subzones (from bottom to top): Alanica, Subgaranti, and Egori; each subzone contains a faunal horizon of the same name. The data on systematic composition and stratigraphic distribution of species of the subfamily Garantianinae in the Upper Bajocian of the Kuban River basin are summarized, and index-species of the subzones (and faunal horizons) of the Garantiana Zone are illustrated.

Keywords: Ammonoidea, Stephanoceratidae, *Djanaliparkinsonia*, *Garantiana*, Middle Jurassic, Upper Bajocian, biostratigraphy, Northern Caucasus

УДК 564.81:551.734.5(571.568)

МИКРОСТРУКТУРА РАКОВИНЫ И МИКРООРНАМЕНТАЦИЯ ТРЕХ РОДОВ ЛИНГУЛЯТ СЕМЕЙСТВ DISCINIDAE И TREMATIDAE ИЗ ФАМЕНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ НОВОСИБИРСКИХ ОСТРОВОВ

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

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

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

*e-mail: smirnovatiana77@mail.ru

**e-mail: ustay62@bk.ru

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

Поступила в редакцию 27.04.2022 г.

После доработки 12.09.2022 г.

Принята к публикации 13.09.2022 г.

Описан комплекс хитиново-фосфатных брахиопод из надсемейства Discinoidea из фаменских отложений Новосибирских островов. Впервые приводятся сведения о микроструктуре раковинного вещества у рода *Opatrilikiella*. Дополнены сведения о микроструктуре раковины рода *Orbiculoidea*, выявлена микроорнаментация у родов *Opatrilikiella* и *Schizobolus*.

Ключевые слова: дисциниды, трематиды, микроорнаментация раковин, микроструктура, Новосибирские острова

DOI: 10.31857/S0031031X2304013X, EDN: OHRGQL

ВВЕДЕНИЕ

Весь материал получен от Ю.А. Гатовского из архипелага Новосибирские о-ва с южной части о-ва Бельковский, в районе м. Казантип, из точки 2060 (рис. 1). Каменный материал отбирался М.К. Данукаловой и А.Б. Кузьмичевым, после специальной обработки в нем был выявлен комплекс конодонтов, на основании которого был определен возраст отложений как ранний фамен, конодонтовая зона *Palmatolepis sperida*. Порода, из которой были взяты образцы, представлена темно-серым известняком, мелкозернистым, грубослоистым, массивным, органогенно-обломочным, криноидным с прослоями брахиоподового ракушняка (рис. 2). В этом же образце были встречены конодонты *Palmatolepis subperlobata* Branson et Mehl, 1931, *Pa. quadrantinalobata* Sannemann, 1955, *Pa. regularis* Cooper, 1931, *Ancurolepis cruciformis* Ziegler, 1959. В одном из образцов (обр. 2060/1), взятом из кровли карбонатной пачки чекурской свиты, после растворения в растворе уксусной кислоты были обнаружены мелкие раковины хитиново-фосфатных брахиопод отряда *Lingulida*, семейств *Discinidae* и *Trematidae*.

Discinidae представлены одним экземпляром *Orbiculoidea* sp. (рис. 3, 4). Спинная створка правильных округлых очертаний, с частично обломанными краями. Длина и ширина створки около 1.1 мм (рис. 3, а). Многочисленные грубые линии роста видны на взрослой части раковины. Протегулюм и брегфическая раковина четко выделяются в рельефе створки. Протегулюм находится на заднем крае брегфической раковины; он имеет округлые очертания, гладкую, более выпуклую поверхность по сравнению с брегфической частью створки, отделяется от нее валиком толщиной 4 мкм (рис. 3, б). Поверхность протегулюма тонко гранулированная, размер гранул 0.1–0.2 мкм (рис. 3, в). На заднем крае протегулюма имеется выемка овальных очертаний 45 мкм длиной и 25 мкм шириной (рис. 3, в). Она имеет гранулированную структуру, размер гранул 0.2–0.3 мкм; основание выемки пронизано порами размерами 0.3–0.4 мкм (рис. 3, д). Брегфическая раковина диаметром 400 мкм, округлая, с прямым задним краем, имеет четкие границы с взрослой частью створки, расположена почти посередине створки, незначительно приближена к заднему краю (рис. 3, а). Поверхность брегфической раковины плотная, тонко гранулированная; местами, где брегфическая раковина разрушена,

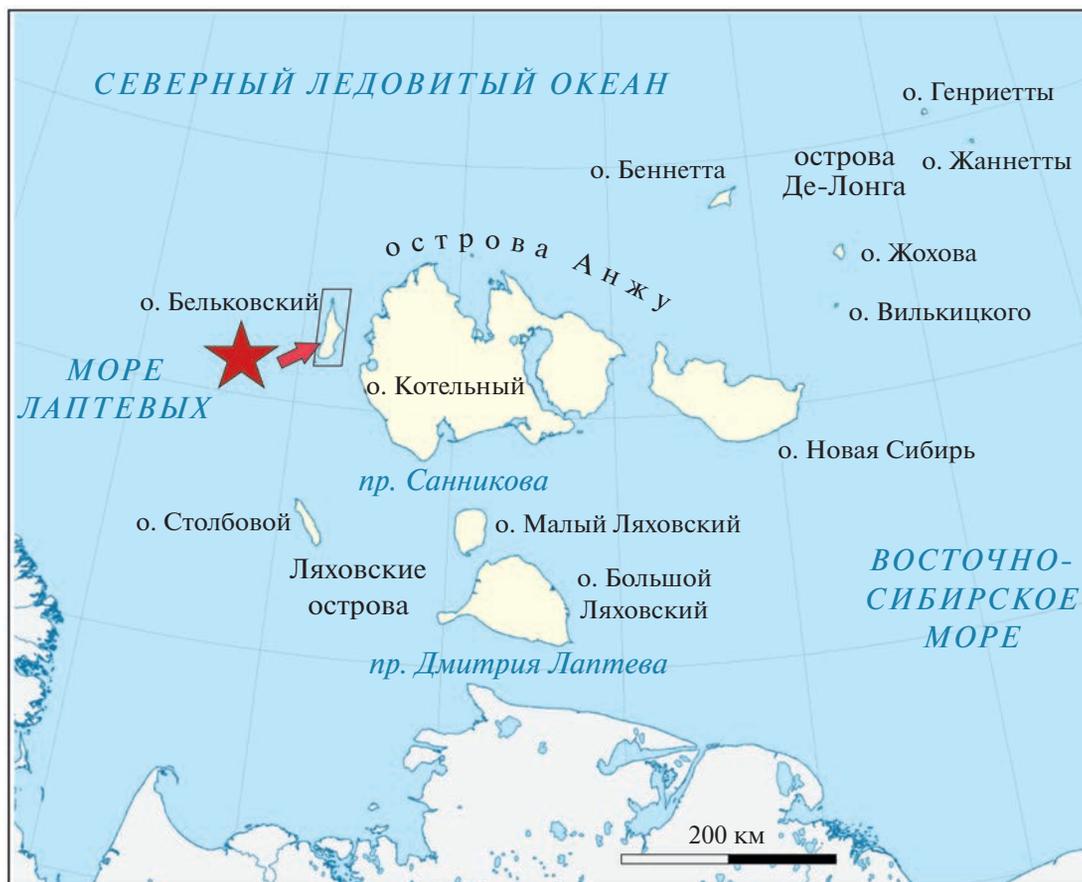


Рис. 1. Схема расположения местонахождения брахиопод в районе м. Казантип, в юго-западной части о-ва Бельковский архипелага Новосибирские о-ва.

виден слой с прослоем бакулей, который является вторичным слоем уже взрослой раковины. Толщина бакулятного прослоя меняется от 4–5 до 12–13 мкм. Бакули имеют палочковидную форму или представлены образованиями в виде трех сросшихся палочек. Длина бакулей 3–4 мкм, толщина каждой палочки до 1 мкм (рис. 3, ж). Внутри бакулятного прослоя видны разрозненные участки пластинчатого прослоя, толщина пластин 0.1–0.2 мкм (рис. 3, е).

Взрослая часть створки орнаментирована рельефными линиями роста толщиной около 5 мкм и шириной до 7–10 мкм. Линии роста числом 16–18 наблюдаются в средней части створки впереди заднего края брефической раковины (рис. 3, в). Вблизи от брефической части створки имеются отдельные случаи раздвоения линий роста (рис. 3, б). Расстояние между линиями роста меняется от 15 мкм, вблизи от брефической раковины, до 40 мкм на остальной части створки. Есть участки, где новые линии роста возникают путем вклинивания (рис. 3, з; 4, д). Линии роста имеют округлое сечение в поперечнике (рис. 3, е; 4, а, б), тон-

ко гранулированную поверхность; размеры гранул – десятые доли микрона (рис. 4, б). В средней части взрослой створки между линиями роста местами обнажается вторичный слой с бакулятными прослоями и отдельными тонко гранулированными участками, размеры гранул 0.1–0.2 мкм (рис. 4, в). Тонкая радиальная штриховка в виде слабоволнистых линий имеется на большей части взрослой раковины (рис. 4, д). При хорошей сохранности непрерывная радиальная штриховка пересекает линии роста и промежутки между ними, занимая значительную часть поверхности створки (рис. 4, з). Толщина отдельной линии штриховки 1 мкм, расстояние между линиями штриховки 2–2.5 мкм. На той же створке на участках с плохо сохранившимся первичным слоем микроорнаментация в виде радиальной штриховки сохранилась плохо или отсутствует. Такой же характер тонкой радиальной микроорнаментации наблюдался у *Trematis* gen. et sp. indet. (семейство Trematidae) из фаменских отложений Польши (Balinski, Holmer, 1999). Природа образования микроорнаментации на раковинах хитиново-фосфатных брахиопод рассматривалась О. Ви-

Система	Отдел	Ярус	Свита	Литология	Пачка	Мощность, м	Место сбора лингулят	Описание пород
Девонская	Верхний	Фаменский	Чекурская (верхняя часть)		II	3.5		Переслаивание черных глинистых известняков и алевролитов
			Бельковская (нижняя часть)		III	10		Аргиллиты и алевролиты темно-серые, коричневатые, с редкими прослоями черных глинистых известняков
Каменноугольная	Нижний	Турнейский = серпуховский ?						

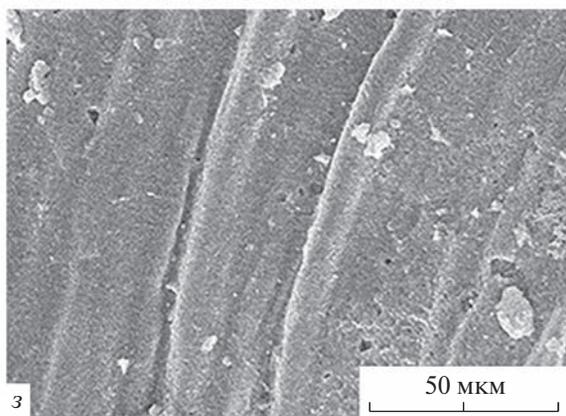
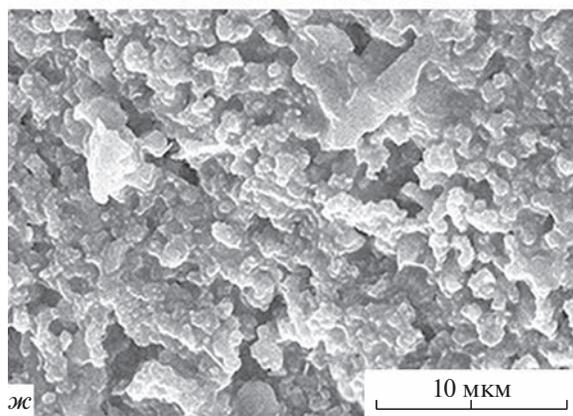
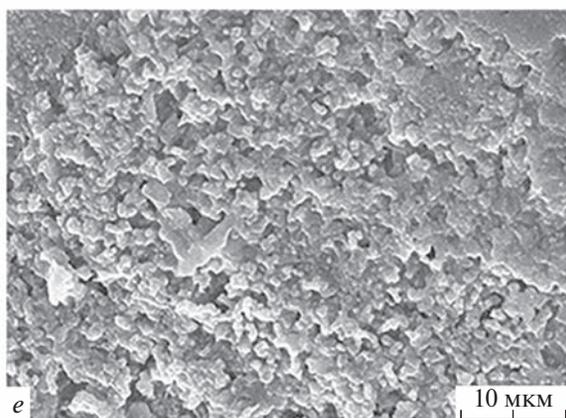
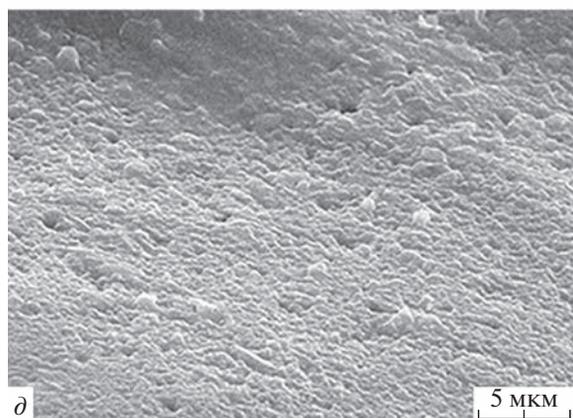
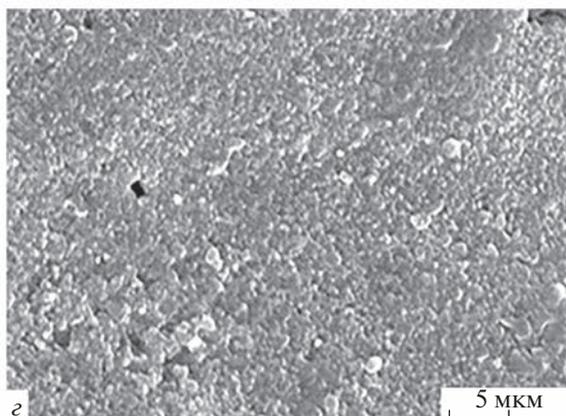
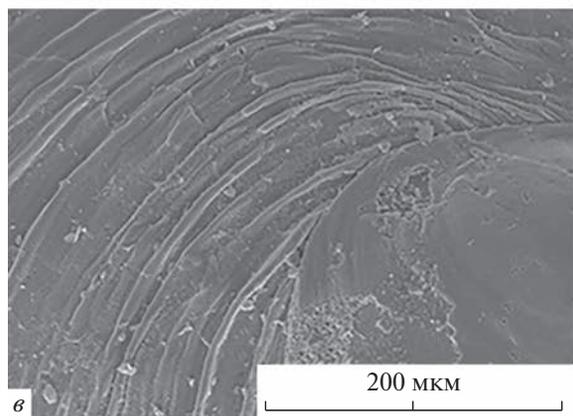
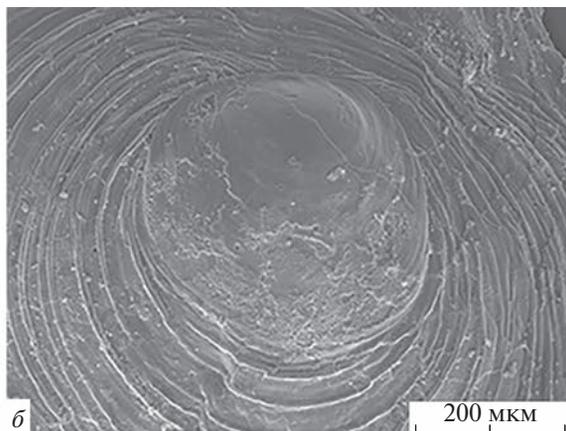
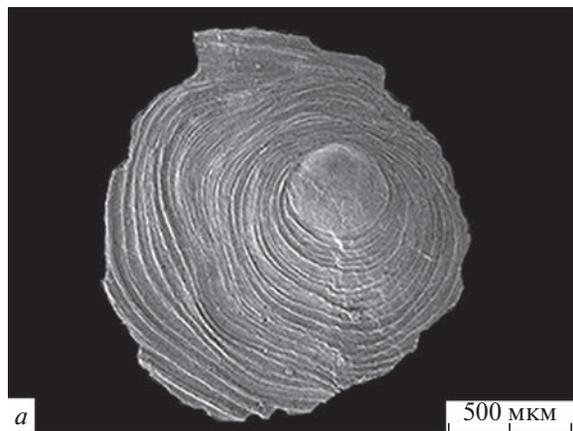
Рис. 2. Стратиграфическая колонка нижнефаменских отложений в районе м. Казантип, в юго-западной части о-ва Бельковский архипелага Новосибирские о-ва.

льямсом и Л. Холмером (Williams, Holmer, 1992) и Вильямсом (Williams, 2003).

Несмотря на характерные признаки наружного строения, рельефные линии роста и специфический микроорнамент на створках, не представляется возможным выделение самостоятельного вида вследствие недостаточного материала. Три

вида рода *Orbiculoidea*, в том числе *O. magnifica* Mergl, 2001, описаны из девонских отложений Богемии (Mergl, 2001). Микроструктура раковины и особенности микрорельефа описаны у *O. magnifica* из нижнедевонских отложений, лоховского яруса из Тимано-Печорской впадины (Смирнова и др., 2019).

Рис. 3. *Orbiculoidea* sp., экз. ПИН, № 5865/1, спинная створка: *a* – почти целая спинная створка с грубыми линиями роста, протегулюм и брефическая раковина четкие; *b* – макушечная часть, четкие границы протегулюма и брефической раковины, брефическая раковина четко отделяется от взрослой части створки; *в* – задний край протегулюма с неглубокой выемкой; *г* – тонко гранулированная структура протегулюма; *д* – микропористая поверхность на выемке протегулюма; *e* – вторичный слой взрослой раковины с бакулятным прослоем в местах разрушения брефической раковины; *ж* – увеличенный фрагмент предыдущего рисунка с бакулятным прослоем; *з* – участок поверхности с линиями роста, образованными путем вклинивания; Новосибирские о-ва, юго-западная часть о-ва Бельковский, м. Казантип; верхний девон, нижнефаменский подъярус.



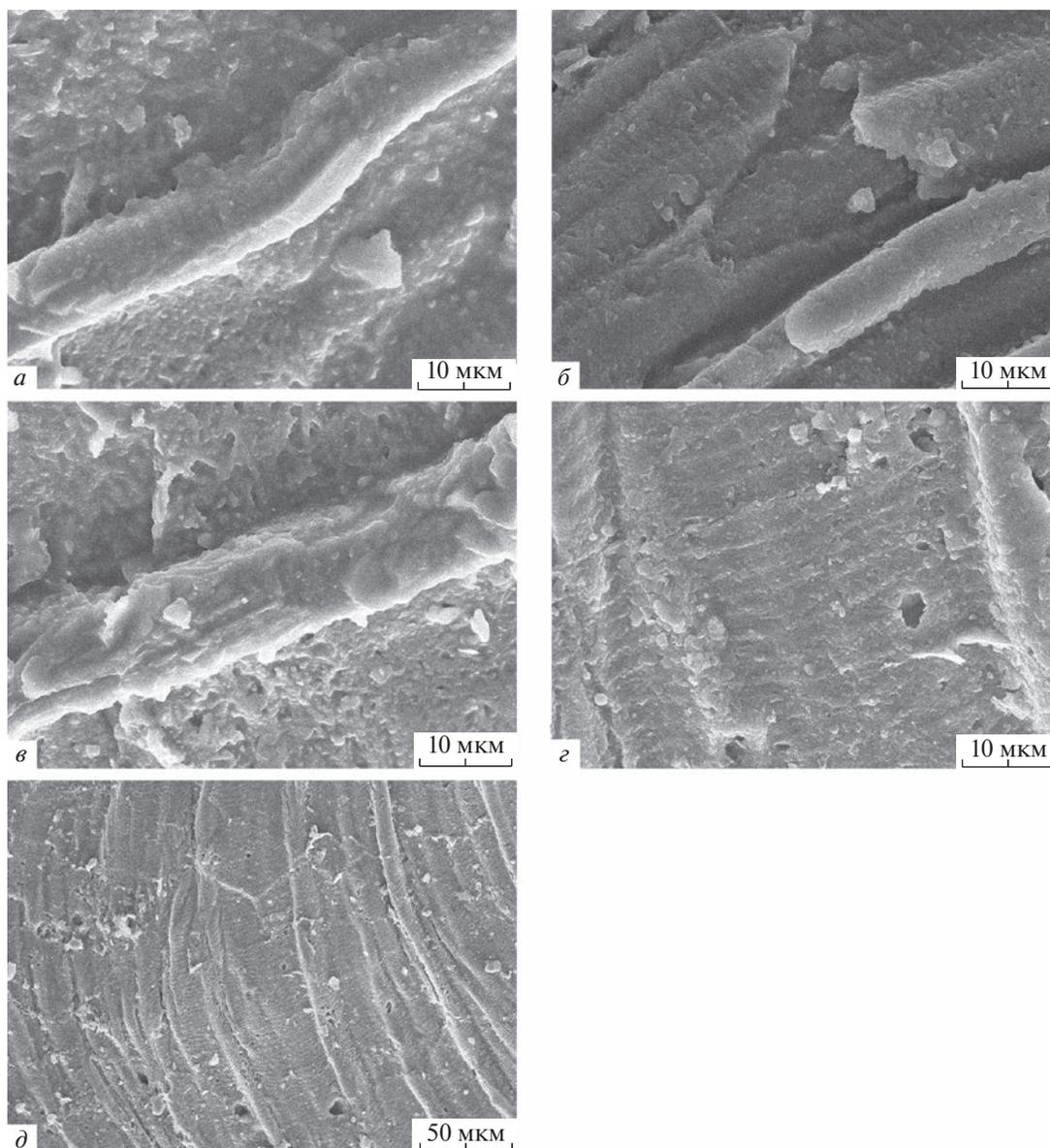


Рис. 4. *Orbiculoidea* sp., экз. ПИН, № 5865/1, спинная створка: *a* – линии роста с округлым сечением; *б* – тонко гранулированная структура линий роста, имеющих округлое сечение; *в* – бакулятные прослои и отдельные участки тонко гранулированных структур под плотным первичным слоем по обе стороны от линии роста; *г* – тонкая радиальная штриховка на взрослой части створки; *д* – непрерывная радиальная штриховка пересекает всю поверхность взрослой раковины с линиями роста; Новосибирские о-ва, юго-западная часть о-ва Бельковский, м. Казантип; верхний девон, нижефаменский подъярус.

К Л А С С LINGULATA

НА Д С Е М Е Й С Т В О D I S C I N O I D E A G R A Y, 1840

СЕМЕЙСТВО TREMATIDAE SCHUCHERT, 1893

Под *Schizobolus* Ulrich, 1886

Schizobolus polonicus Balinski et Holmer, 1999

Табл. VII, фиг. 1–8 (см. вклейку)

Schizobolus polonicus: Balinski, Holmer, 1999, с. 340, фиг. 3A–N; 4; 5A–C, E, G.

Г о л о т и п – Ин-т палеобиологии Польской академии наук, № ZPAL Вр 45/5; Польша, Свен-токшиские горы, Яблонна; нижний ордовик, тремадок, деритовый известняк.

О п и с а н и е. Спинная створка имеет округлые очертания; длина створки 800 мкм, ширина 720 мкм. Макушечная часть приближена к заднему краю, не выступает за его пределы (табл. VII, фиг. 1). Протегулюм полусферической формы, имеет диаметр 170 мкм. Поверхность протегулю-

ма плотная, тонко гранулированная, размеры гранул составляют десятые доли микрона. Брефическая раковина правильных округлых очертаний диаметром 400 мкм, отделяется от взрослой части створки валиком шириной 2–3 мкм. На поверхности брефической раковины различается микроорнаментация с тонким сетчатым рисунком, образованным ямками размерами 0.1–0.2 мкм (табл. VII, фиг. 2–4), впервые описанная у этого вида А. Балински и Л. Холмером (Balinski, Holmer, 1999). Сходный характер микроорнамента имеется у современной дисциниды *Pelagodiscus atlanticus* King, 1868.

У взрослой части створки вторичный слой характеризуется переслаиванием плотных слоев, совпадающих с линиями или пластинами роста, и более рыхлых, заполненных гранулами и сферулами слоев между ними (табл. VII, фиг. 5). Наибольшее число линий роста находится в средней части створки; в боковом направлении их количество уменьшается, ближе к макушке число линий роста меньше почти в два раза (табл. VII, фиг. 6). Ширина линий роста увеличивается по направлению к переднему краю, у макушки она составляет 2–3 мкм; в середине створки линии роста замещаются полосами роста. Полосы роста на небольшом расстоянии от брефической раковины имеют ширину 5–6 мкм. Их поверхность очень плотная, уплощенная, тонко гранулированная; размер гранул – доли микрона. У переднего края ширина полос роста достигает 20–35 мкм (табл. VII, фиг. 7). На этом уровне поверхность пластин роста гранулированная с участками тонких пластинок. Пространство между линиями роста имеет ширину от 25 мкм в задней половине створки до нескольких микрон в передней части створки, оно имеет гранулярную структуру с участками тонких пластинок (табл. VII, фиг. 8). Гранулы правильной, округлой формы, имеют размеры 0.3–0.4 мкм. Пластинки разрозненные, неправильной формы, толщиной 0.1–0.15 мкм, размерами 3–5 мкм.

С р а в н е н и е. *S. polonicus* отличается от других видов этого рода наличием короткой и более широкой треугольной выемки для ножки в середине заднего края. От Trematidae gen. et sp. nov. indet. из того же местонахождения (Balinski, Holmer, 1999) – отсутствием грубых линий роста и радиально расположенных мелких ребер.

З а м е ч а н и я. Род *Schizobolus* Ulrich, 1886 был условно отнесен в “Treatise...” (2000) к семейству Trematidae Schuchert, 1893, основным признаком которого является наличие на брефической раковине микроорнаментации из ямок. Основанием для условности отнесения послужило отсутствие такой микроорнаментации у типового вида *S. concentricus* Vanuxem, 1842). Впервые микроорнаментация в виде многочисленных

ямок у этого рода была описана Балински и Холмером (Balinski, Holmer, 1999) у *S. polonicus* из фамена Польши. Была выявлена тонкая, поверхностная скульптура из ямок, частично стертая; размеры каждой ямки не превышали 0.1–0.2 мкм. На нашем материале из фамена Новосибирских о-вов у *S. polonicus* имеется отчетливая микроорнаментация на личиночной раковине. Микроорнаментация из ямок имеет вид очень тонкого прослоя, она стирается легким прикосновением и во многом зависит от способа получения материала. Наличие нескольких экз. *S. polonicus*, имеющих точечную микроорнаментацию, которые были найдены в различных удаленных местонахождениях, может служить аргументом в пользу отнесения этого рода к семейству Trematidae.

М а т е р и а л. Один экз. из фаменных пород точки 2060 района м. Казантип, южной части о-ва Бельковский из архипелага Новосибирские о-ва.

Род *Opatrilkiella* Mergl, 2001

Opatrilkiella minuta Mergl, 2001

Табл. VIII, фиг. 1–8 (см. вклейку)

Opatrilkiella minuta: Mergl, 2001, с. 47, табл. 23, фиг. 1–8; табл. 24, фиг. 1–8.

Г о л о т и п – Национальный музей Праги, № PCZCU 130 (брюшная створка); № PCZCU 124 (спинная створка); Чешская республика, восточная стенка карьера Опатрика; девон, Эйфель, формация Придори, верхняя часть Холина.

О п и с а н и е (рис. 5, а, б). Спинная створка овально-прямоугольных очертаний, с длинным прямым задним краем. В середине заднего края имеется неглубокая выемка. Боковые края в передней половине створки сохранились не полностью (табл. VIII, фиг. 1). Длина створки 1.5 мм, ширина 1 мм. Наружная поверхность с частично разрушенным первичным слоем. Протегулюм прикраевой, невысокий, немного выступающий за край створки, имеет диаметр 480 мкм. Форма протегулюма округло-конусовидная, он нечетко отделен от брефической части створки. Брефическая раковина имеет правильные округлые очертания, отделена от взрослой раковины валиком шириной 4 мкм. Диаметр брефической раковины 700 мкм (табл. VIII, фиг. 2). Микроскульптура протегулюма наблюдается на границе с брефической раковинной на небольших участках – это плотный гранулированный слой, где размеры гранул составляют десятые доли микрона. Микроорнаментация имеет вид сетки, состоящей из ямок, расположенных радиальными рядами (табл. VIII, фиг. 3, 4). Ямки размером 0.1–0.2 мкм. Под гранулированным слоем протегулюма находится бакулятный прослой вторичного слоя взрослой раковины (табл. VIII, фиг. 5). Длина бакулей 1.0–1.5 мкм, толщина отдельной палочки 0.5 мкм. На брефической раковине микроорна-

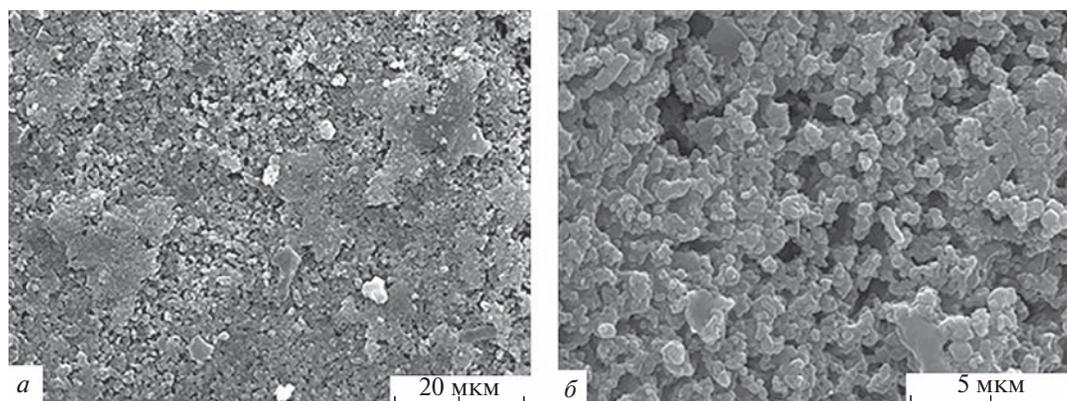


Рис. 5. *Opatrikiella minuta* Mergl, 2001, экз. ПИН, № 5865/2: *a* – наружная поверхность спинной створки, чередование плотных и бакулятных прослоев; *б* – бакулятный прослой; Новосибирские о-ва, м. Казантип, юго-западная часть о-ва Бельковский; фаменский ярус.

ментация сохранилась удовлетворительно на отдельных участках, на границе с протегулюмом (табл. VIII, фиг. 6). Видна сетка, состоящая из радиальных рядов ямок, каждая ямка размером 0.1–0.2 мкм. На остальной части брефической раковины микроорнаментация слабо выражена или не сохранилась. Поверхность брефической раковины, как и на протегулюме, тонко гранулированная, с гранулами размерами 0.1–0.2 мкм. Микроструктура взрослой раковины: характерно чередование прослоев тонко гранулированных, гранулированных и прерывистых пластинчатых (табл. VIII, фиг. 7, 8). Тонко гранулированные прослои совпадают с линиями роста, их средняя ширина 3–4 мкм. Ширина гранулированных прослоев до 15 мкм. На гранулированных прослоях хорошо видна микроорнаментация в виде сетки, состоящей из радиальных рядов ямок, ориентированных перпендикулярно линиям роста. Пластинчатые прослои выходят на поверхность в виде разрозненных пластин, протягивающихся параллельно линиям роста. Различаются отдельные пластины длиной до 17–18 мкм и шириной 7–8 мкм. Под пластинчатым прослоем есть довольно рыхлый бакулятный прослой – вторичный слой взрослой раковины, ширина его выхода до 15 мкм. Бакулятный прослой состоит из бакул; длина отдельной бакулы составляет 1.0–1.3 мкм, толщина 0.3 мкм (рис. 5, *a*, *б*). Разнообразие орнаментации на раковинах хитиново-фосфатных брахиопод, описанных из фаменских отложений Новосибирских о-вов, может быть обусловлено отличающейся у разных представителей природой периостракума и характером деятельности наружной лопасти мантии, продуцирующей первичный слой раковины (Williams, Holmer, 1992).

С р а в н е н и е. *O. minuta* Mergl, 2001 отличается от *O. sp. A* Mergl, 2001 и *O. sp. B* Mergl, 2001 вы-

тянутой формой раковины, короткими створками, узкой псевдоареей.

М а т е р и а л. Два экз. из фаменских пород точки 2060 района м. Казантип, южной части о-ва Бельковский из архипелага Новосибирские о-ва.

Колл. № 5865 хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН). Структура раковинного вещества изучалась с использованием электронного сканирующего микроскопа TESCAN VEGA ПХМУ (TESCAN) в ПИН РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Смирнова Т.Н., Гатовский Ю.А., Жегалло Е.А.* Орнаментация и микроструктура раковины *Orbiculoidea magnifica* Mergl (Brachiopoda, Lingulida) из нижнего девона Тимано-Печорской впадины // Палеонтол. журн. 2019. № 3. С. 59–65.
- Balinski A., Holmer L.* The Late Devonian trematid lingulate brachiopods from Poland // Acta Palaeontol. Pol. 1999. V. 44. № 3. P. 335–346.
- Mergl M.* Lingulate brachiopods of the Silurian and Devonian of the Barrandian (Bohemia Czech Republic) // Acta Mus. Natl. Praga. 2001. V. 57. № 1–2. 49 p.
- Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H. Brachiopoda. Revised. V. 2. Lawrence: Univ. Kansas Press, 2000. 423 p.
- Williams A.* Microscopic imprints on the juvenile shells on the Palaeozoic linguliform brachiopods // Palaeontology. 2003. V. 45. № 1. P. 67–92.
- Williams A., Holmer L.* Ornamentation and shell structure of acrotretoid brachiopods // Palaeontology. 1992. V. 35. P. 657–692.

Объяснение к таблице VII

Фиг. 1–8. *Schizobolus polonicus* Balinski et Holmer, 1999, экз. ПИН, № 5865/3, спинная створка: 1 – общий вид, створка правильной округлой формы, протегулюм и брэфическая раковина четко выделяются в рельефе, приближены к задней части створки; 2, 3 – поверхность брэфической раковины с тонким сетчатым рисунком; 4 – увеличенный фрагмент фиг. 3; 5 – склон створки с переслаиванием плотных и рыхлых слоев; 6 – макушечная часть створки с началом линий роста; 7 – передний край с широкими линиями роста; 8 – участок поверхности между линиями роста, сферулитовый с прослоями тонких пластинок; Новосибирские о-ва, юго-западная часть о-ва Бельковский, м. Казантип; верхний девон, нижнефаменский подъярус.

Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1–8. *Opatrilkiella minuta* Mergl, 2001, экз. ПИН, № 5865/2, спинная створка: 1 – наружное строение; 2 – задний край, протегулюм и брэфическая раковина; 3 – протегулюм с микроорнаментацией, мелкие ямки расположены параллельными рядами; 4 – протегулюм с микроорнаментацией, фрагмент; 5 – протегулюм, под ним участок бакулятного прослоя вторичного слоя взрослой раковины; 6 – брэфическая раковина, сетчатая микроорнаментация на границе с протегулюмом; 7 – взрослая часть створки, участки с пластинчатой скульптурой (в левом нижнем углу), плотным прослоем вторичного слоя и бакулятными прослоями в правом нижнем углу; 8 – поверхность взрослой части створки, чередование прослоев тонко гранулированных, гранулированных и прерывистых пластинчатых; Новосибирские о-ва, м. Казантип, юго-западная часть о-ва Бельковский; верхний девон, фаменский ярус.

Shell Microstructure and Microornamentation of the Three Lingulate Genera of the Families Discinidae and Trematidae from the Famennian of Novosibirsk Islands

T. N. Smirnova¹, Yu. A. Gatovsky¹, E. A. Zhegallo²

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

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

The organophosphatic brachiopod assemblage from the Famennian deposits of Novosibirsk Islands was described firstly. There is the new information of shell microstructure of the genus *Opatrilkiella*. It is supplemented information about microornamentation of genera *Orbiculoidea* and *Schizobolus*.

Keywords: Discinidae, Trematidae, shell microornamentation, microstructure, Novosibirsk Islands

УДК 551.732.3(565.2)

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *ORYCTOCEPHALUS* WALCOTT ИЗ СРЕДНЕГО КЕМБРИЯ СИБИРСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

© 2023 г. И. В. Коровников^{a, b, *}

^aИнститут нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск, 630090 Россия

^bНовосибирский государственный университет, Новосибирск, 630090 Россия

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

Поступила в редакцию 12.01.2023 г.

После доработки 09.03.2023 г.

Принята к публикации 09.03.2023 г.

Описано два новых вида трилобитов рода *Oryctocephalus* Walcott, 1886 из амгинского яруса среднего кембрия Сибирской платформы: *O. doliiformis* sp. nov. и *O. molodoensis* sp. nov., найденные в средней части куонамской свиты в разрезах на реках Молодо и Муна.

Ключевые слова: трилобиты, средний кембрий, куонамская свита, Сибирская платформа

DOI: 10.31857/S0031031X23040062, **EDN:** ONATSQ

ВВЕДЕНИЕ

Трилобиты рода *Oryctocephalus* Walcott, 1886 распространены в низах среднего кембрия многих регионов мира. Их находки отмечены в Северной Америке (Sundberg, McCollum, 2003), в Гренландии (Blaker, Peel, 1997), на юге Китая (Yuan et al., 2002 и др.), в Индии (Reed, 1910; Hughes, 2016), в Северной Корее (Saito, 1934; Resser, 1938), в Австралии (Shergold, 1969). Всего описано более 20 видов. Из амгинского яруса среднего кембрия Сибирской платформы было описано пять видов: *O. reynoldsiformis* Lermontova, 1940, *O. vicinus* N. Tchern., 1962, *O. limbatus* N. Tchern., 1962, *O. reticulatus* (Lermontova, 1940) и *O. granulosus* Shabanov et Korovnikov, 2008 (Лермонтова, 1940; Чернышева, 1962; Коровников, Шабанов, 2008). Их многочисленные находки приурочены, в основном, к средней части куонамской свиты, распространенной на востоке платформы. При изучении коллекций трилобитов из разрезов куонамской свиты с рек Молодо и Муна были обнаружены представители рода *Oryctocephalus*, которые несут морфологические признаки, отличающие их от известных видов. Наличие этих признаков позволило описать два новых вида, *O. doliiformis* sp. nov. и *O. molodoensis* sp. nov. Новые виды уточняют морфологическое разнообразие значимого для стратиграфии среднего кембрия рода *Oryctocephalus* Walcott, 1886.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Новые виды найдены в коллекциях трилобитов, собранных в разрезах рек Молодо и Муна

(Сибирская платформа) (рис. 1). Их остатки представлены разрозненными частями панцирей. По большей части это кранидии, в общей сложности их более трех десятков. В меньшей степени представлены другие части панциря: пигидии, гипостомы, подвижные щеки. Хотя находки этих частей сделаны совместно с кранидиями, их отнесение к новым видам условно. Дело в том, что часто с новыми видами в образцах присутствуют уже известные виды рода *Oryctocephalus*, такие как *O. vicinus*, *O. reticulatus* и *O. granulosus*, которые имеют сходные по морфологическим признакам указанные выше части панциря. Однако, такие элементы, как гипостомы, кранидии, подвижные щеки, показанные на табл. IX (см. вклейку), с долей условности отнесены к новым видам в силу того, что они располагаются в образцах в непосредственной близости от кранидиев новых видов.

Коллекция из куонамской свиты на р. Молодо была собрана автором в ходе международной полевой экскурсии в 2008 г. Ранее, в 2005 и 2006 гг., в ходе подготовки разреза к международной экскурсии, трилобиты из этого разреза были отобраны сотрудником Сибирского научно-исследовательского ин-та геологии, геофизики и минерального сырья (СНИИГГиМС, г. Новосибирск) Ю.Я. Шабановым. Описание этого разреза и комплексов трилобитов были опубликованы ранее (Коровников, Шабанов, 2008; Шабанов и др., 2008). Разрез расположен в среднем течении р. Молодо (левый приток р. Лены). Автор проводил монографическое изучение этих коллекций. Экземпляры новых видов были также обнаруже-

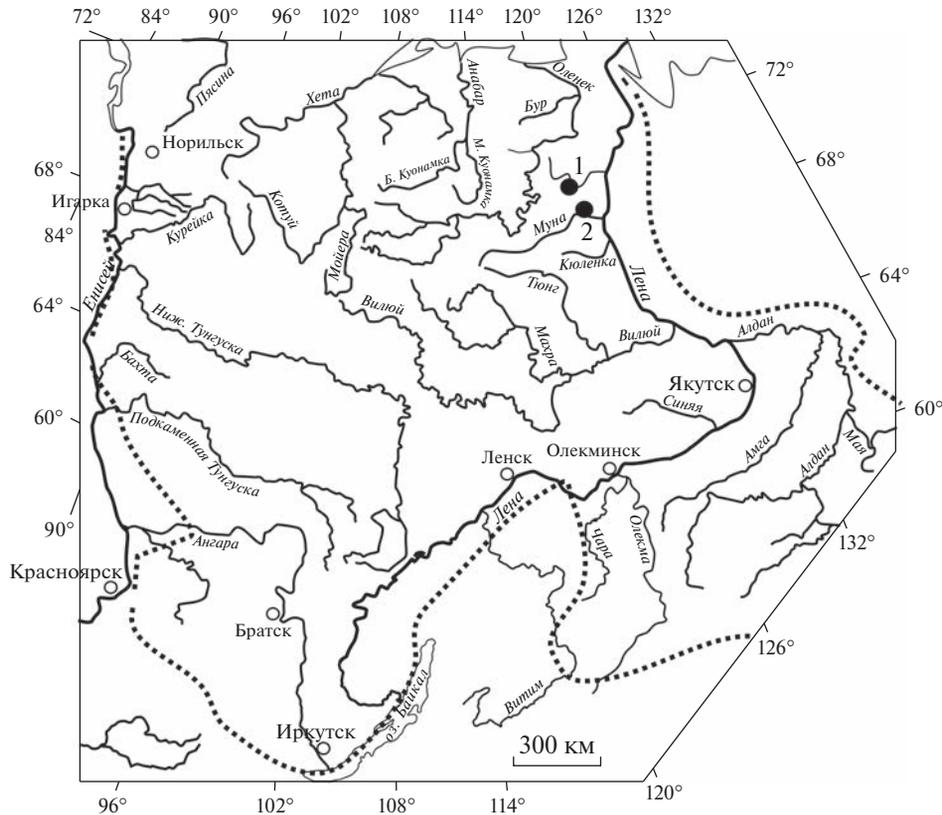


Рис. 1. Места расположения находок новых видов трилобитов: 1 – р. Молодо, 2 – р. Муна. Пунктирной линией показана граница Сибирской платформы.

ны в коллекции трилобитов из разреза куонамской свиты на р. Муна (левый приток р. Лена). Данная коллекция была предоставлена автору для изучения Ю.Я. Шабановым. Описанная коллекция трилобитов из разреза на р. Молодо хранится в Центре Коллективного Пользования “Геохрон” (г. Новосибирск), колл. № 2117. Экземпляры трилобитов из разреза на р. Муна хранятся в СНИ-ИГГиМСе, колл. № 65–1–1а*.

При описании использовалась систематика, представленная в “Treatise...” (1997). Описание проведено в соответствии с рекомендациями, указанными в “Словаре морфологических терминов...” (Чернышева и др., 1982). Изучение трилобитов проводилось с использованием светового микроскопа Zeiss Stemi 508. Снимки сделаны с помощью цифровой камеры AxioCam 105 color (данное оборудование приобретено Ин-том нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН (ИНГГ СО РАН) в рамках Программы обновления приборной базы).

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ НОВЫХ ВИДОВ

Описываемые трилобиты найдены в разрезе куонамской свиты на рр. Молодо и Муна (левые

притоки р. Лена). В разрезе на р. Молодо оба вида встречаются в 32.7 м от подошвы свиты. В публикации Шабанов и др. (2008; пачка 5, слой 17, обр. 31, 32) уровень находок в разрезе представлен кремнисто-карбонатно-глинистым темно-серым, тонкоплитчатым слоем мощностью 0.7–0.8 м. Богатый и разнообразный комплекс трилобитов обнаружен в нижней половине слоя. Совместно с новыми видами здесь встречаются *Elrathia alexandrovi*, *Kounamkites insientus*, *Oryctocephalus reticulatus*, *O. vicinus*, *Peronopsis recta* и др. В верхней части слоя найдены трилобиты *Triplagnostus gibbus*. Эти находки указывают на то, что новые виды встречаются в верхах зоны *Kounamkites* амгинского яруса среднего кембрия (рис. 2).

В разрезе на р. Муна новые виды найдены в 14.4 м от кровли свиты. Совместно с ними присутствуют *Kounamkites* sp., *Oryctocephalus reticulatus*, *O. reinoldiformis*, *Peronopsis recta*, *P. aff. integra*, *Paradoxides* sp. и др. (Пельман, 1982; верхняя часть пачки II). Комплекс трилобитов указывает на зону *Kounamkites* амгинского яруса среднего кембрия. По опубликованным данным, мощность зоны *Kounamkites* в разрезе на реке Муна составляет 6.9 м (Пельман, 1982). Находки приурочены к средней части этого интервала, при-

мерно на уровне 2.5–2.7 м от подошвы зоны (рис. 2).

Таким образом, можно отметить, что находки новых видов рода *Oryctocephalus* в обоих разрезах приурочены к зоне *Kounamkites* амгинского яруса среднего кембрия, причем к ее средней и верхней частям. Зона *Kounamkites* в Общей стратиграфической шкале (ОСШ) России является второй зоной амгинского яруса среднего кембрия. По мнению автора, подошва этой зоны сопоставляется с подошвой вулиуанского яруса Международной стратиграфической шкалы (МСШ) (рис. 2).

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

К Л А С С TRILOBITA

О Т Р Я Д CORYNEXOCHIDA

СЕМЕЙСТВО ORYCTOCEPHALIDAE ВЕЕСНЕР, 1897

Род *Oryctocephalus* Walcott, 1886

Oryctocephalus doliiformis Korovnikov, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 1–8

Oryctocephalus sp. 2: Коровников, 2018, с. 84, табл. 17, фиг. 1–5.

Название вида *doliiformis* лат. – бочонковидный, из-за формы глабели.

Голотип – СНИИГГиМС, № 65–1–1а*/4, кранидий; Сибирская платформа, р. Молодо; средний кембрий, амгинский ярус, зона *Kounamkites*, куонамская свита (табл. IX, фиг. 4).

Описание (рис. 3, а). Передний край трапециевидного кранидия слабо выгнут вперед, задний – прямой (рис. 3, а). Глабель большая, субцилиндрическая, опирается в валикообразную переднюю краевую кайму притупленным передним краем. Глабель субцилиндрическая, расширяющаяся в средней части. Длина глабели около 4 мм, ширина от 2 до 2.5 мм в средней части. Наблюдаются четыре пары глабельных борозд в виде слегка вытянутых ямок, последняя пара соединена трансглабельной бороздой, передняя в виде округлых мелких ямок. Обособлена глабель узкими, четкими спинными бороздами, на боках на уровнях глабельных ямок наблюдаются небольшие пережимы, которые иногда проявляются не у каждой пары ямок.

Уплощенные неподвижные щеки имеют среднюю ширину. Слабо изогнутые глазные крышки переходят в длинные глазные валики, отделены от них слабо заметным пережимом. Узкое затылочное кольцо обособлено мелкой узкой затылочной бороздой с углублениями на концах, похожими на глабельные ямки. Валикообразная передняя краевая кайма неширокая. Фронтальное поле имеет вид узких, немного выпуклых площадок, и развито только в переднебоковых частях кранидия. Короткие передние ветви лицевых швов сходятся и плавно загибаются внутрь, а

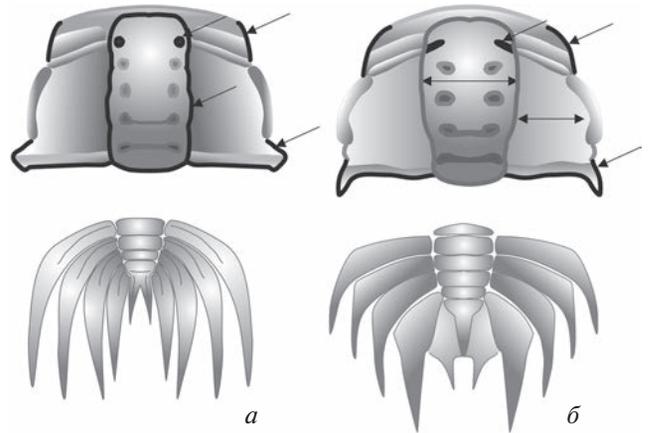


Рис. 3. Схематическое изображение кранидиев и пигидиев новых видов трилобитов. Черными линиями и стрелками показаны морфологические элементы, которые отличают их от известных близкородственных видов (см. объяснения в тексте): а – *Oryctocephalus doliiformis* sp. nov., б – *O. molodoensis* sp. nov.

задние ветви короткие, расходящиеся. Глубокая задняя краевая борозда довольно широкая. Подвижные щеки узкие, слабо выпуклые. Передняя краевая кайма в пределах подвижных щек немного расширяется к задней части и переходит в короткие притупленные шипы, направленные назад. Гипостома овальной формы. Передняя доля срединной части выпуклая. Задняя доля срединной части имеет вид узкого выпуклого валика.

Пигидий с широким сужающимся назад рахисом. Рахис разделен на четыре сегмента и поставила лопасть, которая имеет две продольные бороздки и раздваивается на конце. Сегменты рахиса обособлены друг от друга глубокими бороздами. Плевральные сегменты пиgidия имеют вид длинных уплощенных шипов, оттянутых назад. Каждый из четырех плевральных сегментов имеет глубокую продольную борозду, идущую до середины длины сегмента.

Размеры. Длина кранидия от 5 до 7 мм, ширина от 8 до 9 мм; длина пиgidия 6 мм, ширина – 8 мм.

Сравнение. Наиболее близок по морфологии к *O. reticulatus* (Lermontova, 1940) (Лермонтова, 1940, табл. XLII, фиг. 3а, в), отличается менее оттянутыми назад задними углами неподвижных щек; формой глабели с расширяющейся средней частью и четырьмя парами глабельных ямок (у *O. reticulatus* первая пара глабельных борозд в виде коротких насечек); более короткими шипиками задних углов кранидия; более короткими передними лицевыми швами (рис. 3, а).

От *O. indicus* (Reed, 1910) (Reed, 1910, с. 9, табл. 1, фиг. 15) описываемый вид отличается формой и сегментацией глабели. *O. doliiformis* имеет глабель, расширяющуюся в средней части, и глабе-

лярные борозды в виде округлых ямок; задняя пара ямок соединяется трансглабелярной бороздой. У *O. indicus* глабель субцилиндрическая или слабо суживается вперед, две задние трансглабелярные борозды.

Этими же признаками новый вид отличается от других близкородственных видов.

Распространение. Восточная часть Сибирской платформы; средний кембрий, амгинский ярус, зона Kounamkites.

Материал. 26 кранидиев, семь пигидиев хорошей сохранности с востока Сибирской платформы; средний кембрий, амгинский ярус, зона Kounamkites (верхи), куонамская свита: р. Молодо, пачка 5, слой 17, обр. 31, 32; р. Муна, пачка 2, обр. 65–1–1а*.

Oryctocephalus molodoensis Korovnikov, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 9–15

Oryctocephalus sp. 1: Коровников, 2018, с. 84, табл. 17, фиг. 6–9.

Название вида — по местонахождению на р. Молодо.

Голотип — СНИИГГиМС, № 65–1–1а*/6, кранидий; Сибирская платформа, р. Молодо; средний кембрий, амгинский ярус, зона Kounamkites, куонамская свита (табл. IX, фиг. 11).

Описание (рис. 3, б). Кранидий трапециевидных очертаний, с выгнутым вперед передним краем и прямым задним (рис. 3, б). Большая глабель с субцилиндрическими очертаниями расширяется вперед и передним концом упирается в плоскую переднюю краевую кайму; некоторые экземпляры имеют небольшую вогнутость на переднем конце, а также пережим у нижнего конца глабели в районе последней пары глабелярных ямок. Длина глабели около 5 мм, ширина в средней части от 2 до 2.5 мм. Обособляется четкими, узкими спинными бороздами. Имеются четыре пары глабелярных борозд, первая из них в виде узких, глубоких бороздок, расположенных в районе окончаний глазных валиков. Остальные три пары имеют вид округлых ямок, последняя из них соединена трансглабелярной бороздой. Плоские неподвижные щеки средней ширины. Слабоизогнутые глазные крышки сливаются с узкими глазными валиками. Выгнутая вперед передняя краевая кайма имеет вид довольно широкого уплощенного валика. Узкое затылочное кольцо с маленьким срединным бугорком и обособлено мелкой и узкой затылочной бороздой. Задняя краевая кайма имеет резко отогнутые назад небольшие короткие шипы на внешних концах. Передние ветви лицевых швов короткие, вертикальные, заггибаются внутрь в пределах передней краевой каймы. Задние лицевые швы короткие, расходящиеся. Подвижные щеки узкие, слабовыпуклые. Передняя краевая кайма в пределах по-

движных щек в виде валика, расширяется к задней части и переходит в острый щечный шип. Гипостома почти округлой формы. Передняя доля срединной части выпуклая, немного суживается назад. Задняя доля срединной части имеет вид узкого выпуклого валика, охватывающего переднюю долю до ее середины.

Пигидий широкий. Рахис суживается к заднему концу, состоит из четырех сегментов и широкой, особенно в средней части, постаксиальной лопасти, которая раздваивается и имеет окончания в виде острых округлых шипов. Сегменты рахиса обособлены мелкими прямыми бороздами. Плевральные части разделены на четыре сегмента. Каждый из них имеет широкую срединную борозду, протягивающуюся почти до конца сегмента. Оканчиваются сегменты длинными, округлыми, острыми шипами, оттянутыми назад.

Размеры. Длина кранидия 6–7 мм, ширина 6–7 мм; длина пигидия 5 мм, ширина — 8 мм.

Сравнение. Описываемый вид наиболее близок к *O. reynoldsiformis* (Lermontova, 1940), но отличается менее широкими неподвижными щеками. Также глабель описываемого вида в средней части относительно более широкая. Первая пара глабелярных борозд у нового вида более четкая и глубокая. Кроме этого, у описываемого вида присутствуют короткие острые шипы на внешних концах задней краевой каймы, передние ветви лицевых швов более полого заггибаются внутрь (рис. 3, б).

От *O. indicus* (Reed, 1910) (Reed, 1910, с. 9, табл. 1, фиг. 15) описываемый вид отличается формой и сегментацией глабели. У *O. indicus* глабель субцилиндрическая или слабо суживается вперед, две задние трансглабелярные борозды. У *O. molodoensis* sp. nov. глабель слабо расширяется вперед, имеет одну заднюю трансглабелярную борозду.

Этими же признаками *O. molodoensis* sp. nov. отличается от других близкородственных видов.

Распространение. Восточная часть Сибирской платформы; средний кембрий, амгинский ярус, зона Kounamkites.

Материал. 10 кранидиев и три пигидия хорошей сохранности с востока Сибирской платформы; средний кембрий, амгинский ярус, зона Kounamkites (верхи), куонамская свита: р. Молодо, пачка 5, слой 17, обр. 31, 32; р. Муна, пачка 2, обр. 65–1–1а*.

Работа выполнена в рамках госзадания РАН по Фундаментальным научным исследованиям, проект FW ZZ-2022-0003. Автор благодарит Е.Б. Наймарк (ПИН РАН) и И.Я. Гогина (ВСЕГЕИ) за полезные замечания и рекомендации, которые позволили улучшить текст статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Коровников И.В. Динамика развития трилобитов нижнего и низов среднего кембрия востока Сибирской платформы. Семейства Protolenidae и Oryctocephalidae. Новосибирск: ИНГГ, 2018. 113 с.

Коровников И.В., Шабанов Ю.Я. Трилобиты пограничных отложений нижнего и среднего кембрия стратотипического разреза на р. Молодо (восток Сибирской платформы) // Разрезы кембрия Сибирской платформы – кандидаты в стратотипы подразделений Международной стратиграфической шкалы (стратиграфия и палеонтология). Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. С. 71–104.

Лермонтова Е.В. Описание трилобитов // Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. М: Госгеол-издат, 1940. С. 112–157.

Пельман Ю.Л. Среднекембрийские беззамковые брахиоподы реки Муны (Лена, нижнее течение) // Биостратиграфия и палеонтология нижнего и среднего кембрия Северной Азии. М.: Наука, 1982. С. 115–128.

Чернышева Н. Е. Кембрийские трилобиты семейства Oryctocephalidae // Проблемы нефтегазоносности Советской Арктики. Палеонтология и биостратиграфия. Л.: Изд-во нефтяной и горно-топливной лит-ры, 1962. С. 3–64.

Чернышева Н.Е., Суворова Н.П., Левицкий Е.С. и др. Словарь морфологических терминов и схема описания трилобитов. М.: Наука, 1982. 60 с.

Шабанов Ю.Я., Коровников И.В., Переладов В.С. и др. Разрез куонамской свиты на р. Молодо – кандидат глобального стратотипа нижней границы среднего кембрия (восток Сибирской платформы) // Разрезы

кембрия Сибирской платформы – кандидаты в стратотипы подразделений международной стратиграфической шкалы (стратиграфия и палеонтология). Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. С. 59–70.

Blaker M.R., Peel J.S. Lower Cambrian trilobites from North Greenland // Medd. Groøland, Geosci. 1997. № 35. 145 p.

Hughes N.C. The Cambrian palaeontological record of the Indian subcontinent // Earth-Sci. Rev. 2016. V. 159. P. 428–461.

Reed F.R.C. The Cambrian fossils of Spiti // Mem. Geol. Surv. India. 1910. Ser. 15. № 7. P. 1–70.

Resser C.E. Four contribution to nomenclature of Cambrian trilobites // Smithson. Misc. Coll. 1938. V. 97. № 10. P. 1–43.

Saito K. Older Cambrian Trilobita and Conchostraca from northwestern Korea // Jpn. J. Geol. Geogr. 1934. V. 11. № 3–4. P. 211–237.

Shergold J.H. Oryctocephalidae (Trilobita: Middle Cambrian) of Australia // Bull. Bureau Miner. Res., Geol. Geophys. 1969. № 104. P. 1–66.

Sundberg F.A., McCollum L.B. Trilobites of the Lower Middle Cambrian Poliella delicate biozone (new) of Southeastern Nevada // J. Paleontol. 2003. V. 77. № 2. P. 331–359.

Treatise on invertebrate paleontology. Part O. Arthropoda 1 / Ed. Kaesler R.L. Lawrence, Kansas: Univ. Kansas Press, 1997. 530 p.

Yuan J.L., Zhao Y.L., Li Y., Huang Y.Z. Trilobite fauna of the Kaili Formation (Uppermost Lower Cambrian – Lower Middle Cambrian) from southeastern Guizhou, South China. Shanghai: Shanghai Sci. and Technology Press, 2002. 423 p. [In Chinese with English summary].

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–8. *Oryctocephalus doliiformis* sp. nov.: 1, 2, 4, 5 – экз. СНИИГГиМС, №№ 65–1–1а*/1, 2, 4 (голотип), 5, кранидии; 3 – экз. СНИИГГиМС, № 65–1–1а*/3, пигидий; р. Муна; средний кембрий, зона Kouanamkites, куонамская свита, обр. 65–1–1*; 6 – экз. Геохрон, № 2117/1, кранидий и гипостомы; 7, 8 – экз. Геохрон, №№ 2117/ 2, 3, кранидии; р. Молодо; средний кембрий, зона Kouanamkites, куонамская свита, обр. 31.

Фиг. 9–15. *Oryctocephalus molodoensis* sp. nov.: 9 – экз. Геохрон, № 2117/4, кранидий; 10 – экз. Геохрон, № 2117/5, кранидий, гипостомы, подвижная щека; р. Молодо; средний кембрий, зона Kouanamkites, куонамская свита, обр. 32; 11 (голотип), 12 – экз. СНИИГГиМС, №№ 65–1–1а*/6, 7, кранидии; 13 – экз. СНИИГГиМС, № 65–1–1а*/8, подвижная щека; 14 – экз. СНИИГГиМС, № 65–1–1а*/9, пигидий; р. Муна; средний кембрий, зона Kouanamkites, куонамская свита, обр. 65–1–1*; 15 – экз. Геохрон, № 2117/6, пигидий; р. Молодо; средний кембрий, зона Kouanamkites, куонамская свита, обр. 31.

New Species of the Genus *Oryctocephalus* Walcott from the Middle Cambrian of the Siberian Platform

I. V. Korovnikov^{1, 2}

¹*Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics, Siberian Branch, Russian Academy of Science, Novosibirsk, 630090 Russia*

²*Novosibirsk State University, Novosibirsk, 630090 Russia*

Two new species of trilobites of the *Oryctocephalus* Walcott, 1886 from the Amgan Stage of the Middle Cambrian of the Siberian Platform were described: *Oryctocephalus doliiformis* sp. nov. and *O. molodoensis* sp. nov. which were found in the middle part of the Kuonamka Formation in the Molodo and Muna Rivers sections.

Keywords: trilobites, Middle Cambrian, Kuonamka Formation, Siberian platform

УДК 565:735.761.2/3(575.2)

ОБЗОР ТРИАСОВЫХ ВЕСНЯНОК (INSECTA: PERLIDA = PLECOPTERA) С ОПИСАНИЕМ НОВОГО РОДА И ВИДА В СЕМЕЙСТВЕ PERLARIOPSEIDAE ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ДЖАЙЛОУЧО, КИРГИЗИЯ

© 2023 г. Н. Д. Синиченкова*

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

*e-mail: nina_sin@mail.ru

Поступила в редакцию 07.12.2022 г.

После доработки 07.02.2023 г.

Принята к публикации 07.02.2023 г.

К настоящему времени триасовые веснянки описаны как из Южного (Австралия, Аргентина, Южная Африка), так и Северного (Украина, Казахстан, Киргизия, Китай) полушария. Раннетриасовые веснянки не найдены, а из среднего и позднего триаса известно 28 видов 16 родов из шести семейств. Описан новый род и вид *Triassonemoura ficteramosa* gen. et sp. nov. семейства Perlariopseidae из местонахождения Джайлоучо в Киргизии, отложения мадыгенской свиты которого датируются средним–верхним триасом.

Ключевые слова: Insecta, Plecoptera, средний–верхний триас, новый таксон

DOI: 10.31857/S0031031X23040128, **EDN:** OHQOZO

Несмотря на то, что триасовый период является ключевым для насекомых вообще и для веснянок в частности, до сих пор число изученных триасовых местонахождений значительно меньше, чем пермских, юрских или меловых.

В раннем триасе веснянки неизвестны, все находки приходится на средний и поздний триас. Насчитывается всего восемь местонахождений, в которых разнообразие веснянок низко, поскольку почти везде они встречаются в единичных экземплярах. Исключение составляет местонахождение Джайлоучо, откуда описано 14 видов, в т.ч. новый вид, описываемый в этой статье. Триасовые веснянки представлены фрагментами нимф и имаго, но зачастую плохой сохранности, что объясняется особенностями обитания и захоронения веснянок. Большая часть веснянок обитала в текучих водоемах, и к месту захоронения они были доставлены водными потоками в составе аллохтонного комплекса; в результате транспортировки тела разрушались, часто утрачивались конечности. Количественно остатки имаго, представленные чаще всего изолированными крыльями, значительно преобладают над остатками нимф.

Триасовые веснянки, известные к настоящему времени, принадлежат 28 видам из 16 родов шести семейств. Только два семейства веснянок, Euxenoperlidae Riek, 1976 и Eustheniidae Tillyard, 1921, преодолевают пермо-триасовую границу. Семейства Platyperlidae Sinitshenkova, 1982 и Per-

lariopseidae Sinitshenkova, 1985 впервые в палеонтологической летописи появляются в триасе и процветают в юре. Единственное семейство веснянок, дожившее донныне, Eustheniidae, представлено в триасе только одним видом *Mesonotoperla sinuata* Riek, 1954 (Riek, 1954), тогда как из пермских отложений описан один род (*Stenoperlidium* Tillyard, 1935) из Австралии (Tillyard, 1935) и четыре вида рода *Boreoperlidium* Sinitshenkova, 2013 из европейской части России (Sinitshenkova, 2013, 2018). *M. sinuata* описана по крыльям из средне-триасового местонахождения Бруквэйл (Песчаник Хоксбери недалеко от Сиднея, Новый Южный Уэльс, Австралия). Других надежно определенных современных семейств в триасе не обнаружено, но предполагается, что некоторые из них возникли именно в это время (Letsch et al., 2021).

Euxenoperlidae встречаются в перми Южной Африки и в триасе Южной Африки, Аргентины и Австралии. В перми Южной Африки в отложениях серии Бофорт в местонахождении Муи Ривер известно два рода: монотипный род *Euxenoperlella* Riek, 1976 и три вида *Euxenoperla* Riek, 1973, который найден и в триасе. Из верхнетриасовой формации Молтено местонахождения Бердс Ривер в Южной Африке по фрагменту переднего крыла описана *Euxenoperla clara* Riek, 1976 (Riek, 1976). Интересно отметить, что пермские виды описаны по многочисленным экземплярам, а триасовый вид – по одному остатку. Вероятно, в

триасе палеозойские группы вытеснялись и заменялись новыми. Другой род, *Gondwanoperlidium* Pinto et Purper, 1978, известен только из триаса Южной Америки и Австралии; все виды описаны по единичным экземплярам фрагментов передних крыльев. В среднем–верхнем триасе (верхний ладин–нижний карний) формации Потрерильос (бассейна Качеута в провинции Мендоса, Аргентина) найдено два вида: *G. argentinorum* Pinto et Purper, 1978 и *G. mendozense* Pinto et Purper, 1978, к этому же роду отнесен *G. triassicum* (Riek, 1956) из триасовых отложений серии Ипсвич (Денмарк Хилл, Квинсленд, Австралия) (Riek, 1956; Pinto, Purper, 1978).

Своеобразное монотипное семейство *Platyperlidae* известно только по нимфам, расширенные бедра и голени которых не имеют аналогов среди современных веснянок (Синиченкова, 1982). Вероятно, это семейство возникает в триасе. По единственному остатку нимфы хорошей сохранности описана *Platyperla marquati* Gallego et Sinitshenkova, 2011 из формации Потрерильос в Аргентине (Gallego et al., 2011). Это самая древняя находка семейства и единственная в Южном полушарии. Девять других видов *Platyperla* Br., Redt. et Ganglb., 1889 широко распространены в юре Сибири, Монголии и Китая. В местонахождениях, где они найдены, реконструируются не имеющие аналогов среди современных мелководные гипотрофные старичные озера (Sinichenkova, Zherikhin, 1996).

В Северном полушарии по нимфам триасовые веснянки описаны из Украины, Восточного Казахстана, Киргизии и Китая. Из протопивской свиты (верхний карний–нижний норий) в местонахождении Гаражовка на востоке Украины (Харьковская область, Изюмский район, правый берег р. Берека, притока р. Северский Донец, 3 км севернее дер. Великая Камышеваха) описаны *Siberioperla angulata* Sinitshenkova, 1987 из семейства *Siberioperlidae* Sinitshenkova, 1983 и перломорфная *Berekia neglecta* Sinitshenkova, 1987 неясного семейственного положения. Другой вид нимф сибериоперлид, *S. ovalis* Sinitshenkova, 1987, описан из верхнетриасовой толгойской свиты местонахождения Кендерлык, которое находится в Восточно-Казахстанской области Казахстана (хр. Саул, южный склон хребта Сайкан, долина р. Акколка). Отсюда же описана перломорфная веснянка *Trianguliperla aequalis* Sinitshenkova, 1987 (Синиченкова, 1987).

Только два монотипных рода веснянок известны по нимфам из Китая. Их находки приурочены к верхнетриасовым отложениям на западе и юге страны. *Capitiperla tonicopoda* Lin, 1992 описана в составе токсунской фауны из свиты Хуаншаньцзе в Токсуне (Турфан, Синьцзян, бассейн Турфан-

Хами) (Lin, 1992). Второй вид, *Triassoperla yongrenensis* Lin, 1977, происходит из верхнего триаса в Фуюане, Юньнань (Lin, 1977; Zhang et al., 2021).

Знаменитое и богатое триасовое местонахождение Мадыген находится в отрогах Туркестанского хребта в окрестностях селения Мадыген (25 км к западу от пос. Шураб) в Лейлекском р-не Баткенской обл. Киргизии. Флора и фауна, в т.ч. очень разнообразные и многочисленные насекомые, найдены здесь в мадыгенской свите (ладин–карний), которая в окрестностях Мадыгена обнажается на нескольких площадях, а именно, северной, юго-западной и восточной. Наиболее богато насекомыми обнажение Джайлоучо на северной площади. Подробное описание местонахождения и характеристика его энтомофауны приведены в ряде работ (Щербаков, 2008; Shcherbakov, 2008; Voigt et al., 2017; Сукачева, Синиченкова, 2023).

Из Джайлоучо ранее были описаны по изолированным передним крыльям 13 видов веснянок родов *Dicronemoura* Sinitshenkova, 1985, *Fritaniopsis* Sinitshenkova, 1987, *Tritaniella* Sinitshenkova, 1987, *Cristonemoura* Sinitshenkova, 1987 и *Ramone-moura* Sinitshenkova, 1987 в составе семейства *Perlariopseidae* (Синиченкова, 1987). В новых коллекциях из Джайлоучо, собранных палеоэнтомологическими отрядами Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) в 2006, 2007 и 2009 гг., удалось определить по крыльям ранее описанные виды *D. dira* Sinitshenkova, 1987 (экз. ПИН, №№ 5330/121, 122), *D. acaulis* Sinitshenkova, 1987 (экз. ПИН, № 5330/133), *T. synneura* Sinitshenkova, 1987 (экз. ПИН, №№ 5330/128, 131) и *F. brevicaulis* Sinitshenkova, 1987 (экз. ПИН, № 5330/130). Необычное жилкование крыла на образце ПИН, № 5330/124 позволило выделить новый род и вид *Triassonemoura ficteramosa* sp. nov., описание которого приводится ниже.

На юго-западной площади местонахождения Мадыген в слоях с казахартрами, которые, несомненно, относятся к мадыгенской свите, найден один остаток нимфы, причисленный к виду *Siberioperla ovalis* (паратип ПИН, № 2083/206), остальная типовая серия которого происходит из триаса местонахождения Кендерлык в Восточном Казахстане. По нескольким нимфам с восточной площади Мадыгена был описан вид *Mesoleuctra brachypoda* Sinitshenkova, 1987. Эти виды относятся к семействам *Siberioperlidae* и *Mesoleuctridae*, которые процветали в юрское время. На восточной площади Мадыгена (Саук-Таньга) ископаемые насекомые происходят в основном из выше лежащих юрских свит. Нимфы *M. brachypoda* были собраны в слоях с *Conchostraca*, датированных юрой по палеоботаническим данным (для паратипа ПИН, № 2087/26 это известно точно, для девяти нимф из старых сборов (№№ 2031/22–30),

захоронившихся совместно на одном куске породы, это весьма вероятно), потому последний вид вместе с некоторыми другими таксонами водных насекомых был исключен из списка фауны мадыгенской свиты (Shcherbakov, 2008).

На пермо-триасовой границе произошли наиболее важные события в ранней динамике разнообразия веснянок, соответствующие общему событию массового вымирания, которое сильно повлияло на Plesoptera (Jouault et al., 2022). После вымирания многих палеозойских групп веснянок к концу пермского периода восстановление отряда в триасе шло медленно. В раннем триасе находки веснянок пока неизвестны, и в целом остатков насекомых в отложениях этого времени очень мало. В средне- и верхнетриасовых отложениях по всему миру значительно меньше находок веснянок, чем в пермских местонахождениях. Триасовые виды часто представлены единичными находками, тогда как в перми чаще известны серии экземпляров для разных видов. Не исключено, что в триасе веснянки были менее многочисленными, чем в перми. Несмотря на разрозненные данные по триасу, который остается наименее изученным периодом, и учитывая неполноту палеонтологической летописи такой реофильной группы как веснянки, все же удается заметить некоторые закономерности в развитии отряда.

Отчетливо видно, что триасовая фауна веснянок носит переходный характер от пермской к мезозойской. Как в перми, так и в триасе, по-видимому, сохранялась однородная фауна веснянок по всему миру. О сходстве пермских веснянок Южного и Северного полушария могут свидетельствовать находки в средней и верхней перми европейской части России представителей семейства Eustheniidae: по два вида *Voreoperlidium* найдены в местонахождениях Исады и Костоваты (Sinitshenkova, 2013, 2018). *Stenoperlidium* Tillyard, 1935 из этого семейства описан из верхней перми Австралии (Tillyard, 1935). Для триаса свидетельством однородности фауны можно считать находку *Platyperla* в среднем–верхнем триасе Аргентины. Хотя в триасе Северного полушария платиперлиды не найдены, можно предположить, что они здесь существовали, поскольку многие виды *Platyperla* найдены в юре Лавразии.

Известные данные позволяют предположить, что смена пермской фауны веснянок на триасовую проходила более плавно в Южном полушарии и более резко в Северном. Оба семейства, которые преодолели пермо-триасовую границу, *Euxenoperlidae* и *Eustheniidae*, относящиеся к *Gripopterygothra*, найдены в Южном полушарии. Грипоптеригоморфные доминируют здесь и в современной фауне. В Северном полушарии не известно ни одного семейства, которому удалось преодолеть пермо-триасовую границу. К концу

палеозоя здесь вымирают пермские семейства (*Tshekardoperlidae*, *Perlopseidae*, *Palaeoperlidae*, *Palaeonemouridae*), а в триасе появляются типично мезозойские группы (*Perlariopseidae*, *Platyperlidae*, *Siberioperlidae*). Потомком грипоптеригоморфных в Северном полушарии можно считать вымершее семейство *Siberioperlidae*, возникшее в триасе и дожившее до начала мела. С распадом Пангеи в конце триаса связана дальнейшая диверсификация отряда (Letsch et al., 2021).

В триасе преобладают немуриновые, тогда как перлиновые представлены в основном нимфами неясной семейственной принадлежности (кроме *Platyperla*). В это время у немуриновых возникают тенденции олигомеризации жилкования крыльев, которые приводят к современным формам веснянок. Судя по жилкованию крыльев, пермские *Palaeonemouridae* дали начало триасовым *Perlariopseidae* (Синиченкова, 1987). При переходе от пермских *Palaeonemouridae* к триасовым *Perlariopseidae* происходит сокращение числа поперечных жилок и перестройка систем RS и CuA. У триасовых представителей *Perlariopseidae* отсутствуют поперечные жилки в костальном поле, уменьшается число ветвей RS и CuA. Уже трехветвистый RS встречается реже (*Cristonemoura*, *Ramonemoura*), чем двухветвистый (*Dicronemoura*, *Tritaniella*, *Fritaniopsis*), а CuA чаще сохраняется трехветвистой (*Tritaniella*, *Fritaniopsis*, *Ramonemoura*) и даже многоветвистой (*Cristonemoura*), но встречаются виды с двухветвистой CuA (*Dicronemoura*). Дальнейшая олигомеризация жилкования приводит к двухветвистой (*Dicronemoura*) или простой CuA (*Karanemoura*) у юрских веснянок. Описываемый в статье новый род *Triassonemoura* gen. nov. сочетает как продвинутые черты жилкования (двухветвистый RS), так и примитивные (дополнительная ветвь на SC и деление передней ветви CuA).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изученный материал и голотип нового рода и вида *Triassonemoura ficteramosa* gen. et sp. nov. происходит из триасового местонахождения Джайлоучо и хранится в коллекции ПИН РАН в лаборатории артропод. Образцы были изучены сухими с использованием Leica M165C с цифровой камерой DFC-420. Рисунок сделан с использованием Corel Draw X8 software.

Автор искренне благодарен профессору А.П. Расницыну за важные замечания по рукописи, а также А.С. Башкуеву и Д.Е. Щербакову за ценные сведения о местонахождениях Джайлоучо и Мадыген. Работа поддержана грантом РФФ, проект № 21-14-00284, и выполнена на базе ПИН РАН.

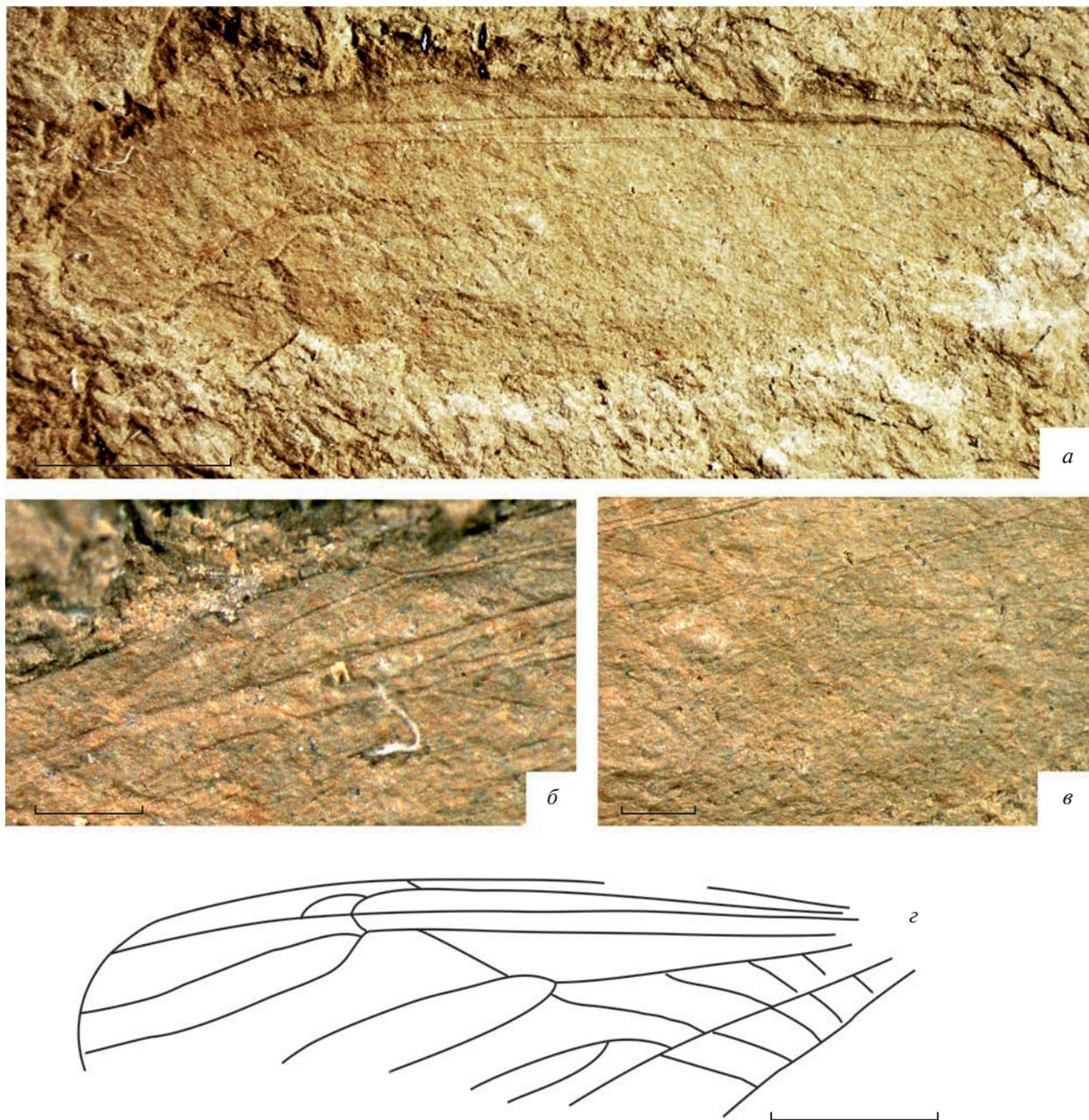


Рис. 1. *Triassonemoura ficteramosa* sp. nov., переднее крыло, голотип ПИН, № 5330/124; местонахождение Джайлоучо, Киргизия, Ошская обл., Баткенский р-н; средний–верхний триас, ладин–карний, мадыгенская свита: *а* – фотография целого крыла; *б* – фрагмент переднего крыла с SC; *в* – фрагмент переднего крыла с M и CuA; *г* – рисунок переднего крыла. Длина масштабной линейки (*а*, *г*) – 2 мм, (*б*, *в*) – 0.5 мм.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТ РЯД PLECOPTERA

СЕМЕЙСТВО PERLARIOPESEIDAE SINITSHENKOVA, 1985

Род *Triassonemoura* Sinitschenkova, gen. nov.

Название рода от триасового периода и рода *Nemoura*.

Типовой вид – *T. ficteramosa* sp. nov. из триаса Киргизии.

Диагноз. Веснянки средних размеров. На передних крыльях SC длинная, от нее отходит вперед дополнительная ветвь. RS длинный, отходит от R недалеко от основания крыла, двуветвистый с очень коротким стебельком. Поперечная $r-rs$ отходит от R почти на уровне вершины SC. M делится почти на середине крыла, CuA трехветвистая, при этом делится ее передняя ветвь.

Видовой состав. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Новый род *Triassonemoura* gen. nov. резко отличается от известных родов *Perlarioseidae* наличием дополнительной ветви на SC и делением передней ветви CuA. У других родов семейства с двуветвистым RS и трехветвистой CuA (*Fritaniopsis*, *Tritaniella*, *Mesotaeniopteryx*) передняя ветвь CuA простая, делится ее задняя ветвь.

Triassonemoura ficteramosa Sinitshenkova, sp. nov.

На з в а н и е вида – *ficte ramosa* *лат.* – при-чудливо ветвящаяся.

Г о л о т и п – ПИН, № 5330/124, прямой и обратный отпечатки почти целого переднего крыла; Киргизия, Ошская обл., Баткенский р-н, местонахождение Джайлоучо; средний–верхний триас, ладин–карний, мадыгенская свита.

О п и с а н и е (рис. 1). На переднем крыле SC длинная, впадает в R в вершинной трети крыла; с–sc короткая косая, отходит от SC значительно базальнее ее вершины. Дополнительные поперечные в костальном поле отсутствуют. Четкая дополнительная плавно изогнутая ветвь отходит от SC вперед и впадает в R значительно дистальнее вершины SC. RS длинный, отходит от R недалеко от основания крыла, делится на две ветви, стебелек RS очень короткий. Поперечная г–rs отходит от R на уровне вершины SC. М делится почти на середине крыла, rs–m отходит от RS на уровне с–sc и впадает в MA заметно дистальнее ее основания, m–cu отходит от MP недалеко от ее основания и впадает в CuA заметно дистальнее ее развилка. CuA трехветвистая, ее передняя ветвь делится недалеко от своего основания, CuP длинная, в медиальном поле не менее четырех поперечных, в кубитальном – не менее пяти. Основание крыла с анальными жилками не сохранилось.

Р а з м е р ы в мм: длина переднего крыла 10.2, наибольшая ширина около 3.4.

М а т е р и а л. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Синиченкова Н.Д.* Систематическое положение юрских веснянок *Mesoleuctra gracilis* Br., Redt., Gangl. и *Platyperla platypoda* Br., Redt., Gangl. и их стратиграфическое распространение // Бюлл. МОИП, отд. геол. 1982. Т. 87. № 4. С. 112–124.
- Синиченкова Н.Д.* Историческое развитие веснянок. М.: Наука, 1987, 143 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 221).
- Сукачева И.Д., Синиченкова Н.Д.* Обзор триасовых ручейников (Insecta: Trichoptera) с описанием новых видов из триаса Киргизии (местонахождение Джайлоучо) // Палеонтол. журн. 2023. № 1. С. 42–48.
- Щербakov Д.Е.* О пермских и триасовых энтомофаунах в связи с биогеографией и пермо-триасовым кризисом // Палеонтол. журн. 2008. № 1. С. 15–32.
- Aristov D.S., Bashkuev A.S., Golubev V.K. et al.* Fossil insects of the Middle and Upper Permian of European Russia // *Paleontol. J.* 2013. V. 47. № 7. P. 641–832.
- Gallego O.F., Rebori L.O., Zavattieri A.M. et al.* The most ancient *Platyperlidae* (Insecta, Perlida = Plecoptera) from early Late Triassic deposits in southern South America // *Ameghiniana*. 2011. V. 48. № 4. P. 447–461.
- Jouault C., Nel A., Legendre F. et al.* Estimating the drivers of diversification of stoneflies through time and the limits of their fossil record // *Insect Syst. & Divers.* 2022. V. 6. № 4. P. 1–14.
<https://doi.org/10.1093/isd/ixac017>
- Letsch H., Simon S., Frandsen P.B. et al.* Combining molecular datasets with strongly heterogeneous taxon coverage enlightens the peculiar biogeographic history of stoneflies (Insecta: Plecoptera) // *Syst. Entomol.* 2021. V. 46. № 4. P. 952–967.
<https://doi.org/10.1111/syen.12505>
- Lin Q.-B.* Fossil insects from Yunnan // *Mesozoic fossils from Yunnan, China. Part 2.* Beijing: Sci. Press, 1977. P. 373–381.
- Lin Q.-B.* Late Triassic insect fauna from Toksun, Xinjiang // *Acta Palaeontol. Sin.* 1992. V. 31. № 3. P. 313–335.
- Pinto I.D., Purper I.* A new genus and two species of plecopteran insects, from the Triassic of Argentina // *Pesquisas em Geociências*. 1978. V. 10. № 1. P. 77–86.
- Riek E.F.* Further Triassic insects from Brookvale, New South Wales (orders Orthoptera Saltatoria, Protorthoptera, Perlaria) // *Rec. Austral. Mus.* 1954. V. 23. № 4. P. 161–168.
<https://doi.org/10.3853/j.0067-1975.23.1954.630>
- Riek E.F.* A re-examination of the mecopteroid and orthopteroide fossils (Insecta) from the Triassic beds at Denmark Hill, Queensland, with description of further specimens // *Austral. J. Zool.* 1956. V. 4. № 1. P. 98–110.
- Riek E.F.* New Upper Permian insects from Natal, South Africa // *Ann. Natal Mus.* 1976. V. 22. № 3. P. 755–789.
- Shcherbakov D.E.* Madygen, Triassic Lagerstätte number one, before and after Sharov // *Alavesia*. 2008. № 2. P. 113–124.
- Sinitshenkova N.D.* A new stonefly assemblage (Insecta: Perlida = Plecoptera) from the Upper Permian deposits of Northern European Russia // *Paleontol. J.* 2013. V. 47. № 7. P. 766–782.
- Sinitshenkova N.D.* New stoneflies of the suborder Perlina Latreille, 1802 (Insecta: Perlida = Plecoptera) from the Middle Permian of the Kostovaty locality in Udmurtia, Russia // *Paleontol. J.* 2018. V. 52. № 13. P. 1583–1592.
- Sinichenkova N.D., Zherikhin V.V.* Mesozoic lacustrine biota: extinction and persistence of communities // *Paleontol. J.* 1996. V. 30. № 6. P. 710–715.
- Tillyard R.J.* Upper Permian insects of New South Wales. Part 5. The order Perlaria or stoneflies // *Proc. Linn. Soc. NSW.* 1935. V. 60. P. 385–391.
- Voigt S., Buchwitz M., Fischer J. et al.* Triassic life in an inland lake basin of the warm-temperate biome – the Madygen Lagerstätte (Southwest Kyrgyzstan, Central Asia) // *Fraser N.C., Sues H.-D.* (Eds.). *Terrestrial conservation Lagerstätten: Windows into the evolution of life on land.* Edinburgh: Dunedin Acad. Press, 2017. P. 65–104.
- Zhang Q., Wang B., Zhang H.* A review of Triassic insects in China // *Geol. Soc. London, Spec. Publ.* 2021. V. 521. P. 45–60.
<https://doi.org/10.1144/SP521-2021-121>

**A Review of the Triassic Stoneflies (Insecta: Perlida = Plecoptera)
with a Description of a New Genus and Species of the Family Perlariopseidae
from the Dzhayloucho Locality, Kyrgyzstan**

N. D. Sinichenkova

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

To date, the Triassic stoneflies have been described from both the Southern (Australia, Argentina, South Africa) and Northern (Ukraine, Kazakhstan, Kyrgyzstan, China) hemispheres. Early Triassic stoneflies have not been found yet, and 28 species of 16 genera from six families are known from the Middle and Late Triassic. A new genus and species *Triassonemoura ficteramosa* gen. et sp. nov. of Perlariopseidae is described from the Dzhayloucho locality in Kyrgyzstan (Madygen Formation, Middle–Upper Triassic).

Keywords: Insecta, stoneflies, Plecoptera, Middle–Upper Triassic, new taxon

УДК 565.7:551.736.3(517)

НОВЫЕ И МАЛОИЗВЕСТНЫЕ PERMOSIALIDAE (INSECTA: PALAEOMANTEIDA) ИЗ ВЕРХНЕЙ ПЕРМИ МОНГОЛИИ И КАЗАХСТАНА И СРЕДНЕГО–ВЕРХНЕГО ТРИАСА КИРГИЗИИ

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

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

^bМузей естественной истории, Лондон, SW7 5BD Великобритания

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

Поступила в редакцию 18.12.2022 г.

После доработки 02.03.2023 г.

Принята к публикации 02.03.2023 г.

Рассмотрен состав семейства Permosialidae (Insecta: Palaeomanteida) из верхней перми Монголии и Казахстана и триаса Киргизии. Из учапиньского местонахождения Бор-Тологой в Южно-Гобийском аймаке Монголии описаны *Permosialis postuma* sp. nov. и *P. virgata* sp. nov. и переописаны *P. mongolica* (Storozhenko, 1992) comb. nov. (=Tolgoptera *mongolica* Storozhenko, 1992) и *Palaeomantopsis nana* (Storozhenko, 1992) comb. nov. (=Tolgoptera *nana* Storozhenko, 1992). Из чансиньского местонахождения Караунгир в Восточно-Казахстанской области Казахстана переописан *Permosialis frivulus* (Storozhenko, 1991). Из среднего или верхнего триаса (ладинский–карнийский ярус, мадыгенская свита) переописан *P. triassicus* Novokshonov et Zhuzhgova, 2004. Установлена новая синонимия: *Permosialis asiatica* Martynova, 1958 = *P. sibirica* Martynova, 1958, syn. nov.

Ключевые слова: ископаемые насекомые, цанхинская свита, майчатская свита, акколканская свита, мадыгенская свита

DOI: 10.31857/S0031031X23040098, **EDN:** OHFZBQ

Местонахождение Бор-Тологой находится в Южно-Гобийском аймаке Монголии и относится к цанхинской свите учапиньского (по <http://www.fossilworks.org/>) яруса верхней перми (“?северодвинский”: Щербаков, 2008). Первые палеомантеиды из Бор-Тологой были описаны как два новых вида нового рода (*Tolgoptera mongolica* Storozhenko, 1992, *T. nana* Storozhenko, 1992) в составе нового семейства *Tolgopteridae*, отнесенного к отряду *Grylloblattida* (Стороженко, 1992). Впоследствии это семейство было сведено в синонимы к *Permosialidae* отряда *Palaeomanteida* (Storozhenko, Novokshonov, 1999). Настоящая реви́зия показывает присутствие в Бор-Тологой двух родов и четырех видов пермосиалид – *Permosialis mongolica* (Storozhenko, 1992), *P. postumus* sp. nov., *P. virgatus* sp. nov. и *Palaeomantopsis nana* (Storozhenko, 1992). *Permosialidae* составляют в Бор-Тологой около 5% остатков, что делает фауну пермосиалид этого местонахождения самой богатой и разнообразной из всех позднепермских, при том, что из-за недостаточной сохранности большую часть материала *Permosialidae* отсюда (32 экз. из 51) не удается определить точнее, чем до семейства.

Материал из Казахстана происходит из Восточно-Казахстанской обл., хребет Саур, правый берег р. Караунгир у устья ручьев Майчат и Ак-Колка; верхняя пермь, чансиньский/вятский

ярус, майчатская и акколканская свиты. Здесь собрано около 550 остатков насекомых (Aristov et al., 2013, с. 796), из которых 30 (5.5%) отнесены к *Permosialidae*. Большая часть последних – это небольшие фрагменты крыльев, поэтому, как и в Бор-Тологой, более или менее уверенно определенных остатков меньшинство. На этом материале С.Ю. Стороженко (1991) в отряде *Grylloblattida* был описан *Sarbalopterodes frivulus* Storozhenko, 1991; позже род был перенесен в *Permosialidae* (Storozhenko, Novokshonov, 1999), а вид отнесен к роду *Permosialis* (Rasnitsyn, Aristov, 2013). Таким образом, и фауна Караунгира оказывается необычно богатой пермосиалидами, хотя и мало разнообразными (один идентифицированный вид). В других верхнепермских местонахождениях пермосиалиды малочисленны. Они описаны из северодвинских (учапиньских) Исад в России и из чансиньского Бельмонта в Австралии. В Исадах *Permosialidae* представлены единственным видом *Epimastax mutovinensis* Rasnitsyn et Aristov, 2013 (Rasnitsyn, Aristov, 2013), а в Бельмонте – единственным видом *Permosialis belmontensis* Riek, 1968 (Riek, 1968). В этих двух местонахождениях пермосиалиды составляют менее одного процента остатков насекомых. Причины сходства фаун Бор-Тологой и Караунгира и их отличий от других позднепермских фаун требуют специального анализа.

Местонахождение Джайлоучо расположено в урочище Джайлоучо в Баткенском р-не Ошской обл. Кыргызстана. Его насекомоносные отложения относятся к мадыгенской свите, датируемой ладинским или карнийским ярусом среднего или позднего триаса, соответственно (Shcherbakov, 2008; Voigt et al., 2017). Здесь собрано около 25 тыс. остатков насекомых (Voigt et al., 2017), из которых только четыре определены как *Permosialidae*. Это единственное триасовое местонахождение, где найдены *Permosialidae*.

Описанный в данной работе материал хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН). Авторы признательны А.Г. Пономаренко (ПИН РАН) и С.Ю. Стороженко (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) за замечания по рукописи. Работа поддержана грантом РФФ № 21-14-00284.

О Т Р Я Д PALAEOMANTEIDA

СЕМЕЙСТВО PERMOSIALIDAE BOLTON, 1925

Род *Permosialis* Martynov, 1928

Permosialis mongolica (Storozhenko, 1992)

Табл. X, фиг. 1–4 (см. вклейку)

Toloptera mongolica: Storozhenko, 1992, с. 126, рис. 4, *a–d*; табл. XXXII, фиг. 2; Storozhenko, Novokshonov, 1999, с. 4, рис. 2.

Permosialis mongolica: Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 691.

Г о л о т и п – ПИН, № 4305/286, прямой и обратный отпечатки неполного переднего крыла; Монголия, Южно-Гобийский аймак, 16 км ЮВ сомона Цогт-Цеций, урочище Бор-Тологой в 20 км ВСВ от карьера Табун-Тологой, местонахождение Бор-Тологой; верхняя пермь, учапинский ярус, цанхинская свита.

О п и с а н и е (рис. 1, *a–z*). Окраска на большинстве остатков отсутствует, изредка заметны широкие поперечные полосы через все крыло (до пяти или шести, табл. X, фиг. 3); иногда на предвершинной полосе формируется более темное пятно (табл. X, фиг. 4). Передний край переднего крыла выпуклый, костальное поле широкое. SC слабо изогнутая, ее передние ветви длинные (в средней части в несколько раз длиннее расстояния между ними). R слабо S-образно изогнут, в дистальной трети слабый, часто едва заметный. Развилки RS и M более или менее на одном уровне, развилка CuA обычно немного дистальнее. Ветви RS и M явственно отогнуты назад. Ствол RS₁₊₂ в несколько раз короче ствола RS, развилка RS₁₊₂ перед серединой крыла. M₅ развита. Ствол и ветви CuA вогнутые. Интеркубитальное поле с двумя рядами ячеек. Заднее крыло достоверно не известно (в местонахождении найдены одно почти полное и два достаточно крупных фрагмента заднего крыла *Permosialis*, но они слишком мелкие, около 12–13 мм в длину, и, в отличие от пе-

реднего крыла *P. mongolica*, с относительно очень длинным стволом RS₁₊₂).

Р а з м е р ы в мм: длина переднего крыла голотипа 26.5, ширина 11.3, паратипа № 4305/298: длина 25.2, ширина 11.8, другие крылья фрагментарны. Аберрантный экз. № 4305/322: длина фрагмента 18.6, ширина 12.6, вероятная полная длина крыла 21–22.

С р а в н е н и е. Новый вид очень сходен с *P. asiatica* Martynova, 1961 (= *P. sibirica* Martynova, 1961, *syn. nov.*) очень коротким стволом RS₁₊₂ (в несколько раз короче ствола RS), а также отогнутыми назад жилками дистальной части крыла (включая RS₁), но отличается от него R, резко ослабленным в его дистальной трети, и наличием M₅ (у *P. asiatica* R почти до вершины выпуклый, четкий, M и CuA на коротком промежутке слиты, M₅ нет).

З а м е ч а н и я. Подавляющее большинство остатков фрагментарны, поэтому идентификация их провизорна, а описание и промеры основаны на немногих лучше сохранившихся экземплярах. Среди последних выделяется укороченное крыло (рис. 1, *z*; табл. X, фиг. 4): длина больше ширины примерно в 1.6–1.7 раза (у голотипа в 2.4 раза). При этом существенных отличий по жилкованию не наблюдается, но в передней части дистальной четверти укороченного крыла заметно небольшое темное пятно, отсутствующее у других экземпляров. Нам представляется, что это скорее суббрахиптерная форма того же вида, а не самостоятельный вид.

С и н о н и м и з а ц и я *P. asiatica* Martynova, 1961 (= *P. sibirica* Martynova, 1961, *syn. nov.*) связана с тем, что утверждение О.М. Мартыновой (1961) о наличии короткой поперечной жилки, соединяющей M и CuA, обусловлено ошибочной идентификацией деформации крыла как основания CuA, которое в действительности заметно сглажено и расположено базальнее развилка M + CuA. Другие приведенные в описании различия *P. sibirica* и *P. asiatica* скорее соответствуют внутривидовой изменчивости.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, паратипы ПИН, №№ 4305/287, 289, 292, 293, 296, 298, 303, 304, 306, 307, 314, 322, 325, 327, 337, 338, 341, 359, а также не вошедшие в типовую серию ПИН, №№ 4305/272, 349 из того же местонахождения.

Permosialis postuma Aristov et Rasnitsyn, *sp. nov.*

Табл. X, фиг. 5–7

Toloptera nana: Storozhenko, 1992 (частью, только паратип № 4305/321).

Н а з в а н и е вида от *postumus lat.* – последний, самый младший.

Г о л о т и п – ПИН, № 4305/321, прямой и обратный отпечатки неполного переднего крыла; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местона-

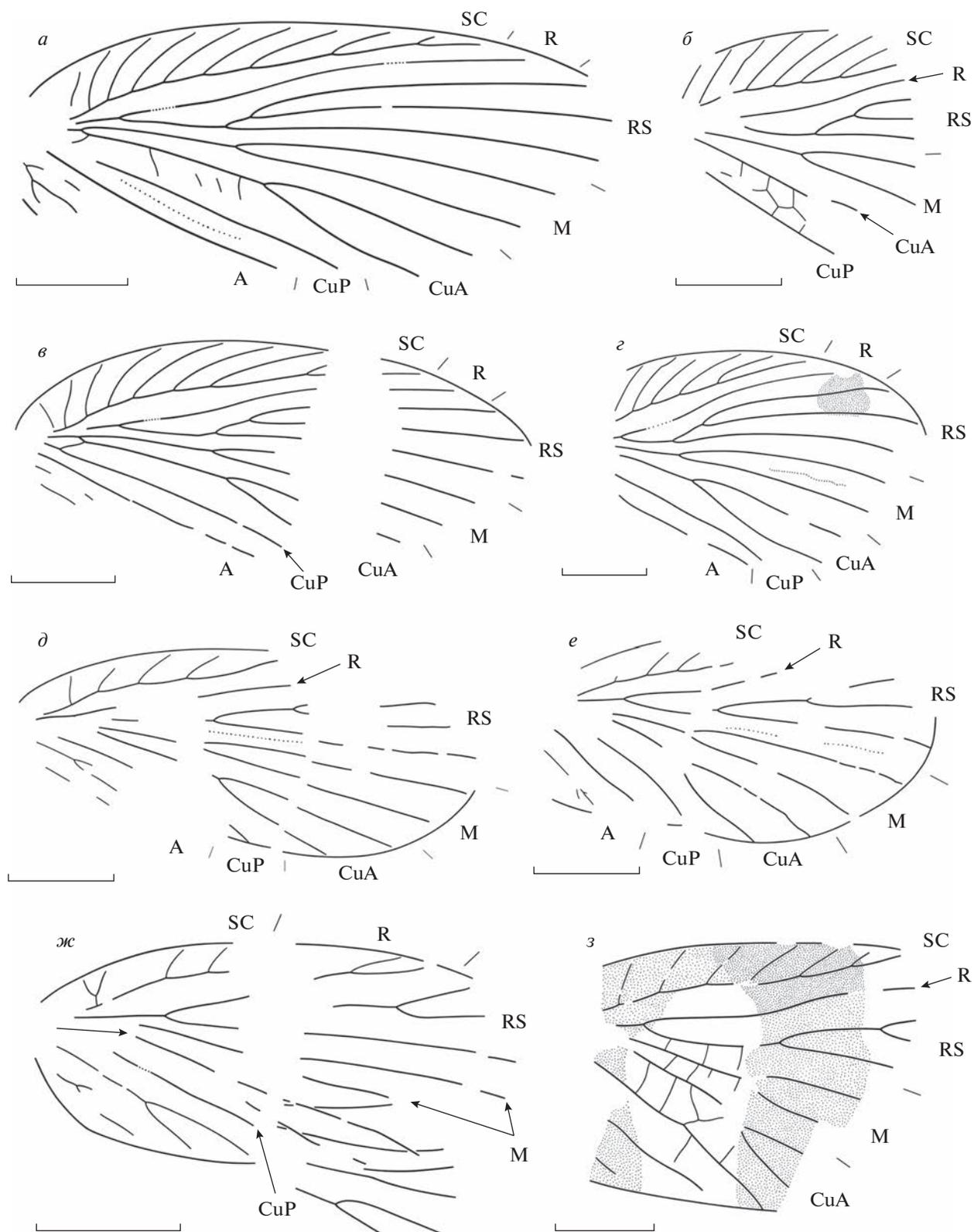


Рис. 1. Представители семейства Permosialidae из верхней перми Монголии, передние крылья: *a–г* – *Permosialis mongolica* (Storozhenko, 1992): *a* – голотип ПИН, № 4305/286, *б* – паратип ПИН, № 4305/314, *в* – паратип ПИН, № 4305/298, *г* – паратип ПИН, № 4305/322; *д–ж* – *Permosialis postuma* sp. nov.: *д* – голотип ПИН, № 4305/321, *е* – паратип ПИН, № 4305/401, *ж* – паратип ПИН, № 4305/379; *з* – *P. virgata* sp. nov., голотип ПИН, № 4305/279. Длина масштабной линейки на фиг. *a–г* соответствует 5 мм, на *д–ж* – 3 мм, на *з* – 2 мм.

хождение Бор-Тологой; верхняя пермь, цанхинская свита.

О п и с а н и е (рис. 1, *д–ж*). Окраска не сохранилась. Передний край переднего крыла выпуклый, костальное поле умеренно широкое. SC слабоизогнутая, ее передние ветви не длинные (менее чем вдвое длиннее расстояния между ними). R слабо S-образно изогнут, четкий до (или почти до) вершины. Развилки RS, M и CuA более или менее на одном уровне. Ствол RS почти прямой, первый развилок RS перед серединой крыла; ствол RS₁₊₂ немного короче ствола RS. M₅ развита. Ствол и ветви CuA вогнутые. Заднее крыло не известно.

Р а з м е р ы в мм: длина переднего крыла голотипа 14.6, ширина 5.9, паратипа № 4305/401 11.4, ширина на отпечатке 5.9, вероятная полная ширина 6.0.

С р а в н е н и е. Новый вид наиболее сходен с *P. raucivena* по сравнительно коротким ветвям SC, не укороченному стволу RS₁₊₂, широкой вершине крыла и отсутствию регулярных пятен, но отличается более базальным положением первого развилка RS и почти прямым стволом RS.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, паратипы ПИН, №№ 4305/379, 401.

Permosialis virgata Aristov et Rasnitsyn, sp. nov

Табл. X, фиг. 8

Toloptera mongolica: Стороженко, 1992 (частью, только паратип № 4305/279).

Н а з в а н и е вида от *virgatus lat.* — полосатый.

Г о л о т и п — ПИН, № 4305/279, прямой и обратный отпечатки неполного переднего крыла; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Бор-Тологой; верхняя пермь, цанхинская свита.

О п и с а н и е (рис. 1, *з*). Судя по сохранившемуся фрагменту, переднее крыло с затемненным основанием, передним краем и поперечной полосой через ствол RS₁₊₂ и далее через базальную половину развилка M и развилка CuA. Передний край крыла выпуклый; SC в видимой части почти прямая, с недлинными ветвями. R дистально (от уровня развилка RS₁₊₂) слабый, вогнутый. Развилки RS, M и CuA на одном уровне. Стволы RS и RS₁₊₂ изогнутые, ствол RS₁₊₂ длиннее половины ствола RS. В интеркубитальном поле мощная косая поперечная к развилку CuA, CuP при ее отхождении надломлена. Заднее крыло неизвестно.

Р а з м е р ы в мм: длина фрагмента переднего крыла около 6.3, ширина 5.4, предполагаемая полная длина 12–13.

С р а в н е н и е. Отличается от других видов *Permosialis* окраской крыла с затемнением, оставляющим большое открытое назад светлое пятно в средней части крыла и светлую (возможно, не це-

ликом) вершину крыла, а по жилкованию — наличием мощной косой поперечной в интеркубитальном поле. В остальном по жилкованию новый вид сходен с *P. raucinervis*, исключая ослабленную дистальную часть R.

М а т е р и а л. Голотип.

Permosialis frivola (Storozhenko, 1991)

Табл. XI, фиг. 1–5 (см. вклейку)

Sarbalopterodes frivulus: Стороженко, 1991, с. 112

Permosialis frivola: Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 691.

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

О п и с а н и е (рис. 2, *a–e*; 3). Окраска часто яркая (на многих отпечатках, включая голотип, не сохранилась) и крайне изменчивая. Наиболее характерны крупные окаймленные пятна (рис. 3, *a, в, г*), затемнения по поперечным жилкам (рис. 3, *б*) или наоборот, светлые поперечные на темном фоне (табл. XI, фиг. 5); иногда отдельное яркое пятнышко на неокрашенном крыле, показывающее, что дело не всегда во вторичной потере окраски. Передний край переднего крыла в пределах SC (кроме самого основания) почти прямой, костальное поле сравнительно узкое. SC почти прямая, ее передние ветви едва длиннее расстояния между ними. R почти прямой, четкий почти до вершины. Развилки RS, M и CuA более или менее на одном уровне. По крайней мере, ветви RS₁ и RS₂ не отогнуты назад. Ствол RS₁₊₂ в 1.5 раза короче ствола RS, развилка RS₁₊₂ за серединой крыла. M и CuA слиты на коротком отрезке (M₅ не развита). Ствол и ветви CuA вогнутые. Интеркубитальное поле с двумя рядами ячеек. Заднее крыло (рис. 1, *г, e*) с таким же укороченным стволу RS₁₊₂, как и в переднем, но развилка M сдвинут дистально относительно развилков RS и CuA и ствол M с изломом в месте впадения поперечной, отходящей от первого развилка R.

Р а з м е р ы в мм: длина переднего крыла экз. ПИН, № 2781/241 — 21.6, ширина 10.8 (остальные остатки слишком фрагментарны для измерений).

С р а в н е н и е. Отличается от других видов передним краем переднего крыла, практически прямым почти от основания (у *P. belmontensis* передний край прямой на меньшем отрезке) и часто необычной окраской (крупные окаймленные пятна, см. описание). Отличается от всех видов, кроме *P. asiatica*, слиянием M и CuA на коротком отрезке. Отличается от *P. asiatica* узким костальным полем с короткими ветвями SC (у *P. asiatica* ветви SC длинные). Дополнительно отличается от *P. belmontensis* положением развилка RS у середины крыла (у *P. belmontensis* RS ветвится в дистальной трети крыла).

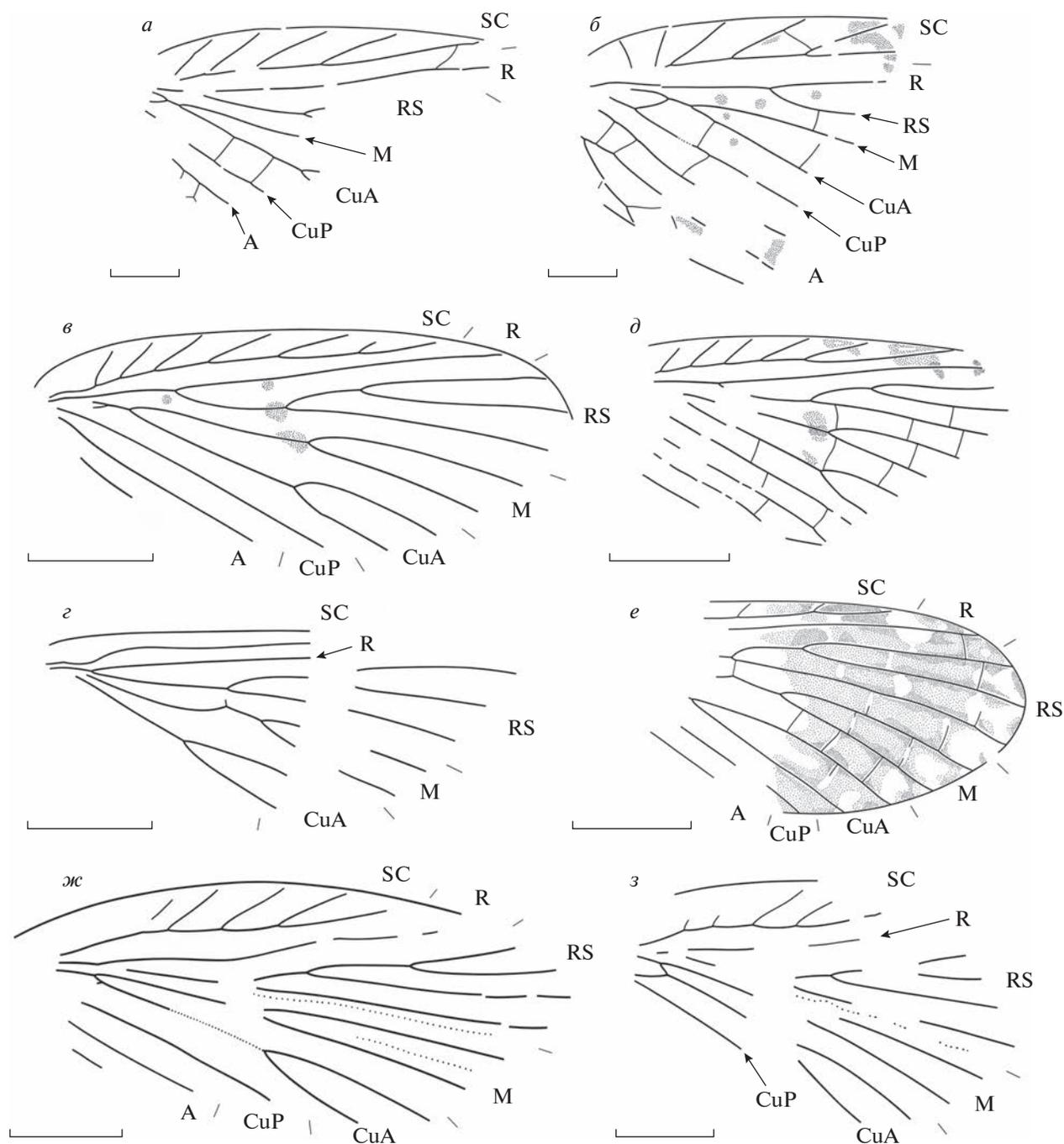


Рис. 2. Представители семейства Permosialidae из верхней перми Казахстана (а–е) и Монголии (ж, з): а–е – *Permosialis frivola* (Storozhenko, 1991): а – голотип ПИН, № 2494/31, б – экз. ПИН, № 2781/168, передние крылья; в, з – экз. ПИН, № 2781/241: в – реконструкция переднего, з – заднего крыльев; д – экз. ПИН, № 2781/243, переднее крыло; е – экз. ПИН, № 2781/137, заднее крыло; ж, з – *Palaeomantopsis nana* (Storozhenko, 1992), передние крылья: ж – голотип ПИН, № 4305/319, з – паратип ПИН, № 4305/344. Длина масштабной линейки на фиг. а, б соответствует 2 мм, в–е – 5 мм, ж, з – 2 мм.

Материал. Кроме голотипа, паратипы ПИН, №№ 2781/151, 153, 158, 164, 166*, 173, 174, 180, 181*, 182, 183, 184, 186, 187*, 189*, 190*, 194, 196*, 198*, 199, 222, 239, 240, 241**, 242, 243, 250*, 259* (звездочкой помечены отпечатки задних крыльев, двумя звездочками – экземпляр с четырьмя крыльями).

***Permosialis triassica* Novokshonov et Zhuzhgorva, 2004**

Permosialis triassica: Novokshonov, Zhuzhgorva, 2004, с. S183.

Голотип – ПИН, № 2555/2066, прямой и обратный отпечатки неполного переднего крыла; Кыргызстан, Ошская обл., Баткенский р-н, уро-

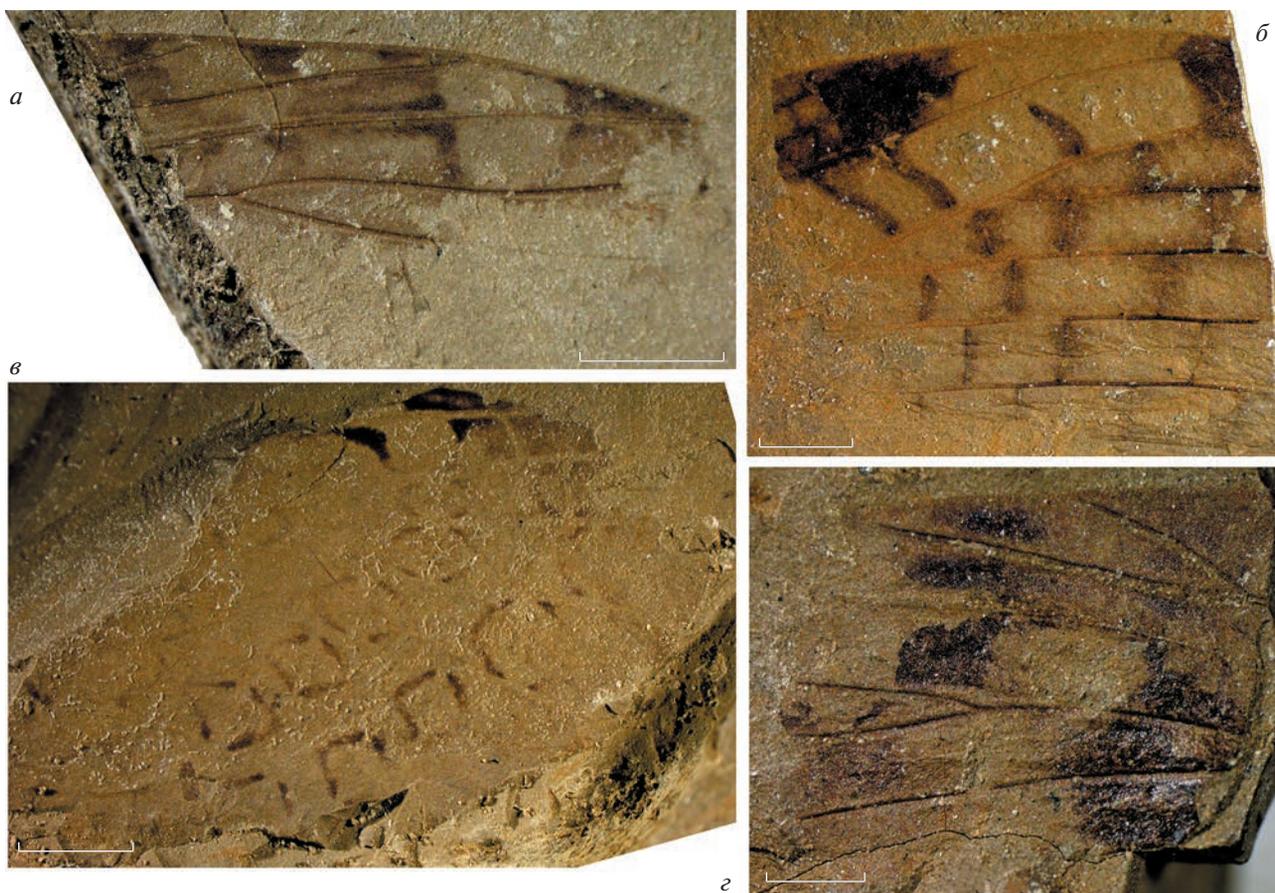


Рис. 3. *Permosialis frivola* (Storozhenko, 1991) из верхней перми Монголии, варианты окраски: *a* – экз. ПИН, № 2781/153; *б* – экз. ПИН, № 2781/222; *в* – экз. ПИН, № 2781/182; *г* – экз. ПИН, № 2781/184. Длина масштабной линейки на фиг. *a*, *в* соответствует 2 мм, на *б*, *г* – 1 мм.

чище Мадыген; средний или верхний триас, ладинский или карнийский ярус, мадыгенская свита.

О п и с а н и е (рис. 4). Окраска не сохранилась. Передний край переднего крыла слабовыпуклый, костальное поле сравнительно узкое. SC почти прямая, ее передние ветви едва длиннее расстояния между ними. R почти прямой, четкий почти до вершины. Развилки RS, M и CuA более или менее на одном уровне в пределах первой четверти крыла, все их дистальные ветви отогнуты назад. Ствол RS_{1+2} много длиннее ствола RS, развилка RS_{1+2} перед серединой крыла. Ствол и ветви CuA вогнутые. Заднее крыло с развилками RS, M и CuA, также сдвинутыми базально к границе первой трети крыла. Ствол RS_{1+2} длиннее, чем в переднем крыле. Ветви RS, M и CuA дистально изогнуты назад.

Размеры в мм: длина неполного переднего крыла голотипа 14,7, ширина 7,1.

С р а в н е н и е. Отличается от других видов базальным положением развилков RS, M и CuA (в пределах первой четверти переднего крыла).

М а т е р и а л. Кроме голотипа, задние крылья экз. ПИН, №№ 2069/3592, 2555/743, 2067, 2068, 2785/3343, 5330/117.

Род *Palaeomantopsis* Martynov, 1928

Palaeomantopsis nana (Storozhenko, 1992), comb. nov.

Табл. XI, фиг. 6–7

Tolgoptera nana: Storozhenko, 1992, с. 126, рис. 5, *a–в*; табл. XXXII, фиг. 3.

Г о л о т и п – ПИН, № 4305/319, прямой и обратный отпечаток неполного переднего крыла; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Бор-Тологой; верхняя пермь, учапиньский ярус, цанхинская свита.

О п и с а н и е (рис. 2, *ж*, *з*). Окраска отсутствует или не сохранилась. Передний край переднего крыла выпуклый, костальное поле широкое. SC слабо S-образно изогнутая, ее передние ветви не длинные (менее чем вдвое длиннее расстояния между ними). R слабо S-образно изогнут, в дистальной трети очень слабый. Развилки RS, M и CuA более или менее на одном уровне. Ветви RS не отогнуты или едва отогнуты назад. RS 4-ветвистый, первый развилка RS расположен перед серединой крыла, RS_{1+2} длинный. M_5 развита. Ствол и ветви CuA вогнутые. Заднее крыло не известно.

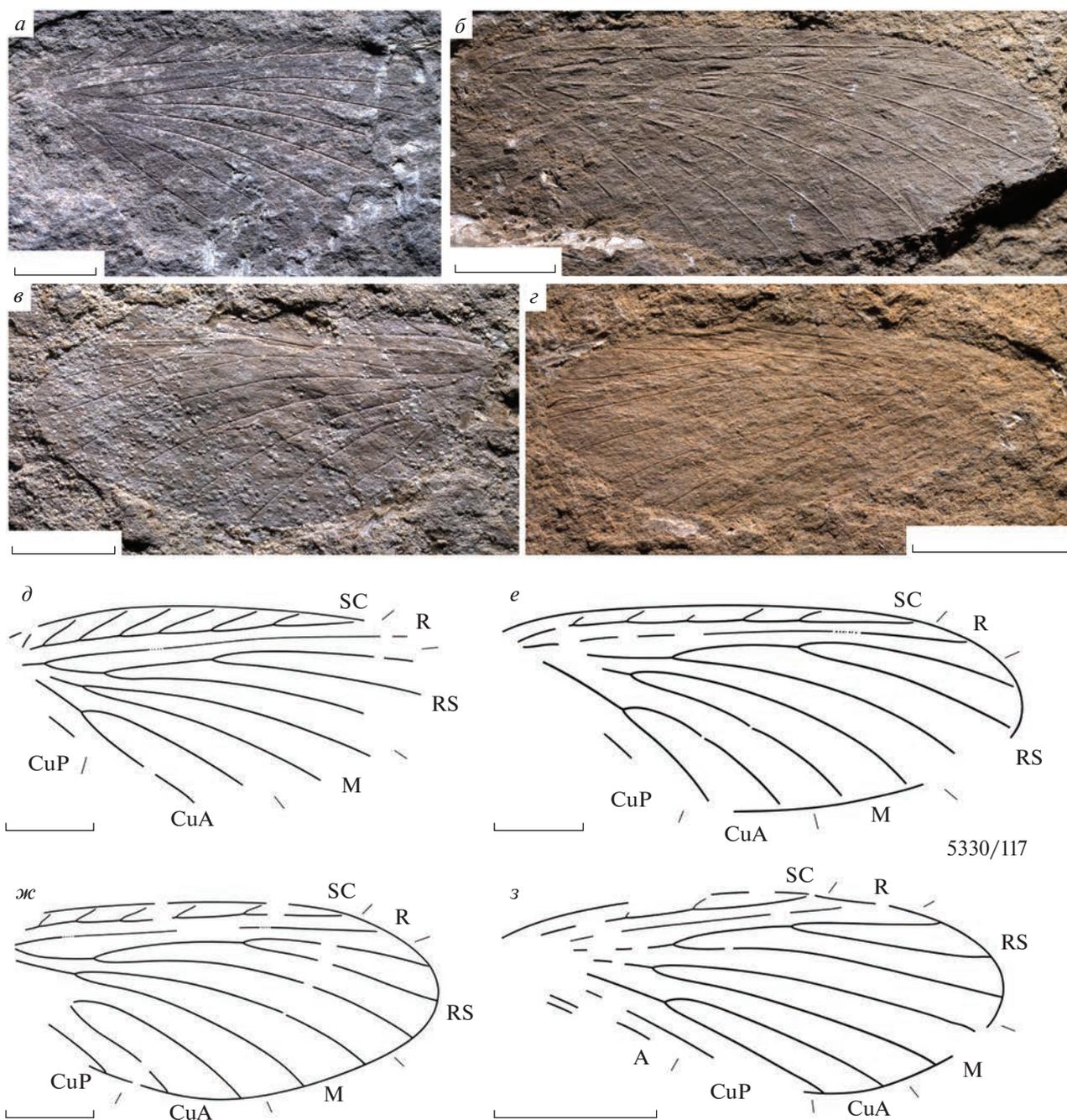


Рис. 4. *Permosialis triassica* Novokshonov et Zuzhgova, 2004 из среднего–верхнего триаса Кыргызстана, фото и интерпретация: *a, d* – голотип ПИН, № 2555/2066, переднее крыло; *б, е* – экз. ПИН, № 2785/3343, заднее крыло; *в, ж* – экз. ПИН, № 2555/743, заднее крыло; *з, з* – экз. ПИН, № 5330/117, заднее крыло. Длина масштабной линейки соответствует 3 мм.

Размеры в мм: длина переднего крыла голотипа 16.9, ширина 7.1; у паратипа № 4305/344 соответственно 13.6 и 7.5.

Сравнение. Отличается от *P. furcatella* Martynov, 1928 в интерпретации Д.С. Аристова и А.П. Расницына (2023) положением первого развилка RS перед серединой крыла и слабым RS в его дистальной части.

Замечания. Поскольку после переноса *Tologoptera nana* в другое семейство (Storozhenko,

Novokshonov, 1999) интерпретацию признаков этого вида пришлось изменить, четырехветвистый RS теперь рассматривается не как aberrация, а как признак другого рода. Соответственно, большая часть паратипов оказалась не конспецифичной с голотипом. Часть их нами рассматриваются как неполные крылья *Permosialis mongolica* (№№ 4305/267, 282, 357), часть вошла в типовую серию *P. postuma* sp. nov. (№№ 4305/270, 321), часть осталась не определенной.

Материал. Кроме голотипа, паратипы ПИН, №№ 4305/302, 344 из того же местонахождения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аристов Д.С., Расницын А.П. Ревизия Permosialidae (Insecta: Palaeomanteida) конца нижней — начала средней перми европейской части России // Палеонтол. журн. 2023. № 2. С. 69–76.

Мартынова О.М. Отряд Megaloptera. Вислокрылые // Родендорф Б.Б., Беккер-Мигдисова Е.Э., Мартынова О.М., Шаров А.Г. Палеозойские беспозвоночные Кузнецкого бассейна. М., 1961. С. 469–473 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 85).

Стороженко С.Ю. Гриллоблаттидовые насекомые верхней перми Восточного Казахстана // Палеонтол. журн. 1991. № 2. С. 110–114.

Стороженко С.Ю. Новые ископаемые гриллоблаттидовые насекомые (Insecta: Grylloblattida) из Монголии // Новые таксоны ископаемых беспозвоночных Монголии / Ред. Грунт Т.А., Лувсанданзан Б., Татаринцов Л.П. М.: Наука, 1992. С. 122–129 (Тр. Совм. Росс.-Монгол. палеонтол. экспед. Т. 41).

Щербаков Д.Е. О пермских и триасовых энтомофаунах в связи с биогеографией и пермо-триасовым кризисом // Палеонтол. журн. 2008. № 1. С. 15–32.

Aristov D.S., Bashkuev A.S., Golubev V.K. et al. Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia // Paleontol. J. 2013. V. 47. № 7. P. 641–832.

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

Riek E.F. Undescribed fossil insects from the Upper Permian of Belmont, New South Wales (with an appendix listing the described species) // Rec. Austral. Museum. 1968. V. 27. P. 303–310.

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

Voigt S., Buchwitz M., Fischer J. et al. Triassic life in an inland lake basin of the warm-temperate biome: 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. Dunedin: Dunedin Acad. Press, 2017. P. 65–104.

Объяснения к таблице X

Фиг. 1–4. *Permosialis mongolica* (Storozhenko, 1992), передние крылья: 1 – голотип ПИН, № 4305/286; 2 – паратип ПИН, № 4305/314; 3 – паратип ПИН, № 4305/298; 4 – паратип ПИН, № 4305/322.

Фиг. 5–7. *Permosialis postuma* sp. nov., передние крылья: 5 – голотип ПИН, № 4305/321; 6 – паратип ПИН, № 4305/401; 7 – паратип ПИН, № 4305/379.

Фиг. 8. *Permosialis virgata* sp. nov., голотип ПИН, № 4305/279, переднее крыло.

Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Бор-Тологой; верхняя пермь, учапиньский ярус, цанхинская свита.

Объяснения к таблице XI

Фиг. 1–5. *Permosialis frivola* (Storozhenko, 1992): 1, 2 – передние крылья: 1 – голотип ПИН, № 2494/31, 2 – паратип ПИН, № 2781/168; 3, 4 – паратип ПИН, № 2781/241, переднее (3) и заднее (4) крылья; 5 – экз. ПИН, № 2781/243, переднее крыло.

Фиг. 6, 7. *Palaeomantopsis nana* (Storozhenko, 1992): 6 – голотип ПИН, № 4305/319, переднее крыло; 7 – паратип ПИН, № 4305/344, переднее крыло.

Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., местонахождение Караунгир; верхняя пермь, чансиньский ярус, майчатская (фиг. 1) и акколканская свиты (фиг. 2–5); Монголия, Восточно-Гобийский аймак, местонахождение Бор-Тологой; верхняя пермь, учапиньский ярус, цанхинская свита (фиг. 6, 7).

New and Little Known Permosialidae (Insecta: Palaeomanteida) from Upper Permian of Mongolia and Middle or Upper Triassic of Kyrgyzstan

D. S. Aristov¹, A. P. Rasnitsyn^{1, 2}

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

²*Natural History Museum, London, Cromwell Road, South Kensington, London, SW7 5BD UK*

Composition of the family Permosialidae (Insecta: Palaeomanteida) is revised in the Upper Permian deposits of Mongolia and Kazakhstan. In Wuchiapingian insect site Bor-Tologoy in South Gobi Aimag, Mongolia, *Permosialis postuma* sp. nov. and *P. virgata* sp. nov. are described and *P. mongolica* (Storozhenko, 1992) comb. nov. (= *Tologoptera mongolica* Storozhenko, 1992) and *Palaeomantopsis nana* (Storozhenko, 1992) comb. nov. (= *Tologoptera nana* Storozhenko, 1992) are redescribed. In Changhsingian locality Karaungir in East Kazakhstan Region of Kazakhstan *Permosialis frivulus* (Storozhenko, 1991) is redescribed. In Ladinian or Carnian Lagerstätte Dzhayloucho (Madygen) in Kyrgyzstan *P. triassica* Novokshonov et Zhuzhgova is redescribed. New synonymy is established: *Permosialis asiatica* Martynova, 1961 = *P. sibirica* Martynova, 1961, syn. nov.

Keywords: fossil insects, Ak-Kolka Fm., Maichat Fm., Madygen Fm., Tsanhin Fm

УДК 568.1

НЕКОТОРЫЕ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ХВОСТА РАННИХ АРХОЗАВРОВ В СВЯЗИ С АДАПТАЦИЕЙ К ПЛАВАНИЮ

© 2023 г. А. Г. Сенников*

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

*e-mail: sennikov@paleo.ru

Поступила в редакцию 06.06.2022 г.

После доработки 26.01.2023 г.

Принята к публикации 26.01.2023 г.

У древних и современных водных и полуводных тетрапод представлено несколько типов строения локомоторного аппарата, обеспечивающего различные стили плавания. При адаптации к плаванию важную роль играли морфологические преобразования хвоста, часто выполняющего основную пропульсивную функцию. Современные рептилии (кроме черепах) плавают преимущественно с помощью горизонтальных изгибов хвоста, тогда как млекопитающие – или вертикальных, или горизонтальных. Среди вымерших рептилий завроптеригии, вероятно, использовали вертикальную подвижность хвоста при плавании. У большинства архозавроморф хвост становился высоким, сжатым с боков, и они плавали преимущественно с помощью его горизонтальных движений. Среди ранних архозавров протерохампсии и досвеллииды отличаются широким и дорсовентрально уплощенным хвостом, что может указывать на адаптацию к плаванию с использованием его вертикальной подвижности.

Ключевые слова: ранние архозавры, протерохампсии, досвеллииды, морфология хвоста, водная локомоция

DOI: 10.31857/S0031031X23040104, **EDN:** OHNYPH

ВВЕДЕНИЕ

При переходе к полуводному и водному образу жизни рептилий и млекопитающих адаптация локомоторного аппарата к плаванию сопровождалась морфологическими и функциональными преобразованиями. Характер и направленность этих преобразований зависели от разного стиля плавания в различных группах. У водных и полуводных тетрапод при плавании для пропульсии и маневрирования могут использоваться конечности и хвост, претерпевающие определенные морфологические и функциональные преобразования. При анализе действия локомоторного аппарата водных тетрапод и, в частности, рептилий, как правило, обсуждаются функциональная морфология и биомеханика их конечностей, в той или иной степени преобразованных в ласты. Гораздо меньше внимание уделяется хвосту, который по форме и функции преобразуется и существенно отличается у разных групп, играя у многих из них ведущую роль в водной локомоции. Строение хвоста существенно различается у групп, использующих преимущественно вертикальные (рис. 1, а–в) или горизонтальные (рис. 1, г–ж) движения хвоста при плавании.

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ХВОСТА ПОЛУВОДНЫХ И ВОДНЫХ ТЕТРАПОД

У наземных рептилий (как и млекопитающих) хвост, как правило, в поперечном сечении почти круглый, равномерно утончается к концу. Osteологические признаки, характеризующие такую форму хвоста, следующие. Высота остистых отростков и гемальных дуг хвостовых позвонков примерно равны длине поперечных отростков. При этом остистые отростки передне- и среднехвостовых позвонков обычно ниже таковых туловищных. Спереди назад высота остистых отростков, гемальных дуг и длина поперечных отростков равномерно уменьшается, так что позвонки заднехвостового отдела их лишены. Наиболее ярко это проявляется у наземных рептилий с длинным хвостом, кончик которого имеет хлыстообразную форму.

У всех вторичноводных тетрапод (рептилий и млекопитающих) хвост преобразуется. Вместо равномерного уменьшения спереди назад высоты остистых отростков и гемальных дуг и длины поперечных отростков и исчезновения их в конечном отделе хвоста, остистые отростки, гемальные дуги и поперечные отростки могут изменяться от

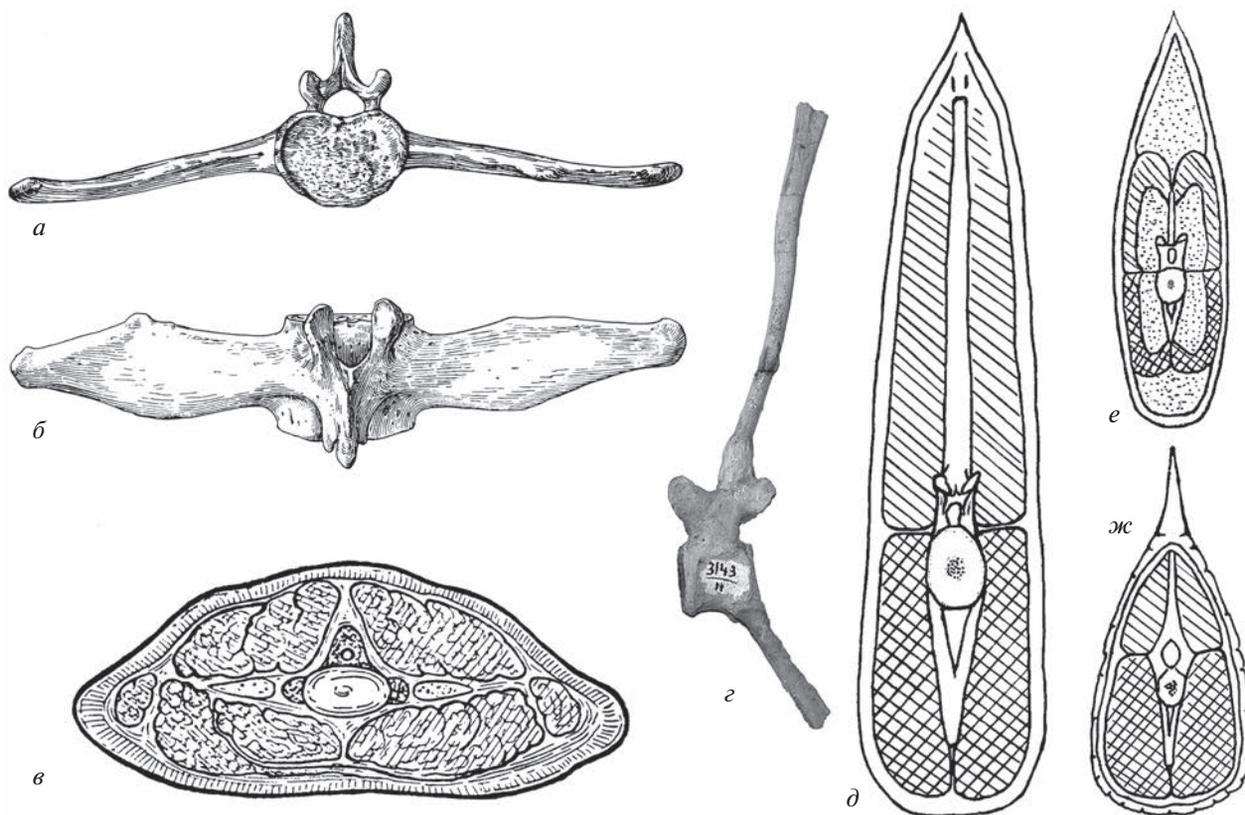


Рис. 1. Сравнение морфологии хвоста тетрапод, плавающих с помощью его вертикальных (*a–в*) и горизонтальных (*z–ж*) изгибов: *a–в* – американский ламантин *Trichechus manatus*: *a*, *б* – второй поясничный позвонок (по: Ламатин ..., 1986): *a* – вид с краниальной стороны, *б* – вид с дорсальной стороны; *в* – поперечный разрез середины хвоста (по: Gregory, 1951); *z*, *д* – протоцератоид *Bagaceratops* sp.: *z* – среднехвостовой позвонок, вид с латеральной (левой) стороны, *д* – поперечный разрез середины хвоста крокодила *Alligator mississippiensis*; *ж* – поперечный разрез середины хвоста гигантской саламандры *Megalobatrachus japonicus* (*z–ж* – по: Терешенко, 2008).

переднехвостовых к заднехвостовым позвонкам неравномерно, и часто сохраняются до конца хвоста. Во многих случаях величина остистых отростков и гемальных дуг или поперечных отростков максимальна не в передней, а в средней части хвоста. На участках между крестцом и хвостом и между средним и конечным отделом хвоста может возникать антиклина – встречный наклон тех или иных отростков. Эти участки являются зонами особой подвижности в позвоночнике. Кроме того, у вторичноводных тетрапод, использующих хвост как основной орган пропульсии, он становится более мощным и обычно более длинным.

Современные амфибии (кроме бесхвостых) и рептилии (кроме черепах) при плавании используют горизонтальные волнообразные изгибы хвоста. Среди современных морских и пресноводных рептилий (Williston, 1914) змеи, ящерицы и крокодилы плавают, используя латеральную гибкость туловища и хвоста, который является у них основным органом поступательного движения при плавании, а конечности играют второстепенную роль или отсутствуют (у змей). Хвост этих

пресмыкающихся длинный, мощный, высокий и сжатый с боков, с чешуйчатым гребнем или кожистой оторочкой по большей части его длины. Osteологические признаки, характеризующие такую форму хвоста, – увеличение высоты остистых отростков хвостовых позвонков и гемальных дуг (рис. 1, *z–ж*; 2; 3). Остистые отростки передне- и среднехвостовых позвонков, как правило, превышают по высоте таковые туловищных. Поперечные отростки хвостовых позвонков у них относительно короткие, короче остистых отростков и гемальных дуг, уменьшаются по длине спереди назад и обычно исчезают посередине длины хвоста. Высота остистых отростков и гемальных дуг хвостовых позвонков не уменьшается равномерно спереди назад, но даже увеличивается в среднем отделе хвоста. Остистые отростки и гемальные дуги в заднем отделе хвоста не исчезают, но обычно сохраняются, даже почти до его конца, иногда достигая значительной высоты (рис. 2, 3). Кроме того, высота хвоста может становиться существенно больше за счет мягких тканей, образующих вертикальный гребень или оторочку по



Рис. 2. Крокодил *Alligator mississippiensis*, экз. б/н, Зоол. ин-т РАН, С.-Петербург, Россия, хвостовой отдел позвоночника в естественном сочленении, не полностью очищенный от мягких тканей: *а* – вид с правой стороны, *б* – вид с вентральной стороны. Фото Е.А. Сенниковой.



Рис. 3. Крокодил *Alligator mississippiensis*, экз. № ЭФ 2341, Зоол. музей МГУ, Москва, Россия, средняя и задняя часть хвостового отдела позвоночника: *а* – вид с правой стороны, *б* – вид с дорсальной стороны. Фото Е.А. Сенниковой.

верхней и нижней стороне хвоста, как, например, у крокодилов (рис. 1, *е*) или ряда хвостатых амфибий (рис. 1, *ж*) (Терещенко, 2008). Это увеличивает высоту и общую площадь рабочей боковой поверхности хвоста, используемой при плавании с помощью его горизонтальных изгибов – в основном, площадь наиболее эффективных среднего и особенно заднего отделов, движущихся с наибольшей амплитудой. Следует подчеркнуть, что плавание с ведущей ролью горизонтальной подвижности обеспечивается именно таким строением хвоста. Этот тип плавания, вероятно, является исходным для водных рептилий. Его использовали, очевидно, древнейшие рептилии, вторично освоившие водную среду обитания, в т.ч., морские биотопы – мезозавры (*Mesosauria*), талаттозавры (*Thalattosauria*), хупехзухии (*Hupehsuchia*), плеврозавры (*Pleurosauridae*) и другие (Сенников, 2018). Все они имели мощный, длинный, высокий и сжатый с боков хвост, с высокими остистыми отростками и гемальными дугами. Для ископаемых форм такой высокий и сжатый с боков хвост обычно рассматривается как указа-

ние на водный образ жизни и приспособление к плаванию.

У сильно специализированных мезозойских морских рептилий – ихтиозавров (Sander, 2000; Motani, 2005 и др.), морских крокодилов (Young et al., 2010 и др.) и мозазавров (Lindgren et al., 2010, 2013 и др.) поступательное движение также производилось движениями хвоста в горизонтальной плоскости. Мощный, длинный, высокий и сжатый с боков хвост играл у них основную роль в пропульсии, а конечности – дополнительную роль. Отличительная черта этих специализированных морских форм – обособленный вертикальный терминальный плавник на конце хвоста, известный по экземплярам с сохранившимися отпечатками мягких тканей. У всех ихтиозавров, морских крокодилов и мозазавров в конце хвоста выделяется особый отдел, отогнутый в той или иной степени вниз, где последние хвостовые позвонки видоизменены, укорочены, сжаты с боков. Этот отогнутый вниз отдел хвоста и поддерживал терминальный хвостовой плавник. Формирование терминального хвостового плавника



Рис. 4. Бобр *Castor fiber*, экз. № ЭФ 2366, Зоол. музей МГУ, Москва, Россия, хвостовой отдел позвоночника: *a* — вид с правой стороны, *б* — вид с дорсальной стороны. Фото Е.А. Сенниковой.

обеспечивало максимальное смещение назад и наиболее эффективное расположение основной рабочей плоскости на конечном отделе хвоста. Отклонение вниз участка позвоночника в конце хвоста, очевидно, является остеологическим признаком вертикального обратно-гетероцеркального (гипоцеркального) хвостового плавника и необходимым условием для его развития.

У водных и полуводных млекопитающих при плавании хвост может двигаться или в горизонтальной, или в вертикальной плоскости, причем в первом случае он высокий и сжатый с боков, а во втором — становится широким и плоским (сжатым дорсовентрально). Ряд полуводных зверей плавает, используя горизонтальные изгибы хвоста, например, выдровая землеройка (*Potomogale*), выхухоль (*Desmana*), ондатра (*Ondatra*) и др. Хвост у таких форм бывает несколько уплощен с боков (Fish, 1982; Ивлев и др., 2010; Fish et al., 2021). Другие демонстрируют при плавании и, особенно, при нырянии вертикальные изгибы хвоста; например, утконос (*Ornithorhynchus*) (Howell, 1937) и бобр (*Castor*) (Лавров, 1981;

Мордвинов, 1984; Fish et al., 2021), хвост у которых короткий, мощный, широкий и плоский (рис. 4, 5). Представители подсемейства выдр тоже имеют в большей или меньшей степени дорсовентрально уплощенный, длинный и мощный хвост. Эта особенность максимально выражена у гигантской (бразильской) выдры (*Pteronura*) (рис. 6), что также связано с вертикальной подвижностью хвоста при плавании (Fish, 1994; Thewissen, Fish, 1997; Fish et al., 2021). Примеры этих полуводных млекопитающих подтверждают обусловленность такой формы хвоста его действием при плавании в вертикальной плоскости. Остеологические признаки, характеризующие хвост всех этих форм — относительно низкие остистые отростки и гемальные дуги и удлиненные, расширенные поперечные отростки хвостовых позвонков, сохраняющиеся до конца хвоста (рис. 7). В то же время, остистые отростки и гемальные дуги уменьшаются в высоте и могут исчезать посередине или в заднем отделе хвоста.

Специализированные морские млекопитающие — китообразные и сирены — также плавают,

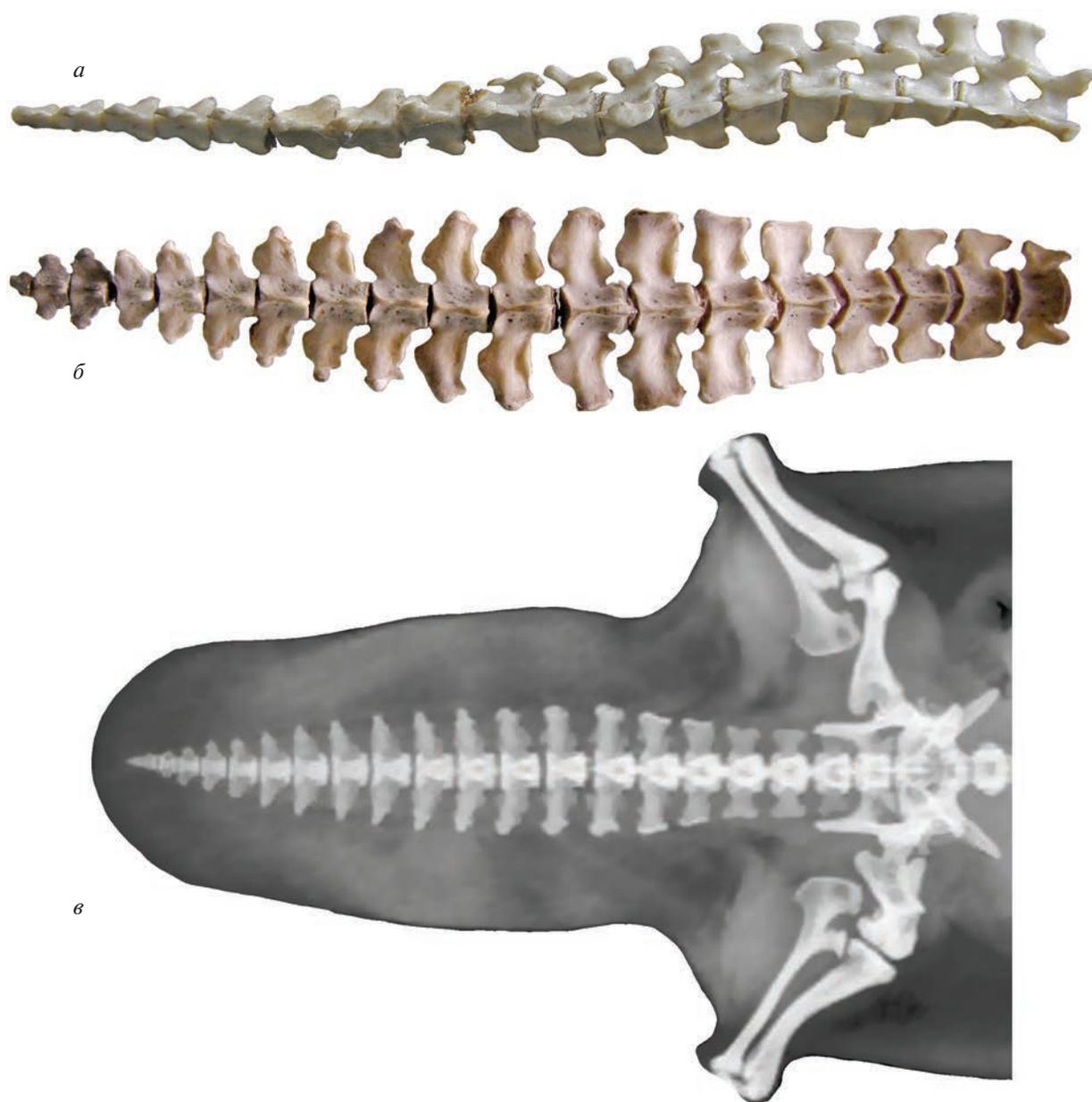


Рис. 5. Утконос *Ornithorhynchus anatinus*: *а, б* – хвостовой отдел позвоночника: *а* – экз. № ЭФ 2778, Зоол. музей МГУ, Москва, Россия, вид с правой стороны, фото Е.А. Сенниковой, *б* – экз. № А1554, Музей Хорнимана, Лондон, Великобритания, вид с вентральной стороны, фото Е.А. Сенниковой; *в* – задняя часть тела (рентгеновский снимок), видно соотношение хвостового отдела позвоночника и мягких тканей, по: <https://anatomytoyou.com/2016/05/03/platypus-x-rays-show-its-reptilian-history/>.

используя вертикальные изгибы хвоста. Хвост у них длинный, мощный, в передней и средней части широкий и уплощенный дорсовентрально за счет относительно низких остистых отростков и гемальных дуг и длинных поперечных отростков передне- и среднехвостовых позвонков, что наиболее выражено у сирен (рис. 1, *а–в*; 8; 9, *а–в*) (Ламантин..., 1986; Vuchholtz et al., 2007). При этом высота остистых отростков передне- и среднехвостовых позвонков может быть меньше, чем

туловищных. Расширенные поперечные отростки позвонков сохраняются почти до конца хвостового отдела позвоночника. В конце хвоста у китообразных и сирен выделяется особый отдел из укороченных консолидированных позвонков, поддерживающий горизонтальный терминальный плавник.

Хотя среди современных пресмыкающихся нет форм, плавающих с помощью вертикальных движений хвоста, это можно предположить для



Рис. 6. Бразильская выдра *Pteronura brasiliensis*, экз. MNHN-ZM-AC-A1918, Музей Естественной истории, Париж, Франция, хвостовой отдел позвоночника: *a* – вид с правой стороны, *b* – вид с дорсальной стороны. Фото Ж. Верон (Geraldine Veron, Paris).

некоторых ископаемых групп рептилий, исходя из строения хвостового отдела позвоночника, сходного с таковым у млекопитающих, использующих вертикальную подвижность хвоста при плавании. Дополнительные аргументы в пользу такого предположения дают данные палеоихнологии и образцы с сохранившимися отпечатками мягких тканей.

Особенности морфологии позвонков и их сочленений обуславливают характер подвижности между ними (Терещенко, 1991; Кузнецов, Терещенко, 2010) и, в частности, могут указывать на использование преимущественно вертикальных или горизонтальных изгибов хвоста при плавании. Если передняя сочленовная поверхность тела позвонка не равна задней поверхности предыдущего позвонка, то это может говорить о большей подвижности между такими позвонками по сравнению с позвонками, у которых эти поверхности одинаковой величины. Степень и направление возможных смещений соседних позвонков друг относительно друга в значительной степени определяется положением, размерами и формой пре- и постзигапофизов и их фасеток. В передней части хвоста зигапофизы присутствуют, но в задней редуцируются (рис. 3–6, 8). Можно предположить, что относительно более вертикальное расположение и сближенность между собой левой и правой фасеток свидетельствует о преобладании вертикальной подвижности, а более горизонтальное положение и большая ширина фасеток – о преобладании горизонтальной подвижности. В первом случае фасетки зигапофизов из-за своей ориентации ограничивают размах поворотов соседних позвонков друг относительно друга в горизонтальной плоскости и дают большую возможность для вертикальных, а во втором – наоборот, ограничивают взаимную подвижность в вертикальной плоскости и обеспечивают больший размах для горизонтальных поворотов. Большой размер и неравенство фасеток пре- и постзигапофизов делает возможным более широ-

кий размах движений одного позвонка относительно другого.

Как и у полуводных и водных млекопитающих, использующих вертикальную подвижность хвоста при плавании, у ряда вымерших рептилий, например, завроптеригий хвост был широким, дорсовентрально уплощенным за счет увеличения длины поперечных отростков хвостовых позвонков (Sennikov, 2015, 2019; Сенников, 2018). Высота остистых отростков передне- и средне-хвостовых позвонков у них меньше, чем у туловищных. По всей длине хвоста у таких форм длина поперечных отростков больше высоты остистых отростков и гемальных дуг. В переднем и среднем отделах хвоста поперечные отростки часто бывают плоскими и широкими в передне-заднем направлении, сближаясь между собой, иногда даже соприкасаясь (рис. 9). Такое строение поперечных отростков у современных млекопитающих, а именно сирен, ограничивает боковые изгибы хвоста в его переднем и среднем отделах, что, очевидно, было справедливо и для ископаемых рептилий с подобной морфологией этих отростков (Renesto, 2005; Renesto, Saller, 2018). Длина поперечных отростков хвостовых позвонков у таких рептилий, как и у млекопитающих с широким и плоским хвостом, действующим при плавании в вертикальной плоскости, не уменьшается равномерно спереди назад, но у некоторых даже увеличивается в среднем отделе хвоста (аналогично тому, что наблюдается у утконоса). Поперечные отростки в заднем отделе хвоста этих млекопитающих и вымерших рептилий обычно сохраняются, часто даже почти до его конца, иногда достигая значительной длины (рис. 4–9). Это увеличивает ширину и общую площадь горизонтальной проекции хвоста, в основном площадь наиболее эффективных среднего и, особенно, заднего отделов, отгибающихся вверх-вниз с наибольшей амплитудой. Ширина хвоста обычно существенно увеличивается еще и за счет мягких тканей, что видно, например, у утконоса (рис. 5, в), бобра или



Рис. 7. Хвостовой отдел позвоночника: *а* – утконос *Ornithorhynchus anatinus*, экз. № А1554, Музей Хорнимана, Лондон, Великобритания, вид с вентральной стороны, фото Е.А. Сенниковой; *б* – бобр *Castor fiber*, экз. № ЭФ 2366, Зоол. музей МГУ, Москва, Россия, вид с дорсальной стороны, фото Е.А. Сенниковой; *в* – бразильская выдра *Pteronura brasiliensis*, экз. MNHN-ZM-AC-A1918, Музей естественной истории, Париж, Франция, вид с дорсальной стороны, фото Ж. Верон (Geraldine Veron, MNHN, Paris).

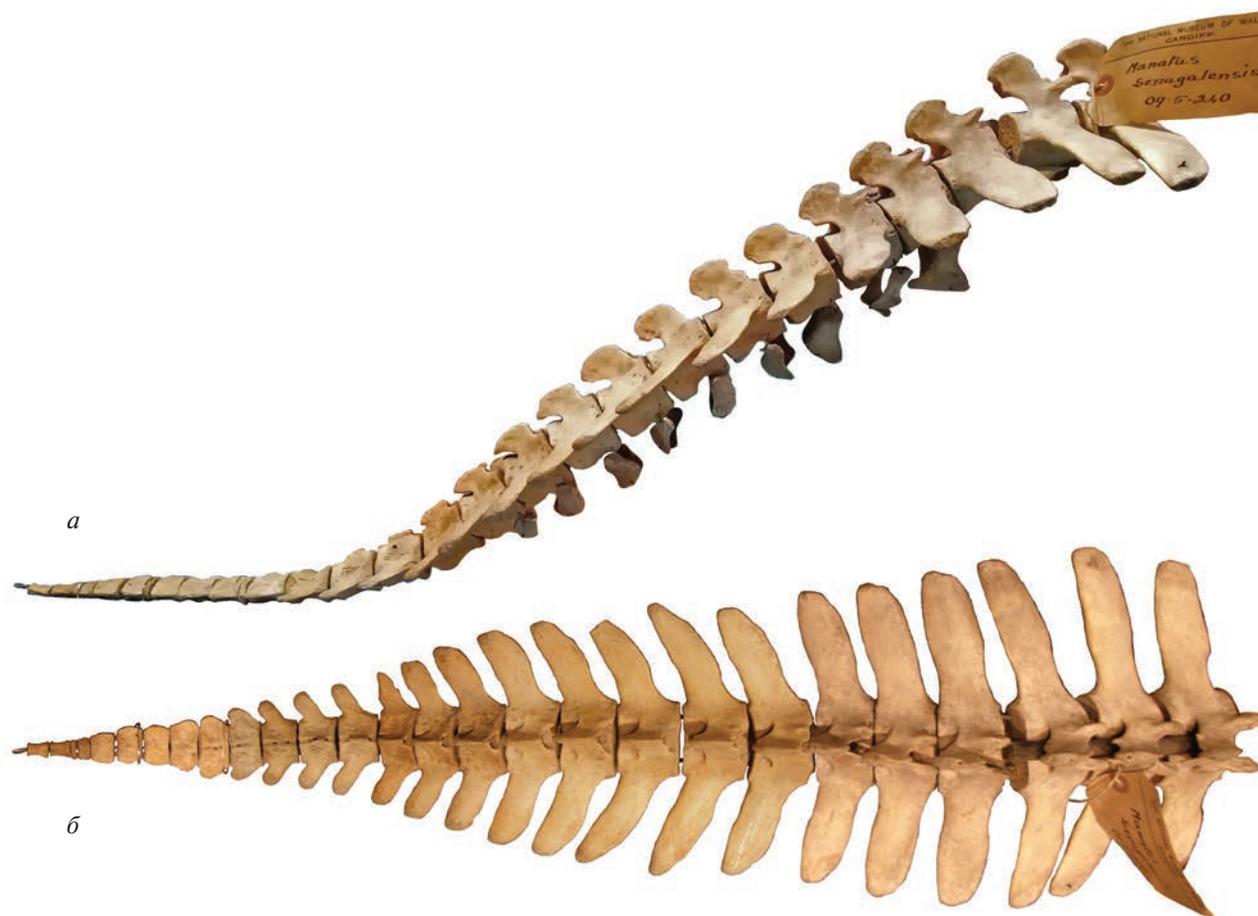


Рис. 8. Африканский ламантин *Trichechus senegalensis*, экз. № 09-5-240, Национальный музей Уэльса, Кардифф, Уэльс, хвостовой отдел позвоночника: *a* — вид с правой стороны, *б* — вид с дорсальной стороны. Фото Е.А. Сенниковой.

мелового плезиозавра *Mauriciosaurus fernandesi* (Frey et al., 2017).

Современные крокодилы и ящерицы, плавающие с помощью боковых изгибов хвоста, обладают мощным *m. caudofemoralis longus*. В связи с этим длина поперечных отростков передне- и среднехвостовых позвонков, где крепится этот мускул, может быть достаточно большой, хотя и при незначительной ширине в передне-заднем направлении, а хвост в основании может быть довольно массивным и широким. Однако у них налицо все остальные вышеперечисленные остеологические признаки, обуславливающие большую высоту и сжатость хвоста с боков в его средней и задней части. В первую очередь, следует отметить сохранение и даже увеличение высоты остистых отростков и гемальных дуг, сохраняющихся почти до самого конца хвоста, а также уменьшение и исчезновение поперечных отростков в среднем и заднем отделах хвоста (рис. 2, 3). Это создает вертикальную гребную лопасть в среднем и заднем отделе хвоста, используемую при плавании с помощью его горизонтальных из-

гибов. Поэтому для ископаемых рептилий необходимо учитывать все признаки в поисках решения вопроса о преимущественно горизонтальных или вертикальных движениях хвоста при плавании. Как и современные млекопитающие, плавающие с помощью вертикальных движений хвоста, некоторые вымершие рептилии обладают сходным комплексом вышеперечисленных остеологических признаков, в первую очередь, сохранением и даже увеличением длины поперечных отростков и гемальных дуг в средней и задней части хвоста. Это позволяет реконструировать их хвост в качестве единой дорсовентрально уплощенной гребной лопасти или обособленного горизонтального терминального хвостового плавника. Предположение, что за счет мягких тканей высота хвоста у таких рептилий становилась больше ширины, кажется невероятным, так как у современных полуводных и водных тетрапод мягкие ткани наращивают высоту или ширину хвоста в направлении, заданном пропорциями отростков хвостовых позвонков и гемальных дуг.

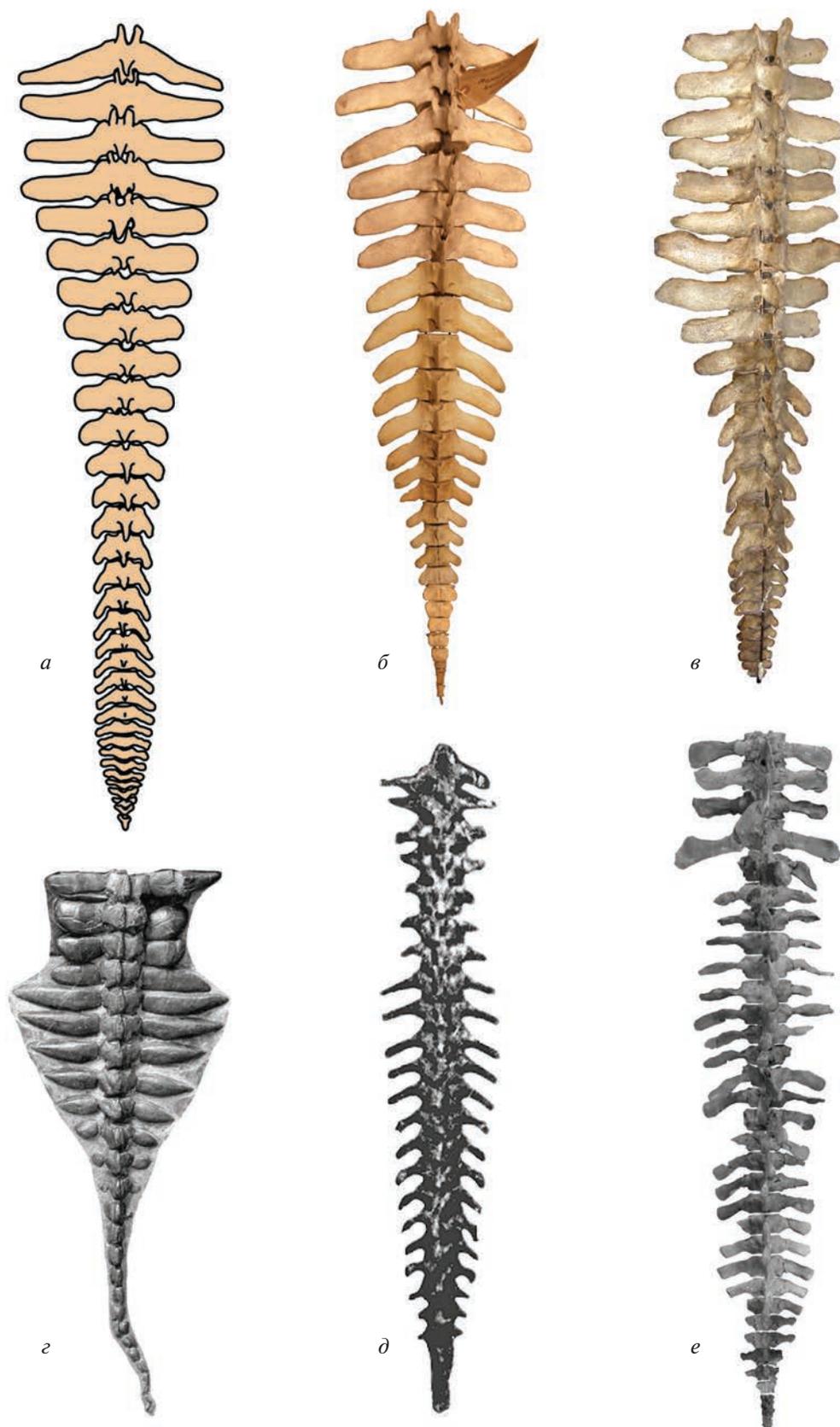


Рис. 9. Хвостовой отдел позвоночника, вид с дорсальной стороны: *a* – дюгонь *Dugong dugon* (по: Buchholtz et al., 2007); *б* – африканский ламантин *Trichechus senegalensis*, экз. № 09-5-240, Национальный музей Уэльса, Кардифф, Уэльс, фото Е.А. Сенниковой; *в* – стеллерова корова *Hydrodamalis gigas*, экз. № ЭФ 2756, Зоол. музей МГУ, Москва, Россия, фото А.Г. Сенникова; *г* – нотозавр *Brevicaudosaurus jiyangshanensis* (по: Shang et al., 2020); *д* – плезиозавр *Brancasaurus brancai* (по: Sachs et al., 2016); *е* – плезиозавр *Cryptoclidus oxoniensis* (по: Wilhelm, 2010).

Кроме того, для рептилий с широким и горизонтально уплощенным хвостом реконструируются (плезиозавры) или предполагаются по палеоихнологическим данным (нотозавры, плакодонты, танистрофеиды) синхронные взмахи задними конечностями при плавании, что, очевидно, связано с вертикальной гибкостью позвоночника и вертикальными движениями хвоста. В таком случае правый и левый *m. caudofemoralis longus* этих рептилий, очевидно, также сокращались синхронно, и опускали хвост в вертикальной плоскости. Однако рассмотрение возможного действия мускулатуры при движении хвоста требует дальнейших исследований.

Были высказаны предположения о плавании с помощью вертикальных изгибов хвоста, в первую очередь, плезиозавров (Fraas, 1910; Wegner, 1914; Sennikov, 2015, 2019; Sachs et al., 2016; Сенников, 2018; Otero et al., 2018), нотозавров и пистозавров (Sennikov, 2015, 2019; Сенников, 2018), плакодонтов (Pinna, Nosotti, 1989; Renesto, Tintori, 1995; Сенников, 2018; Sennikov, 2019), т.е., практически всех завроптеригий, кроме, возможно, наиболее базальных форм, таких, как пахиплеврозавры (Sennikov, 2015, 2019; Сенников, 2018). Родственные плакодонтам *Eusauropsphargis* и *Largocerphalosaurus* (Scheyer et al., 2017) с очень широким и плоским хвостом также плавали, скорее всего, с помощью вертикальных изгибов хвоста. Открытие следов и следовых дорожек морских рептилий *Dikoposichnus*, вероятно, оставленных нотозаврами, плакодонтами или их родственниками, с синхронной опорой на дно передними конечностями (Zhang et al., 2014; Xing et al., 2020), является дополнительным аргументом в пользу нетипичного для пресмыкающихся использования вертикальной флексии позвоночника при плавании.

У плезиозавров, наиболее специализированных к жизни в море, подобно сиренам и китообразным, поперечные отростки позвонков в самом конце хвоста исчезают, что, по-видимому, связано с формированием “пигостиля” как опоры терминального горизонтального хвостового плавника. Тем самым обеспечивается максимальное смещение назад, в наиболее эффективное положение, основной рабочей плоскости (Sennikov, 2015, 2019; Сенников, 2018). Наибольшее сходство по строению хвостового отдела позвоночника плезиозавры обнаруживают с ламантином и другими сиренами (Sennikov, 2015, 2019; Сенников, 2018; Otero et al., 2018) (рис. 9). Горизонтальный хвостовой плавник у плезиозавров, известный по единственному отпечатку, был, скорее всего, как и у ламантина, ромбической формы (Сенников, 2018; Otero et al., 2018; Sennikov, 2019).

Подобно водным млекопитающим с плоским и широким хвостом, плавающим с помощью его вертикальных изгибов, для вымерших рептилий с

подобным хвостом не были исключены его горизонтальные повороты при плавании, например, для маневрирования. Но горизонтальная подвижность хвоста не являлась для всех них основной при поступательном плавании.

НЕКОТОРЫЕ АДАПТАЦИИ АРХОЗАВРОМОРФ К ПЛАВАНИЮ

Нам известно не так много специализированных водных архозавров, и еще меньше — морских. Это, возможно, было обусловлено тем, что архозавры — наиболее успешная в эволюционном и экологическом плане группа рептилий, занявшая господствующее положение на суше в мезозое. Многие другие группы мезозойских пресмыкающихся перешли к водному образу жизни в основном в результате конкурентного вытеснения из наземных биотопов более успешными и продвинутыми сухопутными рептилиями, в первую очередь, именно архозаврами.

Многие водные архозавроморфы имели высокий и сжатый с боков хвост и, следовательно, плавали с помощью его горизонтальной подвижности. Это ряд водных эозухий, таких, как *Novasaurus*, *Tangasaurus* (Currie, 1981) (рис. 10, а, б) и другие. Среди пролацертилий пермский *Protosaurus* также имел высокие остистые отростки и гемальные дуги хвостовых позвонков, т.е., высокий хвост, и, вероятно, использовал при плавании его горизонтальные движения.

В то же время, среди ранних архозавроморф вертикальные движения хвоста при плавании, вероятно, использовали морские, сходные с завроптеригиями эозухии *Claudiosaurus* (McMenamin, 2019), а также водные пролацертилии — танистрофеиды (Renesto, 2005; Sennikov, 2015, 2019; Renesto, Saller, 2018), имевшие широкий и плоский в его передней части хвост. Находки следов *Gwyneddichnium*, относимых к танистрофеидам, скорее всего, к *Tanytrachelos*, с синхронной опорой на дно задними конечностями, являются важным аргументом, подтверждающим использование ими при плавании вертикальной гибкости позвоночника (Renesto, Saller, 2018). Удлинение поперечных отростков переднехвостовых позвонков наблюдается уже у близкого к танистрофеидам *Mastigospemus*, что может указывать на переход к вертикальной подвижности хвоста при плавании.

Хористодеры имели очень широкое дорсовентрально уплощенное тело, иммобилизованное пахиостозными грудными ребрами и массивным каркасом из расширенных брюшных ребер, соприкасающихся между собой (Erikson, 1985). Такое строение туловища ограничивало его латеральную и вертикальную гибкость. У некоторых хористодер поперечные отростки переднехвостовых позвонков длиннее, чем остистые отростки и

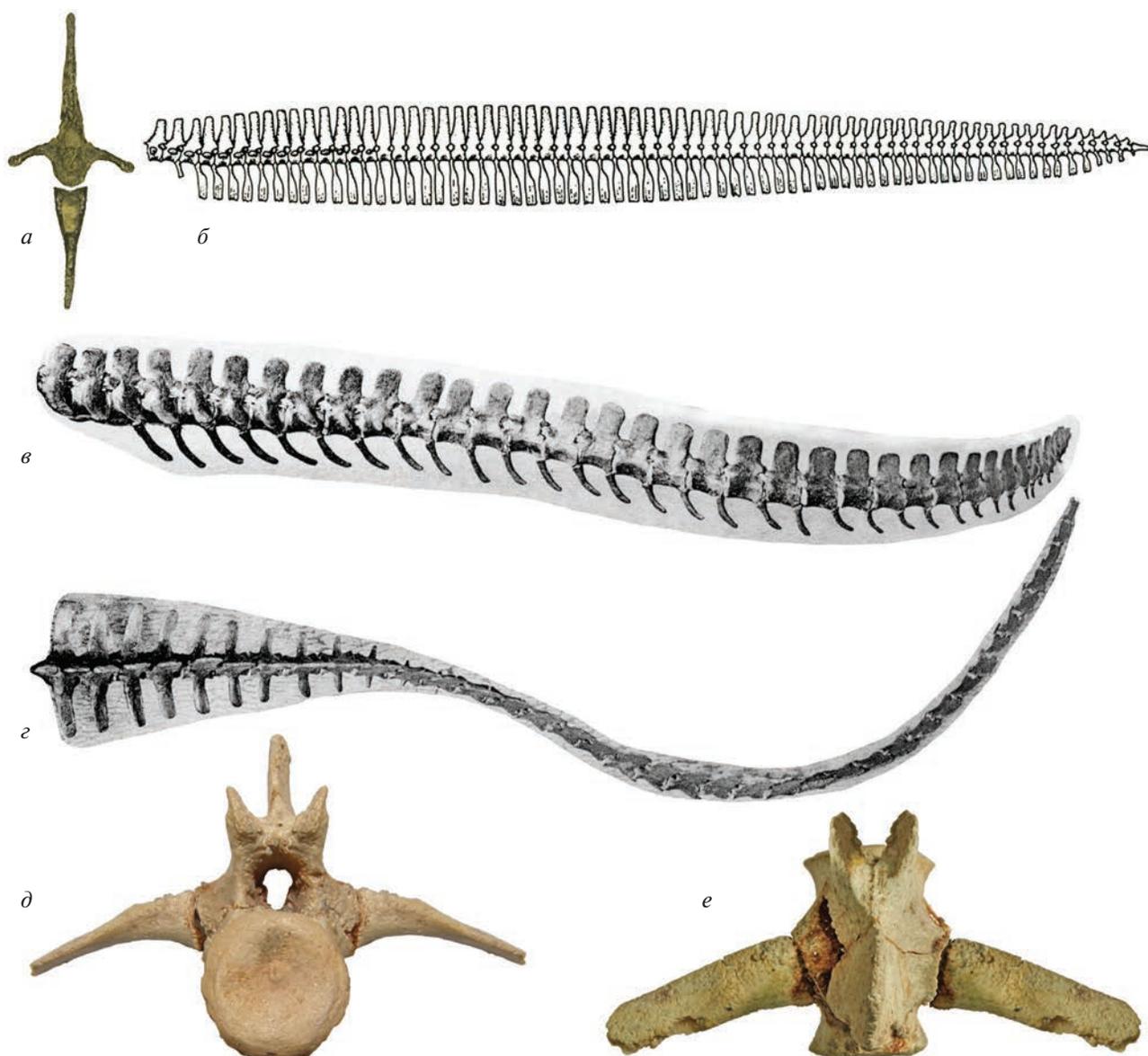


Рис. 10. *a* – Эозухия *Tangasaurus* sp., среднехвостовой позвонок, вид с краниальной стороны, экз. № 990, Зоол. музей, Кэмбридж, Великобритания, фото Е.А. Сенниковой; *б* – эозухия *Novasaurus boulei*, хвостовой отдел позвоночника, вид с левой стороны (по: Currie, 1981); *в*, *г* – хористодера *Champsosaurus laramienseis*, хвостовой отдел позвоночника: *в* – вид с левой стороны, *г* – вид с дорсальной стороны (по: Brown, 1905); *д*, *е* – хористодера *Irenosaurus egloni*, экз. ПИН, № 3386/2-11, переднехвостовой позвонок: *д* – вид с краниальной стороны, *е* – вид с дорсальной стороны, фото Е.А. Сенниковой.

гемальные дуги – например, у *Champsosaurus* (рис. 10, *в*, *г*) (Brown, 1905; Russell, 1956; Erikson, 1972, 1987) и у *Irenosaurus*, т.е., хвост в передней части у них был широкий и плоский, как и их туловище. Кроме того, пре- и постзигапофизы переднехвостовых позвонков *Simoedosaurus*, *Champsosaurus* (Erikson, 1972, 1987), *Irenosaurus* (рис. 10, *д*, *е*) и других хористодер очень узко поставлены: левые и правые сильно сближены, плоскости их фасеток расположены почти парасагиттально. Между презигапофизами остается

лишь небольшая вертикальная щель, в которую входят постзигапофизы предыдущего позвонка. Это делало возможной в основном вертикальную подвижность и ограничивало горизонтальную, т.е., при плавании хористодеры должны были использовать вертикальные движения в основании хвоста. Однако в средней части хвоста у *Champsosaurus* (Erikson, 1985) и у *Khurendukhosaurus* (Matsumoto et al., 2009) остистые отростки чуть длиннее поперечных, т.е., в этой части хвост был немного сжатым с боков, что может быть признаком гори-

зонтальной подвижности хвоста при водной локомоции, как и сохранение остистых отростков и гемальных дуг в заднем отделе хвоста. Поэтому вопрос об использовании преимущественно вертикальных или горизонтальных изгибов хвоста у хористодер при плавании остается открытым и требует дальнейшего изучения.

Большинство архозавров, которые, по всей видимости, вели полуводный или водный образ жизни, имело высокий, сжатый с боков хвост с высокими остистыми отростками и гемальными дугами, и использовало при плавании его горизонтальные движения. Из ранних архозавров (текодонт) можно привести паразухий, *Vancleavea*, *Qianosuchus* и *Litorosuchus* (Li et al., 2006, 2016; Nesbitt et al., 2009; Heckert et al., 2021 и др.) (рис. 11, а, б). Если паразухии и *Vancleavea* были обитателями континентальных водоемов, то *Qianosuchus* и *Litorosuchus* найдены в морских отложениях. Даже преимущественно наземные текодонты – эритрозухиды, рауизухиды, попозавриды и другие – имели довольно узкий и высокий хвост. Современные крокодилы, перешедшие к полуводному образу жизни, имеют высокий, сжатый с боков хвост (рис. 2, 3) и плавают с помощью его горизонтальных изгибов. Это справедливо и для всех ископаемых представителей этого отряда (рис. 11, в). Даже у нотозухий и себекозухий, наиболее наземных среди крокодилов, хвост был достаточно высоким, и они плавали с помощью его горизонтальных движений. У морских, чисто водных талаттозухий обособляется вертикальный терминальный хвостовой плавник (Sennikov, 2015, 2019; Сенников, 2018). Динозавры при плавании, очевидно, также использовали горизонтальные изгибы хвоста. Для спинозаврид, *Ceratosaugus*, гадрозаврид, игуанодонтид и ряда протоцератопид (Brown, 1916; Brown, Schlaikjer, 1942; Madsen, 1976; Taquet, 1976; Терещенко, 2008; Ibrahim et al., 2020 и др.) явным указанием на такой способ водной локомоции является форма хвоста – высокого и сжатого с боков, с очень высокими остистыми отростками и гемальными дугами хвостовых позвонков (рис. 11, г–е). Это подтверждается и следовыми дорожками плавающих динозавров, касавшихся дна попеременно левыми и правыми конечностями (Ezquerro et al., 2007; Xing et al., 2013 и др.).

Следует обратить внимание, что даже в пределах одного семейства, как, например, у *Protoceratopidae*, по различию в строении хвоста можно предположить существование ряда форм – от относительно наземных до более или менее полуводных, в различной степени адаптированных к плаванию (Терещенко, 2008). Среди позднерукопоставить предположительно более наземного *Allosaurus*, с почти округлым в сечении хвостом, и *Ceratosaugus*, очевидно, более приспособленного к

плаванию, с высоким, сжатым с боков хвостом (Madsen, 1976) (рис. 12). Благодаря разной форме хвоста и, вероятно, разной способности к плаванию динозавры, сходные по строению черепа и скелета в целом, могли обитать в различных биотопах и занимать хотя и близкие, но не сильно перекрывающиеся экологические ниши.

ОСОБЕННОСТИ ВОДНОЙ ЛОКОМОЦИИ ДОСВЕЛЛИИД И ПРОТЕРОХАМПСИЙ

Хотя высокий и сжатый с боков хвост как основной движитель при плавании с помощью его горизонтальной ундуляции типичен для полуводных и водных архозавров, некоторые текодонты, возможно, являлись исключением. К ним, вероятно, относятся протерохампсии и родственные им досвеллииды, остатки которых обнаружены в континентальных отложениях.

Досвеллииды – своеобразные панцирные текодонты, вероятно, являющиеся специализированными протерозухиями (Weems, 1980). Строение черепа *Doswellia* – уплощенного, с орбитами, направленными вверх, очевидно, может служить указанием на их водный или, по крайней мере, полуводный образ жизни. Конечности относительно короткие. Туловище уплощенное дорсовентрально (горизонтально), покрытое на спине сплошным остеодермальным панцирем, что должно было существенно ограничивать его горизонтальные изгибы. Хвост в передней части также горизонтально уплощенный и широкий, т.к. длина поперечных отростков намного превышает высоту остистых отростков и гемальных дуг (рис. 13). В задней части хвоста сохраняются поперечные отростки, хотя и короткие. Остистые отростки хвостовых позвонков ниже, чем туловищных. Строение хвостовых позвонков *Doswellia* указывает на ограничение боковой гибкости и на возможность вертикальных изгибов хвоста (Weems, 1980). Фасетки пре- и постзигапофизов хвостовых позвонков расположены почти вертикально. Восьмой или девятый хвостовой позвонок, отличающийся по своему строению (перевернуто-трапециевидная форма его тела дает наклон последующей части хвоста вниз), очевидно, являлся шарнирным, и здесь было место максимальной подвижности в вертикальной плоскости. Автор первоописания (Weems, 1980) даже допускал для *Doswellia* возможность сворачиваться наподобие броненосца. Исходя из этого, для досвеллиид более вероятно было бы предположить плавание с помощью вертикальных изгибов хвоста.

Протерохампсии, включающие в себя семейства *Cerritosauridae* и *Proterochampsidae*, – своеобразные специализированные протерозухии, парадоксально сочетающие признаки возможного водного образа жизни и адаптации к наземной локомоции (Sill, 1967; Romer, 1972; Trotteyn et al.,

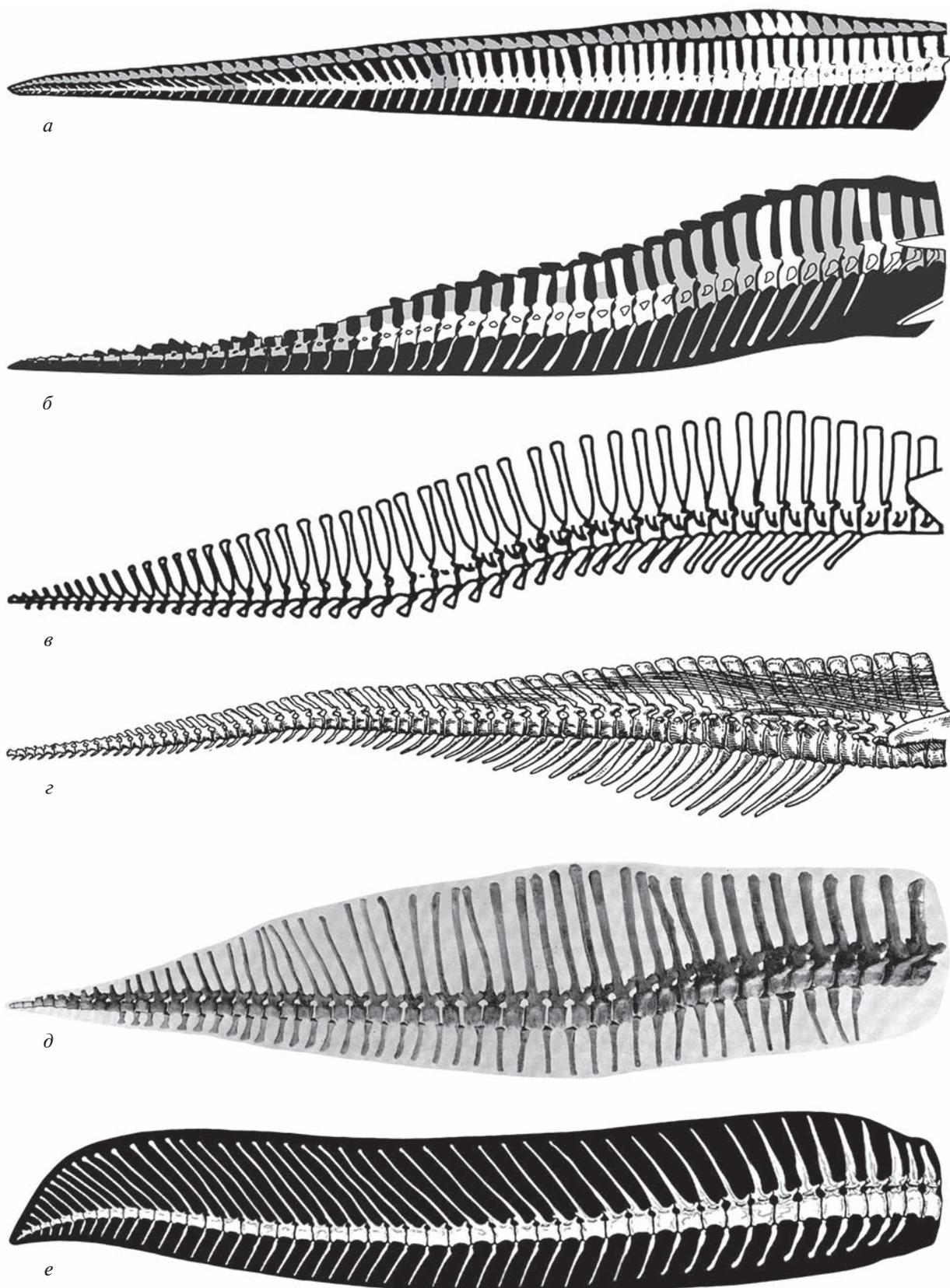


Рис. 11. Хвостовой отдел позвоночника, вид с правой стороны: *a* – протерозухия *Litorosuchus somnii* (по: Li et al., 2016); *б* – паразухия *Smilosuchus gregorii* (по: Heckert et al., 2021); *в* – крокодил *Congosaurus bequaerti* (по: Schwarz-Wings et al., 2009); *г* – гадрозавр *Corythosaurus casuarius* (по: Brown, 1916); *д* – цератопс *Leptoceratops cerorhynchus* (по: Brown, Schlaikjer, 1942); *е* – теропод *Spinosaurus aegyptiacus* (по: Ibrahim et al., 2020).

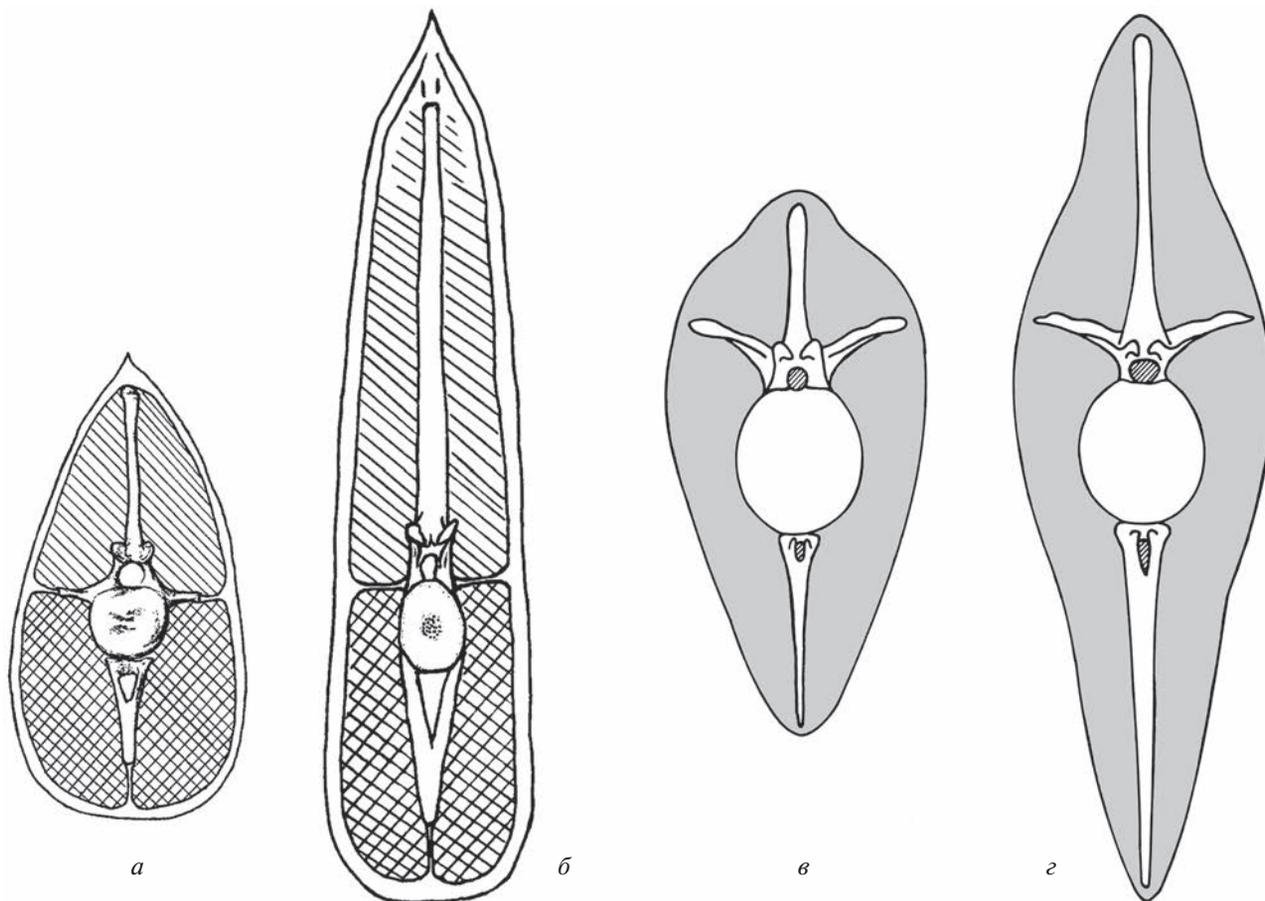


Рис. 12. Поперечный разрез хвоста: *a, б* – в средней части хвоста (по: Терешенко, 2008): *a* – протоцератопид *Leptosceratops gracilis*, *б* – протоцератопид *Bagaceratops* sp.; *в, з* – в передней части хвоста (по: Madsen, 1976): *в* – аллозаврид *Allosaurus fragilis*, *з* – цератозаврид *Ceratosaurus nasicornis*.

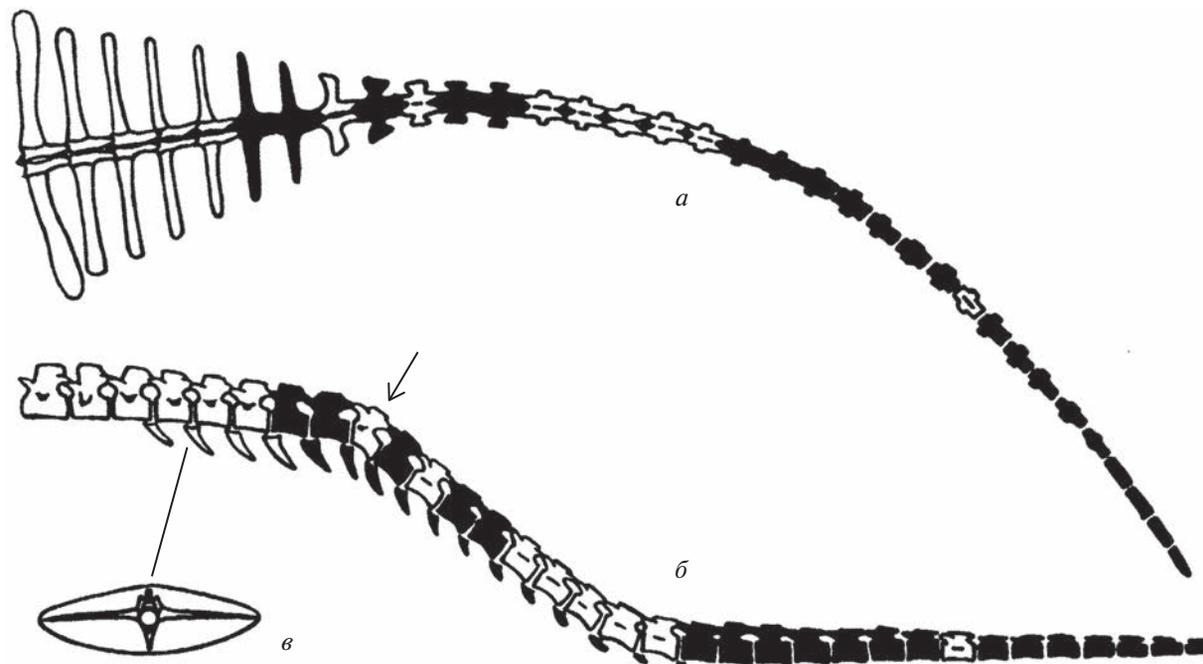


Рис. 13. Протерозухия *Doswellia kaltenbachi* (по: Weems, 1980): *a, б* – хвостовой отдел позвоночника: *a* – вид с дорсальной стороны, *б* – вид с левой стороны; *в* – поперечный разрез передней части хвоста. Стрелкой показан позвонок особенного строения, которое обуславливает наклон последующей части хвоста вниз.

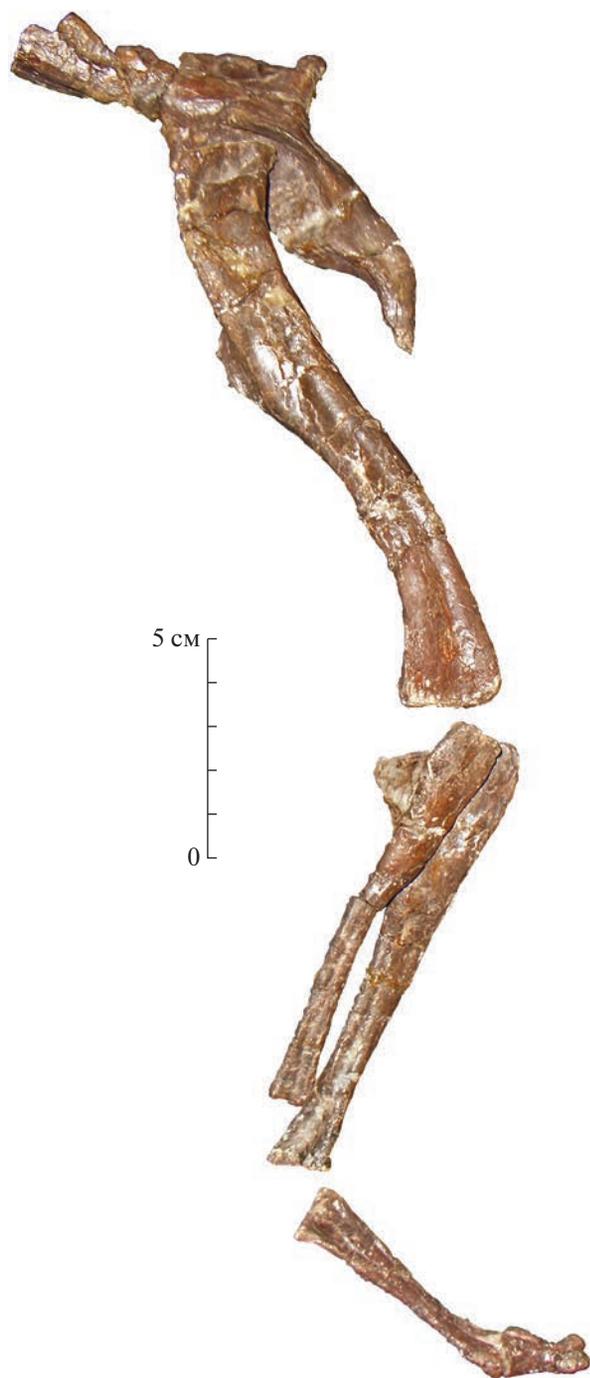


Рис. 14. Протерохампсия *Chanaresuchus* sp., экз. PVL № 6244, Музей Естественной истории Фонда Мигэля Лилло, Тукуман, Аргентина, скелет правой задней конечности и тазовый пояс, вид с латеральной стороны, фото А.Г. Сенникова.

2013). С одной стороны, череп у них дорсовентрально уплощенный, длинный и широкий в задней части, ноздри направлены вверх, несколько отстоят от переднего конца рыла, орбиты направлены немного вбок, но больше вверх, хоаны отодвинуты довольно далеко назад (начальная стадия образования вторичного неба). Эти призна-

ки, интерпретируемые как результат адаптации к водному образу жизни, последовательно усиливаются в морфологическом ряду от *Tropidosuchus* до *Proterochampsia*, достигая у последнего гипертрофированной степени развития (Sill, 1967; Trotteyn et al., 2013). С другой стороны, по строению локомоторного аппарата протерохампсии, особенно церритозавриды, гораздо более продвинуты в сторону быстрой наземной локомоции, чем протерозухиды и эритрозухиды, и достигают уже псевдозухового уровня организации — скапулокораконд узкий и высокий, гленоидная впадина обращена преимущественно назад, задние конечности значительно длиннее передних, дистальные отделы задних конечностей особенно удлиненные, кости ног грацильные (рис. 14), вертлужная впадина глубокая, супраацетабулярный гребень хорошо развит, бедренная кость сигмоидально изогнута, с мощным четвертым трохантером, стопа симметричная, третий палец заметно длиннее четвертого, пятый палец частично редуцирован, над позвоночником развит одинарный ряд остеодерм, сочлененных между собой (на один позвонок приходится около трех остеодерм) (Romer, 1972). Все эти признаки указывают на возможность быстрой наземной локомоции при приближенной к парасагиттальной постановке конечностей и, возможно, пальцехождение (Romer, 1972), по крайней мере, факультативном (рис. 15). Развитие сагиттального ряда сочлененных остеодерм, вероятно, связано с развитием у протерохампсий вертикальной флексии позвоночника, как у крокодилов (организация осевого комплекса по принципу балочного моста) (Frey, 1985, 1988) и псевдозухий (Сенников, 1995). Появление же у протерохампсий одинарного, а не двойного ряда остеодерм и своеобразное их строение, однозначно свидетельствует о независимом достижении ими псевдозухового уровня организации локомоторного аппарата, параллельно с псевдозухиями и орнитозухиями.

Такое противоречивое сочетание у протерохампсий ярко выраженных признаков в строении черепа, указывающих на глубокую специализацию к водному образу жизни, и признаков в строении посткраниального скелета, столь же очевидно говорящих о прогрессивном развитии способности к активной наземной локомоции, ставят в тупик исследователей, пытающихся определить, какой образ жизни вели протерохампсии — преимущественно наземный или водный. Гистологическое изучение строения их костей также не внесло ясность в этом вопросе (Arcucci et al., 2019).

Во время изучения материалов по ранним архозаврам в 2011 г. в Аргентине автор данной статьи обратил внимание на важную особенность морфологии церритозавриды *Chanaresuchus bonapartei*, не отмеченную до сих пор другими исследователями. У *Ch. bonapartei*, экз. PVL № 4575,

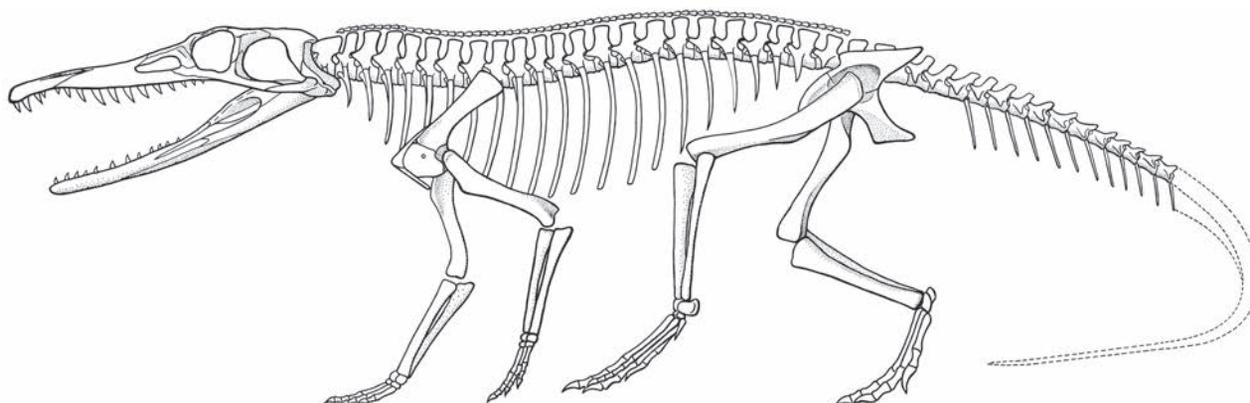


Рис. 15. Реконструкция скелета протерохампсии *Chanaresuchus bonapartei*, вид с левой стороны (по: Romer, 1972).



Рис. 16. Протерохампсия *Chanaresuchus bonapartei*, экз. PVL № 4575, Музей Естественной истории Фонда Мигэля Лилло, Тукуман, Аргентина, передняя часть хвостового отдела позвоночника на породе: *a* — вид с дорсальной стороны, *б* — вид с дорсо-латеральной стороны (сверху-слева). Фото А.Г. Сенникова.

достаточно полного и хорошо сохранившегося скелета, бросается в глаза необычное строение плоского и мощного хвоста (рис. 16). Остистые отростки и гемальные дуги хвостовых позвонков

в передней половине хвоста короткие, зато поперечные отростки длинные, широкие и мощные, дорсовентрально уплощенные, более чем в два раза длиннее остистых отростков, что характерно



Рис. 17. Протерохампсия *Tropidosuchus romeri*, Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, Тукуман, Аргентина, хвостовой отдел позвоночника на породе: *a* – экз. PVL № 4601, вид с вентральной стороны; *б* – экз. PVL № 4603, вид с правой стороны, над остистыми отростками в передней части хвоста расположен медиальный ряд сочлененных остеодерм. Обозначение: Ptr – поперечные отростки на заднехвостовых позвонках. Фото П.Е. Ортис (P.E. Ortiz).

для тетрапод, плавающих с помощью вертикальных изгибов хвоста. Длинные и широкие поперечные отростки в передней части хвоста имеются и у другого экземпляра *Chanaresuchus* – PVL № 6244. У церритозарида *Tropidosuchus romeri* (экз. PVL №№ 4601 и 4603) поперечные отростки на позвонках в передней части хвоста также достаточно длинные и широкие, сохраняются почти до конца хвоста, хотя и укорачиваются (рис. 17). Остистые отростки у хвостовых позвонков *Chanaresuchus* и *Tropidosuchus* ниже, чем у туловищных. Таким образом, хвост этих церритозаврид был длинным, широким и дорсовентрально уплощенным до самого его конца и представлял собой единый горизонтальный плавник. Его ширина увеличивалась, очевидно, еще и за счет мягких тканей, однако вряд ли имелся обособленный терминальный плавник. По мнению автора, наиболее близкий аналог церритозаврид по строению хвоста и по способу плавания – гигантская выдра (*Pteronura brasiliensis*) (рис. 18). Горизонтальные изгибы хвоста, видимые на некоторых образцах, например, *Chanaresuchus bonapartei*, экз. PVL № 4575 и *Tropidosuchus romeri*, экз. PVL № 4601, не противоречат использованию вертикальной гибкости хвоста при плавании, т.к. вертикальные изгибы сильно выражены у *Tropidosuchus romeri*, экз. PVL № 4603 (рис. 17, б). Во всяком случае, широкий и плоский по всей длине хвост протерохампсий мог действовать как эф-

фективный движитель при плавании скорее посредством его вертикальных изгибов. Горизонтальные же движения могли играть важную роль при маневрировании животного. Таким образом, для *Chanaresuchus* и *Tropidosuchus* предположение о плавании преимущественно с помощью вертикальной подвижности хвоста кажется более вероятным. По аналогии, такой же способ плавания можно предположить и для остальных протерохампсий, однако они представлены недостаточно полным и сохранным материалом, что не позволяет сделать окончательные выводы.

Такое необычное специализированное строение хвоста *Chanaresuchus* и *Tropidosuchus* – дополнительный аргумент в пользу водного или полуводного образа жизни этих и других протерохампсий. В то же время, строение конечностей и их поясов говорит в пользу быстрой наземной локомоции и наземного образа жизни *Chanaresuchus* и других церритозаврид. В этом они также обнаруживают сходство с бразильской выдрой, которая и отлично плавает, но и достаточно ловко перемещается по суше. Во всяком случае, можно утверждать, что представители протерохампсий сочетали в себе специфические, необычные черты специализации и в водной, и в наземной локомоции.

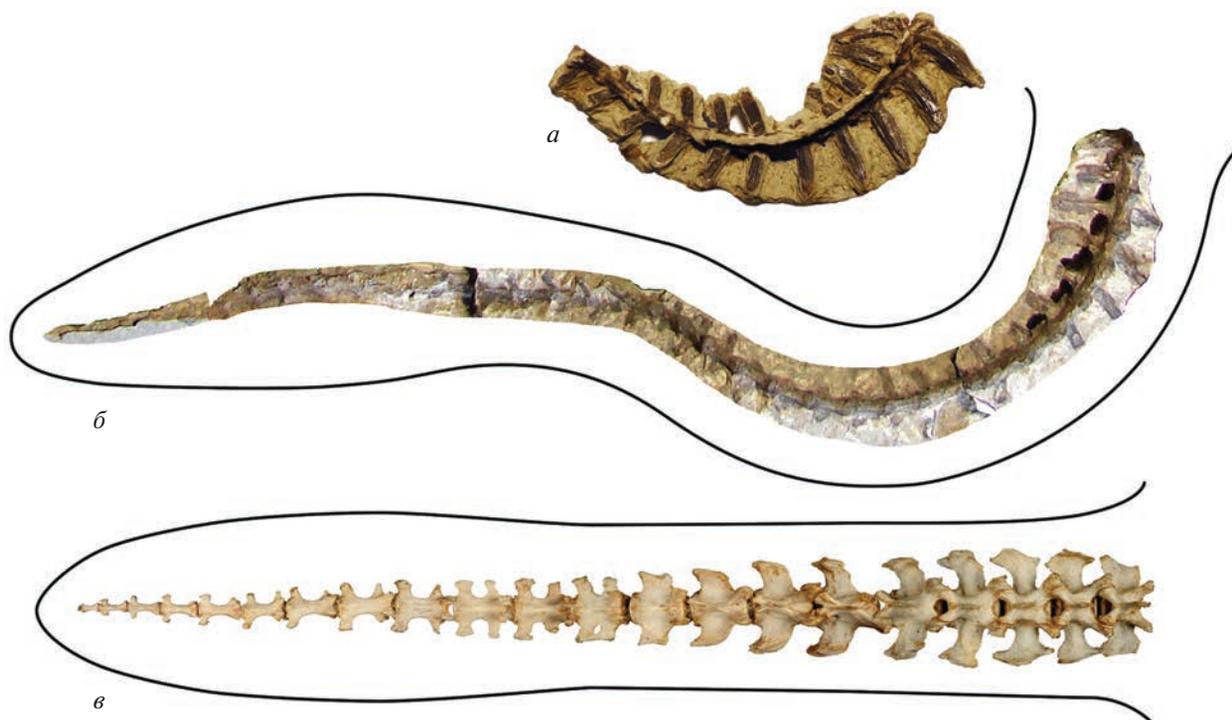


Рис. 18. Хвостовой отдел позвоночника: *a* – протерохампсия *Chanaresuchus bonapartei*, экз. PVL № 4575, Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, Тукуман, Аргентина, вид с дорсальной стороны (зеркально отображено), фото А.Г. Сенникова; *б* – протерохампсия *Tropidosuchus gomezi*, экз. PVL № 4601, Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, Тукуман, Аргентина, вид с вентральной стороны, фото П.Е. Ортис (P.E. Ortiz); *в* – бразильская выдра *Pteronura brasiliensis*, экз. MNHN-ZM-AC-A1918, Музей естественной истории, Париж, Франция, вид с дорсальной стороны, фото Ж. Верон (Geraldine Veron, Paris). Для *Pteronura brasiliensis* показан внешний контур хвоста с мягкими тканями, для *Tropidosuchus gomezi* – гипотетическая реконструкция контура хвоста с мягкими тканями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ имеющихся данных показал, что ранее было недооценено разнообразие адаптаций к водному образу жизни и плаванию у ископаемых рептилий, в т.ч. в морфологии хвоста. Некоторым группам морских и пресноводных рептилий были присущи дорсовентрально уплощенная форма хвоста и, вероятно, плавание с помощью его вертикальных движений, что в настоящее время неизвестно среди пресмыкающихся, но характерно для многих водных млекопитающих. Развитие у ранних архозавров вертикальной гибкости позвоночника как важного звена локомоторного аппарата, очевидно, способствовало большей вертикальной подвижности хвоста.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-04-00070.

Автор весьма признателен П.Е. Ортису (P.E. Ortiz) и Д.А.Г. Лопесу (D.A.G. Lopez, Cátedra de Paleontología, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán), Тукуман, Аргентина за предоставление фотографий образцов протерохампсий;

Ж. Верон (G. Veron, Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité, Muséum National d’Histoire Naturelle), Париж, Франция за предоставление фотографий образца *Pteronura brasiliensis*; А.В. Тихомировой, Зоологический музей МГУ, Москва и И.Г. Данилову, Зоологический ин-т РАН, С.-Петербург, Россия, за предоставление возможности изучения и фотографирования образцов тетрапод; М. Х. Троттейн (M.J. Trotteyn, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas), Буэнос-Айрес, Аргентина за ценные консультации. Автор также выражает искреннюю благодарность Х.Б. Десохо (J.B. Desojo, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas), Р.Н. Мартинесу (R.N. Martínez, Instituto y Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de San Juan) и всем аргентинским коллегам, благодаря содействию и помощи которых автор смог осуществить в 2011 г. визит в Аргентину и участие в “Четвертом Латиноамериканском конгрессе по палеонтологии позвоночных” и изучение материалов по ископаемым тетраподам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ивлев Ю.Ф., Кузнецов А.Н., Рutowская М.В. Предварительные данные о кинематике плавания русской выху-

- холи (*Desmana moschata* L.) // Докл. Акад. наук. Общ. биол. 2010. Т. 431. № 6. С. 836–840.
- Кузнецов А.Н., Терещенко В.С. Методика расчета боковой и вертикальной подвижности между платицельными позвонками у тетрапод // Палеонтол. журн. 2010. № 2. С. 83–99.
- Лавров Л.С. Бобры Палеоарктики. Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 1981. 272 с.
- Ламантин. Морфологические адаптации / Ред. В.Е. Соколов. М.: Наука, 1986. 404 с.
- Мордвинов Ю.Е. Функциональная морфология плавания птиц и полуводных млекопитающих. Киев: Наук. думка, 1984. 168 с.
- Сенников А.Г. Ранние текодонты Восточной Европы. М.: Наука, 1995. 142 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 263).
- Сенников А.Г. Особенности строения и локомоторной функции хвоста у завроптеригий // Зоол. журн. 2018. Т. 97. № 8. С. 1041–1054.
- Терещенко В.С. К реконструкции позвоночного столба протоцератопса // Палеонтол. журн. 1991. № 2. С. 86–96.
- Терещенко В.С. Адаптивная специфика протоцератопидов (*Ornithischia: Neoceratopsia*) // Палеонтол. журн. 2008. № 3. С. 50–64.
- Arcucci A., Previtiera E., Mancuso A.C. Ecomorphology and bone microstructure of *Proterochampsia* from the Chañares Formation // *Acta Palaeontol. Pol.* 2019. V. 64. № 1. P. 157–170.
- Brown B. The osteology of *Champsosaurus* Cope // *Mem. Amer. Mus. Natur. Hist.* 1905. V. 9. № 1. P. 1–26.
- Brown B. *Corythosaurus casuarius*: skeleton, musculature and epidermis. Second paper // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 1916. V. 35. Art. 38. P. 709–716.
- Brown B., Schlaikjer E.M. The skeleton of *Leptoceratops* with the description of a new species // *Amer. Mus. Novit.* 1942. № 1169. P. 1–15.
- Buchholtz E.A. Implications of vertebral morphology for locomotor evolution in early Cetacea // *The Emergence of Whales, Evolutionary Patterns in the Origin of Cetacea* / Ed. Thewissen J.G.M. N.Y.: Plenum Press, 1998. P. 325–351.
- Buchholtz E.A., Booth A.C., Webbink K.E. Vertebral anatomy in the Florida manatee, *Trichechus manatus latirostris*: A developmental and evolutionary analysis // *The Anatomical Record.* 2007. V. 290. № 6. P. 624–637.
- Currie P.J. *Hovasaurus boulei*, an aquatic eosuchian from the Upper Permian of Madagascar // *Palaeontol. Africana.* 1981. V. 24. P. 99–168.
- Erickson B.R. The lepidosaurian reptile *Champsosaurus* in North America // *Monogr. Sci. Mus. Minnesota.* 1972. V. 1. (Paleontol.). P. 1–91.
- Erickson B.R. Aspects of some anatomical structures of *Champsosaurus* (Reptilia: Eosuchia) // *J. Vertebr. Paleontol.* 1985. V. 5. № 2. P. 111–127.
- Erickson B.R. *Simoedosaurus dakotensis*, new species, a diapsid reptile (Archosauromorpha; Choristodera) from the Paleogene of North America // *J. Vertebr. Paleontol.* 1987. V. 7. № 3. P. 237–251.
- Ezquerro R., Doublet S., Costeur L. et al. Were non-avian theropod dinosaurs able to swim? Supportive evidence from an Early Cretaceous trackway, Cameros Basin (La Rioja, Spain) // *Geology.* 2007. V. 35. № 6. P. 507–510.
- Fish F.E. Function of the compressed tail of surface swimming Muskrats (*Ondatra zibethicus*) // *J. Mammalogy.* 1982. V. 63. № 4. P. 591–597.
- Fish F.E. Association of propulsive swimming mode with behavior in river otters (*Lutra canadensis*) // *J. Mammalogy.* 1994. V. 75. № 4. P. 989–997.
- Fish F.E., Rybczynski N., George V. et al. The role of the tail or lack thereof in the evolution of tetrapod aquatic propulsion // *Integr. and Compar. Biol.* 2021. V. 61. № 2. P. 398–413.
- Fraas E. Plesiosaurier aus dem oberen Lias von Holzmaden // *Palaeontogr.* 1910. Bd 57. Lf. 3–4. S. 105–140.
- Frey E. Biomechanics of terrestrial locomotion in crocodiles // *Konstruktionsprinzipien lebender und ausgestorbener Reptilien: Konzepte SF B230.* Stuttgart, 1985. H. 4. S. 145–169.
- Frey E. Das Tragsystem der Krokodile – eine biomechanische und phylogenetische Analyse // *Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. A.* 1988. № 26. S. 1–60.
- Frey E., Mulder E.W.A., Stinnesbeck W. et al. A new polycotylid plesiosaur with extensive soft tissue preservation from the early Late Cretaceous of northeast Mexico // *Bol. Soc. Geol. Mexicana.* 2017. V. 69. № 1. P. 87–134.
- Gregory W.K. *Evolution Emerging.* V. 2. N.Y.: The Macmillan co., 1951. 1014 p.
- Heckert A.B., Viner T.C., Carrano M.T. A large, pathological skeleton of *Smilosuchus gregorii* (Archosauriformes: Phytosauria) from the Upper Triassic of Arizona, U.S.A., with discussion of the paleobiological implications of paleopathology in fossil archosauromorphs // *Palaeontol. Electron.* 2021. V. 24. № 2. Iss. a21. P. 1–36.
- Howell A.B. The swimming mechanism of the Platypus // *J. Mammalogy.* 1937. V. 18. № 2. P. 217–222.
- Ibrahim N., Maganuco S., Dal Sasso C. et al. Tail-propelled aquatic locomotion in a theropod dinosaur // *Nature.* 2020. V. 581. № 7806. P. 67–70.
- Li C., Wu X.-C., Cheng Y.-N. et al. An unusual archosaurian from the marine Triassic of China // *Naturwiss.* 2006. V. 93. № 4. P. 200–206.
- Li C., Wu X.-C., Zhao L.-J. et al. A new armored archosauriform (Diapsida: Archosauromorpha) from the marine Middle Triassic of China, with implications for the diverse life styles of archosauriforms prior to the diversification of Archosauria // *Sci. Natur.* 2016. V. 103. № 95. P. 1–23.
- Lindgren J., Caldwell M.W., Konishi T., Chiappe L.M. Convergent evolution in aquatic tetrapods: insights from an exceptional fossil mosasaur // *PLoS ONE.* 2010. V. 5. № 8. P. 1–10. e11998.
- Lindgren J., Kaddumi H.F., Polcyn M.J. Soft tissue preservation in a fossil marine lizard with a bilobed tail fin // *Nature Commun.* 2013. V. 4. № 2423. P. 1–8.
- Madsen J.H. *Allosaurus fragilis*: a revised osteology // *Bull. Utah Geol. Miner. Surv.* 1976. V. 109. P. 1–163.
- Matsumoto R., Suzuki S., Tsogtbaatar K., Evans S.E. New material of the enigmatic reptile *Khurendukhosaurus* (Diapsida: Choristodera) from Mongolia // *Naturwiss.* 2009. V. 96. № 2. P. 233–242.
- McMenamin M.A.S. Permian aquatic reptiles // *Preprints.* 2019. 2019080033 (doi:). P. 1–10. <https://doi.org/10.20944/preprints201908.0033.v1>
- Motani R. Evolution of fish-shaped reptiles (Reptilia: Ichthyopterygia) in their physical environments and constraints // *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* 2005. V. 33. P. 395–420.
- Nesbitt S.J., Stocker M.R., Small B.J., Downs A. The osteology and relationships of *Vancleavea campi* (Reptilia: Archosauriformes) // *Zool. J. Linn. Soc. London.* 2009. V. 157. P. 814–864.

- Otero R.A., Soto-Acuna S., Frank R.O., Keefe F.R.* Osteology of *Aristonectes quiriquinensis* (Elasmosauridae, Aristonectinae) from the Upper Maastrichtian of Central Chile // *J. Vertebr. Paleontol.* 2018. V. 38. № 1. P. 1–19. e1408638.
- Pinna G., Nosotti S.* Anatomia, morfologia funzionale e paleoecologia del rettile Placodonte, *Psephoderma alpinum* Meyer, 1858 // *Mem. Soc. Ital. Sci. Natur., Mus. Civ. Sci. Natur. Milano.* 1989. V. 25. P. 17–49.
- Renesto S.* A new specimen of *Tanystropheus* (Reptilia, Protorosauria) from the Middle Triassic of Switzerland and the ecology of the genus // *Riv. Ital. Paleontol. Stratigr.* 2005. V. 111. № 3. P. 377–394.
- Renesto S., Saller F.* Evidences for a semiaquatic life style in the Triassic diapsid reptile *Tanystropheus* // *Riv. Ital. Paleontol. Stratigr.* 2018. V. 124. № 1. P. 23–34.
- Renesto S., Tintori A.* Functional morphology and mode of life of the Late Triassic placodont *Psephoderma alpinum* Meyer from the Calcare di Zorzino (Lombardy, N. Italy) // *Riv. Ital. Paleontol. Stratigr.* 1995. V. 101. № 1. P. 37–48.
- Romer A.S.* The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna. XII. The postcranial skeleton of the thecodont *Chanaresuchus* // *Breviora.* 1972. № 385. P. 1–21.
- Russell L.S.* The Cretaceous reptile *Champsosaurus natator* Parks // *Bull. Nat. Mus. Canada.* 1956. V. 145. P. 1–25.
- Sachs S., Hornung J.J., Kear B.P.* Reappraisal of Europe's most complete Early Cretaceous plesiosaurian: *Branca-saurus brancai* Wegner, 1914 from the "Wealden facies" of Germany // *PeerJ.* 2016. № 4. P. 1–79. e2813. <https://doi.org/10.7717/peerj.2813>
- Sander P.M.* Ichthyosauria: their diversity, distribution, and phylogeny // *Paläontol. Z.* 2000. Bd 74. № 1–2. P. 1–35.
- Scheyer T.M., Neenan J.M., Bodogan T. et al.* A new, exceptionally preserved juvenile specimen of *Eusauropsphargis dalsassoi* (Diapsida) and implications for Mesozoic marine diapsid phylogeny // *Sci. Rep.* 2017. V. 7. № 4406. P. 1–22.
- Schwarz-Wings D., Frey E., Martin T.* Reconstruction of the bracing system of the trunk and tail in hyposaurine dyrosaur (Crocodylomorpha; Mesoeucrocodylia) // *J. Vertebr. Paleontol.* 2009. V. 29. № 2. P. 453–472.
- Sennikov A.G.* New data on the herpetofauna of the Early Triassic Donskaya Luka locality, Volgograd Region // *Paleontol. J.* 2015. V. 49. № 11. P. 1161–1173.
- Sennikov A.G.* Peculiarities of the structure and locomotor function of the tail in *Sauropterygia* // *Biol. Bull.* 2019. V. 46. № 7. P. 97–108.
- Shang Q.-H., Wu X.-Ch., Lia Ch.* New Ladinian nothosaurid (*Sauropterygia*) from Fuyuan, Yunnan Province, China // *J. Vertebr. Paleontol.* 2020. V. 40. № 3. P. 1–18.
- Sill W.D.* *Proterochampsia barrionuevoi* and the early evolution of the Crocodylia // *Bull. Mus. Compar. Zool.* 1967. V. 135. № 8. P. 415–446.
- Taquet P.* Géologie et Paléontologie du Gisement de Gado-ufaoua (Aptien du Niger). P.: Ed. du Centre National de la Recherche Scientifique, 1976. 191 p.
- Thewissen J.G.M., Fish F.E.* Locomotor evolution in the earliest cetaceans: functional model, modern analogues and paleontological evidence // *Paleobiology.* 1997. V. 23. № 4. P. 482–490.
- Trotteyn M.A., Arcucci A.A., Raugust T.* *Proterochampsia*: an endemic archosauriform clade from South America // *Geol. Soc. London, Spec. Publ.* 2013. V. 379. P. 59–90.
- Weems R.E.* An unusual newly discovered archosaur from the Upper Triassic of Virginia, U.S.A. // *Trans. Amer. Phil. Soc. New Ser.* 1980. V. 70. № 7. P. 1–53.
- Wegner T.* *Branca-saurus brancai* n.g. n.sp., ein Elasmosauridae aus dem Wealden Westfalens // *Branca-Festschrift. Gebrüde Bornträge / Ed. Schoendorf F. Berlin, 1914.* S. 235–305.
- Wilhelm B.C.* Novel anatomy of cryptoclidid plesiosaurs with comments on axial locomotion. A Thesis submitted to the Graduate College of Marshall University. Huntington: Marshall Univ., 2010. P. 1–70.
- Williston S.W.* Water reptiles of the past and present. Chicago: Univ. Chicago Press, 1914. 251 p.
- Xing L.D., Lockley M.G., Zhang J.P. et al.* A new Early Cretaceous dinosaur track assemblage and the first definite non-avian theropod swim trackway from China // *China Sci. Bull.* 2013. V. 58. № 19. P. 2370–2378.
- Xing L., Klein H., Lockley M.G. et al.* Footprints of marine reptiles from the Middle Triassic (Anisian-Ladinian) Guanling Formation of Guizhou Province, southwestern China: The earliest evidence of synchronous style of swimming // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2020. V. 558. 109943. P. 1–20.
- Young M.T., Brusatte S.L., Ruta M., Andrade M.B.* The evolution of *Metriorhynchoidea* (Mesoeucrocodylia: Thalattosuchia): an integrated approach using geometric morphometrics, analysis disparity and biomechanics // *Zool. J. Linn. Soc.* 2010. V. 158. № 4. P. 801–859.
- Zhang Q., Wen W., Shixue H. et al.* Nothosaur foraging tracks from the Middle Triassic of southwestern China // *Nature Commun.* 2014. V. 5. Iss. 3973. P. 1–12.

Some Morphofunctional Features of the Tail of Early Archosaurs in Relation to Swimming Adaptation

A. G. Sennikov

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

In ancient and modern aquatic and semi-aquatic tetrapods, several types of structure of the locomotor apparatus are presented, providing various styles of swimming. In the course of evolutionary adaptation to swimming, an important role was played by the morphological transformations of the tail, which often performs the main propulsion function. Modern reptiles (except turtles) swim mainly with the help of horizontal tail bends, while mammals swim either vertical or horizontal ones. Among extinct reptiles, *Sauropterygia* probably used vertical tail mobility when swimming. In most archosauromorphs, the tail became high, laterally compressed, and they swam mainly with the help of its horizontal movements. Among early archosaurs, *Proterochampsians* and *Doswelliids* are distinguished by their wide and dorsoventrally flat tails, which may indicate an adaptation to swimming using its vertical mobility.

Keywords: early archosaurs, *Proterochampsia*, *Doswelliidae*, tail morphology, aquatic locomotion

УДК 551.782.1:568.24:598.252.1

МЕЛКИЕ УТКИ (AVES: ANATIDAE) РАННЕГО–СРЕДНЕГО МИОЦЕНА ЕВРАЗИИ. 1. РЕВИЗИЯ *ANAS VELOX* MILNE-EDWARDS, 1868 И *ANAS SOPORATA* KUROCHKIN, 1976

© 2023 г. Н. В. Зеленков*

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

*e-mail: nzelen@paleo.ru

Поступила в редакцию 02.03.2023 г.

После доработки 22.03.2023 г.

Принята к публикации 22.03.2023 г.

Ревизия мелких (размером с современного чирка *Anas crecca* или мельче) утиных из среднего миоцена Франции (местонахождение Сансан) и Монголии (местонахождение Шарга) позволила уточнить таксономический статус и систематическое положение хорошо известных видов *Anas velox* Milne-Edwards, 1868 и *A. soporata* Kurochkin, 1976. Показано, что в фауне местонахождения Сансан присутствуют три мелких представителя семейства Anatidae: *A. velox* представляет собой нырковую утку, отчасти сходную с современными *Histrionicus*, но более мелкую — здесь этот вид перемещен в ископаемый род *Protomelanitta* Zelenkov, 2011 (базальные *Mergini*). Несколько более мелкая форма из Сансана представляет экологическую группу речных уток и относится к *Anas soporata* — виду, который ранее был описан из Монголии и здесь перемещен в род *Mioquerquedula* Zelenkov et Kurochkin, 2012. Кроме того, в фауне Сансана присутствует еще одна очень мелкая утка неясного систематического положения. Также описаны новые материалы по *Mioquerquedula soporata* comb. nov. и *M. minutissima* Zelenkov et Kurochkin, 2012 из среднего миоцена Монголии.

Ключевые слова: ископаемые птицы, Anseriformes, эволюция, таксономия, неоген, средний миоцен, Франция, Монголия

DOI: 10.31857/S0031031X23040153, **EDN:** OHZGLE

Птицы из семейства утиных (Anseriformes: Anatidae s.l.) — одни из характерных и наиболее заметных компонентов современных околводных экосистем. Группа относительно хорошо представлена в палеонтологической летописи, начиная с позднего олигоцена — раннего миоцена (Mlíkovský, 2002; Mourer-Chauviré et al., 2004; Worthy et al., 2007, 2022; Worthy, 2009; Зеленков, 2012, 2019; Mayr, 2017; Zelenkov et al., 2018 и др.); это указывает на стабильно важную роль утиных в фаунистических сообществах позвоночных на протяжении значительной части позднего кайнозоя.

Базальные представители отряда Anseriformes (как стволовые, так и кроновые) — в основном, относительно крупные птицы (размером с гуся или лебедя; Tambussi et al., 2019; Zelenkov, 2019 и др.). Мелкий размер, по-видимому, является продвинутой чертой экологической формы “уток”, что может хотя бы отчасти быть связано с их способностью фильтровать очень мелкие пищевые объекты (Zelenkov, Stidham, 2018; Зеленков, 2019). Уже древнейшие позднеэоценовые евроазиатские утки из ископаемого семейства Ro-

mainvilliidae были представлены мелкими (с современного чирка) формами (Mayr, 2008; Зеленков, 2018), но особенно обычными в палеонтологической летописи раннего и среднего миоцена становятся миниатюрные Anatidae. В Евразии они представлены несколькими ископаемыми таксонами, в т.ч. “*Mionetta*” *natator* (Milne-Edwards, 1867) и “*Anas*” *velox* Milne-Edwards, 1868 в Западной Европе и “*A.*” *soporata* Kurochkin, 1976 и *Mioquerquedula* spp. в Центральной Азии (Cheneval, 1983, 1987, 2000; Курочкин, 1985; Mlíkovský, 2002; Зеленков, Курочкин, 2012). Различение указанных мелких видов утиных зачастую проблематично, а их систематика остается слабо разработанной. В частности, материалы из среднего миоцена местонахождения Сансан (Франция), относимые к классическому таксону “*Anas*” *velox*, в действительности представляют собой смесь как минимум двух таксонов (Зеленков, 2013, 2019; Zelenkov, 2017), при этом они до настоящего времени не сопоставлялись с морфологически сходными центрально-азиатскими “*A.*” *soporata* (Зеленков, Курочкин, 2015). В то же время такое сопоставление необходимо, поскольку в раннем и среднем мио-

цене отдельные роды и виды утиных имели очень широкие (в том числе, пан-евроазиатские) ареалы (Mayr, Smith, 2017; Stidham, Zelenkov, 2017; Zelenkov et al., 2018).

Родовая принадлежность ранне- и среднемиоценовых мелких уток Евразии также проблематична (Olson, 1985; Livezey, Martin, 1988; Зеленков, 2012). Основатель палеорнитологии А. Мильн-Эдвардс не вкладывал современного филогенетического понимания в используемое им родовое название *Anas* (речные утки) и даже включил в этот род плавающих птиц из других отрядов, помимо гусеобразных (Howard, 1964). Тем не менее, установленный им биномен *A. velox* активно используется вплоть до настоящего времени. Отнесение к *Anas* близких по возрасту среднеазиатских “*A.*” *soporata* также вызывает сомнение — особенно с учетом того, что среднемиоценовые фауны птиц из Монголии включают в себя очень мало представителей современных родов (Zelenkov, 2016). Другой описанный Мильн-Эдвардсом вид, раннемиоценовый *A. patator*, был перенесен в род *Mionetta* (Livezey, Martin, 1988), выделенный для более крупного *Anas blanchardi* Milne-Edwards, 1863. Б. Лайвизи и Л. Мартин отмечали предварительный характер предложенной ими классификации *A. patator*, во многом основанной на близком геологическом возрасте и плезiomорфной морфологии обоих видов (Livezey, Martin, 1988). Современные речные утки, долгое время относившиеся к одному роду *Anas* s.l., в настоящее время разделены на несколько родов (Dickinson, Remsen, 2013). Это ставит дополнительные вопросы в таксономии обсуждаемых ископаемых форм, никогда не подвергавшихся филогенетическому тестированию.

В данном цикле статей описаны новые материалы и приведена таксономическая ревизия мелких уток (размерный класс с чирка или меньше) из ряда местонахождений раннего–среднего миоцена Евразии. Первое сообщение посвящено ревизии двух близкоразмерных форм — “*Anas*” *velox* и “*A.*” *soporata* — и сопутствующих материалов по мелким утиным из типовых для этих видов среднемиоценовых местонахождений Сансан (Франция) и Шарга (Монголия). Показано, что в фауне Сансана присутствуют, по меньшей мере, три мелких утки, из которых одна конспецифична *A. sorogata*, первоначально установленной из Монголии (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2012). Новые материалы по этому виду из местонахождения Шарга позволяют относить его к ископаемому роду *Mioquerquedula*. *Anas velox* представляет отдельный таксон нырковых утиных и предварительно перемещен в ископаемый род *Protomelanitta*.

Номенклатура скелета в этой и последующих статьях приведена по “*Nomina Anatomica Avium*”

(Baumel et al., 1993) с дополнениями (Зеленков, 2015). Автор выражает благодарность Р. Аллану за доступ к коллекции ископаемых птиц Музея естественной истории (Париж, Франция; далее MNHN), Д. Сигису (Музей естественной истории Штутгарта, Германия; далее SMNS) и Н.В. Волковой (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борова РАН, Москва; далее ПИН РАН) за предоставление фотографий ископаемых и современных птиц. А также крайне признателен А.Б. Савинцову, А.В. Пантелееву, З. Боеву и Н.В. Мартыновичу за рецензии всех статей этой серии. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 18-74-10081, <https://rscf.ru/project/18-74-10081>.

РЕВИЗИЯ МЕЛКИХ УТИНЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ САНСАН

Традиционно все мелкие утиные из среднего миоцена (MN 6) местонахождения Сансан относились к *Anas velox* (Milne-Edwards, 1868; Cheneval, 1987, 2000; Mlíkovský, 2002 и др.). В то же время материал по мелким уткам из этого местонахождения явно свидетельствует о присутствии трех таксонов, дифференциация которых в первую очередь возможна по коракоиду — элементу, лучше остальных представленному в выборке из Сансана.

Коракоид. Одну группу коракоидов представляет паралектотип *A. velox* (экз. MNHN, № SA 1232; табл. XII, фиг. 3; см. вклейку), а также экз. MNHN, № SA 14003 — оба характеризуются несколько более крупными размерами по сравнению с остальными экземплярами, крупным и субокруглым *cotyla scapularis*, а также заостренным *angulus medialis*. Степень медиального смещения вершины *processus acrocoracoideus* у двух обсуждаемых коракоидов варьирует, но в целом *facies articularis clavicularis* несильно выступает медиальнее медиального края стержня. Размеры *cotyla scapularis* и форма *angulus medialis* этих экземпляров соответствуют таковым нырковых уток (*Oxyurinae*, *Mergini*, *Aythiini*), однако *Aythiini* и, особенно, *Oxyurinae* характеризуются иными пропорциями коракоида, выражающимися в заметно более удлиненном стержне при сходных относительных размерах краниальной суставной части (*facies articularis humeralis* + *cotyla scapularis*). Пропорции, сходные с описываемыми экземплярами, имеет коракоид современных *Mergini*, при этом более всего экземпляры из Сансана сходны с современным родом *Histrionicus* (табл. XII, фиг. 1), для которого характерен несколько отставленный медиально относительно стержня *facies articularis clavicularis*. У других *Mergini* (и в еще более значительной степени у *Aythya*) *facies articularis clavicularis* прижата к стержню и не выступает медиальнее его. Отличия

от современных *Histrionicus* у обсуждаемых экземпляров из Сансана незначительны, и выражаются в первую очередь в более наклонной ориентации более толстого *crista acrocoracoidea*. Среди ископаемых форм экз. MNHN, № SA 1232 весьма сходен с *Manuherikia primadivida* Worthy et al., 2022 из нижнего миоцена Новой Зеландии, который отличается от французской формы несколько более длинным стержнем и несколько укороченным *processus acrocoracoideus* при сходных размерах краниальной суставной части (*facies articularis humeralis* + *cotyla scapularis*) – эти отличия в целом соответствуют морфологии коракоида *Oxynotus*, к стволковым представителям которых и относят *Manuherikia* (Worthy et al., 2022).

Дистинктивную морфологию имеет практически полный правый коракоид (экз. MNHN, № SA 10283; табл. XII, фиг. 4), отличающийся от упомянутых выше экземпляров меньшим размером, менее крупным и несимметричным *cotyla scapularis*, тупым *angulus medialis* и заметно сильнее выдвинутым медиально *processus acrocoracoideus*. Кроме того, *processus procoracoideus* у этого экземпляра более широкий, с выпуклым каудальным краем. По всем указанным признакам экз. MNHN, № SA 10283, ранее отнесенный к *Anas velox* (Cheneval, 2000), заметно отличается от нырковых уток (и, в частности, *Histrionicus*) и паралектотипа *A. velox* (экз. MNHN, № SA 1232), но практически идентичен голотипу *A. sorogata* из среднего миоцена местонахождения Шарга в Монголии (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2012; табл. XII, фиг. 5) и на этом основании здесь отнесен к этому виду.

Третий морфотип коракоидов из местонахождения Сансан представляет еще более мелких утиных, по размеру несколько более мелких, чем современные *A. strepera* и сопоставимых с *Mioquerquedula minutissima* из местонахождения Шарга (Зеленков, Курочкин, 2012), или даже более мелких. К этому морфотипу относятся неполные левые коракоиды (экз. MNHN, №№ SA 14003, 14006; табл. XII, фиг. 8), отличающиеся наличием вентрально очерченной ямки внутри *sulcus m. supracoracoidei* (у *M. minutissima* поверхность *sulcus* плоская или слегка вогнутая, но без очерченной ямки) и зауженного стержня кости в его средней части (каудальнее *processus procoracoideus*). Морфология *processus acrocoracoideus* и *angulus medialis* у коракоидов этого типа остается неизвестной.

Карпометакарпус. Трём типам коракоидов соответствуют три размерных типа карпометакарпусов из местонахождения Сансан. Карпометакарпус – менее диагностичный элемент скелета утиных, в связи с чем дифференциация таксонов по нему не всегда бывает возможна. Наиболее крупные карпометакарпусы мелких уток из Сан-

сана в обсуждаемом размерном классе представлены лектотипом *Anas velox* (экз. MNHN, № SA 1230; табл. XII, фиг. 9), который характеризуется несколько укороченными пропорциями, умеренно глубоким *impressio muscularis interna*, слабо выраженной вырезкой в каудальном крае дорсальной части *trochlea carpalis* и невысоким *processus extensorius* с притупленной вершиной. По длине этот экземпляр соответствует коракоиду – паралектотипу *A. velox* и несколько превышает коракоид экз. MNHN, № SA 10283, относимый в этой работе к *A. sorogata*. Таким образом, по относительным размерам экз. MNHN, № SA 1230 может быть причислен как к нырковым уткам (у современных *Mergini* карпометакарпус равен или короче коракоида – продвинутый признак), так и к речным – у *Anatini* карпометакарпус значительно превышает коракоид по длине. Я принимаю первый вариант (отнесение экз. MNHN, № SA 1230 к нырковым уткам) на основании того, что у экз. MNHN, № SA 1230 имеется проксимально выдвинутый проксимодорсальный угол *trochlea carpalis*, а также на основании более низкого *processus extensorius* (оба признака характеризуют *Mergini*) по сравнению с остальными карпометакарпусами из Сансана. Следует отметить, что пропорциональное соотношение коракоида и карпометакарпуса (лектотипа и паралектотипа) *A. velox* соответствует таковому у современных *Histrionicus histrionicus*, что согласуется с общим морфологическим сходством коракоида (паралектотипа) с этим современным таксоном; карпометакарпус *Histrionicus* по пропорциям также сходен с лектотипом *Anas velox*. Примечательно, что ископаемый *Manuherikia primadivida* также имеет укороченный карпометакарпус относительно коракоида (Worthy et al., 2022).

Вторую группу карпометакарпусов представляет серия экземпляров, среди которых лучше всего сохранились экз. MNHN, №№ SA 1250 и SA 1463 (табл. XII, фиг. 10, 11). Эти экземпляры отличаются от лектотипа *Anas velox* меньшим размером, более вертикально ориентированным и несколько более узким *processus extensorius*, более глубокой (особенно в дистальной части) *impressio muscularis interna*, отсутствием проксимально выдающегося проксимодорсального угла *trochlea carpalis*, а также в целом некоторой укороченностью (экз. MNHN, № SA 1250 по толщине *os metacarpale majore* сходен с лектотипом *A. velox*, но при этом заметно короче). По пропорциям эти карпометакарпусы соответствуют современным *Nettarus*, при этом по абсолютной длине экз. MNHN, № SA 1250 несколько превосходит коракоид экз. MNHN, № SA 10283 и, таким образом, может быть отнесен к *A. sorogata*. Экз. MNHN, № SA 1463 по длине соответствует голотипу *Mio-*

querquedula minutissima и, таким образом, может сопоставляться с описанными выше наиболее мелкими коракоидами из Сансана.

Плечевая кость. Ранее плечевых костей *Anas velox* из Сансана описано не было. Однако в действительности к мелким уткам относится дистальный фрагмент правой плечевой кости, ранее описывавшийся (Cheneval, 2000) как паралектотип пастушковой птицы *Palaeoagamides beaumontii* (экз. MNHN, № SA 1238; табл. XII, фиг. 14). У *Rallidae* дистальный эпифиз не расширяется дорсально относительно стержня (нет вогнутости в дорсальном крае стержня при переходе на дистальный эпифиз), *condylus dorsalis* ориентирован наклонно, *fossa brachialis* приближена к вентральному краю стержня. У экз. MNHN, № SA 1238, как у *Anatidae*, дорсальный край стержня вогнут при переходе на дистальный эпифиз, *condylus dorsalis* ориентирован в значительной степени параллельно длинной оси кости (загибается в своей проксимальной части вентрально), *fossa brachialis* отдалена от вентрального края кости и распространяется на дорсальную половину стержня.

Дистальная часть плечевой кости имеет ограниченную диагностическую ценность у утиных, однако по размерам (ширина дистального эпифиза ~7.5 мм) экз. MNHN, № SA 1238 сходен с современными *Nettarus auritus*, и на этом основании может сопоставляться с наиболее мелкими коракоидами и карпометакарпусами из Сансана. Сходный размер (ширина дистального эпифиза 7.7 мм) имеет плечевая кость *Mioquerquedula minutissima* (экз. ПИН, № 4869/65; см. ниже) из местонахождения Шарга, при этом экз. MNHN, № SA 1238 отличается от экз. ПИН, № 4869/65 более широкой и дорсально расположенной *fossa brachialis*, несколько меньшим *tuberculum supracondylare ventrale*, а также крупным и сильнее выдающимся дорсально *condylus ventralis* при виде с дистальной стороны.

Тибиотарсус. Достаточно хорошо сохранившийся дистальный фрагмент тибиотарсуса (экз. MNHN, № SA 1213; табл. XII, фиг. 13) по морфологии и размерам соответствует *Nettarus somandelianus* и может быть отнесен к *Anas sorogata*. Для этого экземпляра характерен выраженный наклон *condylus medialis* относительно *condylus lateralis* (дистальный край кости скошен медиально), а также в целом довольно низкий краниокаудально эпифиз при виде с дистальной стороны, как у речных уток. У нырковых уток *condylus medialis* и *condylus lateralis* ориентированы более параллельно длинной оси кости, в результате чего дистальный край эпифиза не скошен. При виде с дистальной стороны тибиотарсус краниокаудально высокий у *Nettarus* и более низкий у *Anatini*.

Заключение по разнообразию мелких утиных Сансана. Совокупность материалов по коракоидам и карпометакарпусам из Сансана указывает на присутствие, по меньшей мере, трех таксонов мелких уток в фауне местонахождения. Несколько более крупная из этих форм — “*Anas*” *velox* — в действительности представляет собой нырковую форму, отчасти сходную с современными *Histrionicus histrionicus*. Прослеживается сходство с ископаемыми *Manuherikia primadivida*, однако строение коракоида и карпометакарпуса не позволяет сблизить “*Anas*” *velox* с *Oxyurinae*; отнесение к стволовым *Mergini* кажется более вероятным и соответствует молекулярным датировкам, оценивающим дивергенцию *Mergini* началом среднего миоцена (Sun et al., 2017). По абсолютным размерам “*A.*” *velox* примерно на пять процентов мельче, чем современные *Mergellus albellus* (Woelfle, 1967) и сопоставим с *Oxyura jamaicensis*. Здесь “*Anas*” *velox* предварительно помещен в ископаемый род *Protomelanitta* (см. ниже).

Более мелкая форма из Сансана, материалы по которой ранее относились к “*Anas*” *velox* (Cheneval, 2000), может быть отнесена к “*A.*” *soporata* на основании практически идентичной морфологии коракоида. Карпометакарпусы “*A.*” *velox* и “*A.*” *soporata* близки по размерам, что связано с пропорциональным укорочением кисти у нырковых уток, однако различия в размерах и морфологии между двумя формами более отчетливо проявляются на коракоидах.

Третья форма из Сансана (здесь обозначается как *Anatidae* gen. indet.; табл. XII, фиг. 8, 11, 14) по морфологии карпометакарпуса сходна с “*A.*” *soporata*, но характеризуется несколько меньшими размерами и дистинктивной морфологией коракоида. К этой форме могут быть отнесены следующие материалы: экз. MNHN, № SA 14005, краниальный фрагмент левого коракоида; экз. MNHN, № SA 14006, краниальный фрагмент левого коракоида; экз. MNHN, № SA 1238, дистальная часть правой плечевой кости; экз. MNHN, № SA 1463, правый карпометакарпус и, возможно, ряд других материалов. По размеру эта форма соответствует *Mioquerquedula minutissima* или немного мельче, но при этом отличается морфологически: так, коракоида из Сансана характеризуются заметным сужением в центральной части и наличием очерченной вогнутости в *sulcus m. supracoracoidei*. Систематическое положение этой формы, по-видимому, присутствующей в фауне местонахождения Тагай в Прибайкалье, пока остается неясным и будет обсуждено в следующем сообщении.

Очень мелкая утка *Anas meyerii* Milne-Edwards, 1868, описанная по плохо сохранившемуся тарсометатарсусу с фалангами из среднего миоцена Германии, была сведена в младшие синонимы

A. velox (Mlíkovský, 2002). Из-за плохой сохранности систематическое положение этого таксона остается неясным; здесь он трактуется как *pomen dubium*.

РЕВИЗИЯ МЕЛКИХ УТИНЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ШАРГА

Ранее считалось, что в Шарге присутствуют три таксона мелких утиных: самая мелкая форма (размером с *Nettarus auritus*) была описана по коракоиду, как *Mioquerquedula minutissima*, а материалы по несколько более крупным формам (сопоставимым с *Anas strepera* или чуть мельче) были отнесены к *Anas sororata* и еще одному неназванному представителю *Mioquerquedula* – разделение этих двух форм не представлялось возможным, поэтому значительная часть материалов из Шарги указывалась как *Anatidae indet.* (*Anas/Mioquerquedula*; Зеленков, Курочкин, 2012). Анализ представительных материалов по коракоидам из Шарги (известно 12 экз. разной сохранности) показал, что все они (за исключением одного), вероятнее всего, принадлежали одному виду, и могут быть отнесены к *Anas sororata*. При этом на более полных экземплярах прослеживается морфологическое сходство с *Mioquerquedula minutissima*: для них, в частности, характерно наличие борозды, переходящей с медиальной на вентральную поверхность кости, и умеренно выраженной *impresio m. supracoracoidei* (признаки, отмечавшиеся в качестве диагностических для *Mioquerquedula*; Зеленков, Курочкин, 2012). Пропорции обсуждаемых коракоидов точно соответствуют таковым *M. minutissima*: расстояние от краниального края *processus procoracoideus* до *angulus medialis* несколько больше у *M. minutissima* и *Anas sororata*, чем у соответствующих по размеру видов *Nettarus* (при сходных с этими видами длине суставной части: *facies articularis humeralis* + *cotyla scapularis*), т.е., коракоид был несколько более удлинён, чем у *Nettarus*. На основании описанного выше сходства в строении коракоида *A. sororata* здесь предварительно перемещена в род *Mioquerquedula* (см. ниже). От *Anas s.l.* этот миоценовый вид отличается укороченными пропорциями стержня и коротким *processus acrocoracoideus*: при сходной длине суставной части (*facies articularis humeralis* + *cotyla scapularis*) коракоид *A. sororata* выраженно короче.

Таким образом, не удается подтвердить присутствие в Шарге двух сходных по размеру форм мелких уток, соответствующих некрупным экземплярам современных *A. strepera*. В связи с этим подавляющее большинство костных остатков некрупной утки из Шарги, более крупной, чем *Nettarus auritus*, здесь отнесено к “*Mioquerquedula*” *soporata*. Вторая форма мелких утиных в Шарге

представлена отчетливо более мелким видом *M. minutissima*.

Из Шарги также известен один неполный коракоид (экз. ПИН, № 4869/143), который при сходных с *Anas sororata* размерах характеризуется заметно более крупным и центрально расположенным (относительно стержня) *cotyla scapularis* – этот экземпляр соответствует *Manuhirikia minuta* из нижнего миоцена Новой Зеландии по размерам и общим пропорциям, и мог принадлежать очень мелкой нырковой утке. При этом экз. ПИН, № 4869/143 имеет, по-видимому, незаостренный *angulus medialis* (последнее не характерно для нырковых уток) и довольно плохую сохранность, что затрудняет идентификацию этого экземпляра. В связи с этим присутствие очень мелкой нырковой утки в Шарге требует подтверждения.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

О Т Р Я Д ANSERIFORMES

СЕМЕЙСТВО ANATIDAE LEACH, 1820

Т р и б а *Mergini Rafinesque, 1815*

Род *Protomelanitta Zelenkov, 2011*

Protomelanitta: Зеленков, 2011, с. 74; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 165; Stidham, Zelenkov, 2017, с. 223.

Типовой вид – *Protomelanitta gracilis* Zelenkov, 2011, средний миоцен Монголии.

Д и а г н о з. См. в работе Н.В. Зеленкова (2011).

Состав. Помимо типового вида, также *P. bakeri* Stidham et Zelenkov, 2016 из среднего миоцена США и, предварительно, *P. velox* (Milne-Edwards, 1868) из среднего миоцена Франции.

З а м е ч а н и я. Род *Protomelanitta* был установлен из среднего миоцена местонахождения Шарга (Монголия) как вероятный базальный представитель *Mergini* – единственный член этой группы утиных в фауне местонахождения (Зеленков, 2011). Сходство *Anas velox* с современными *Mergini*, с одной стороны, а также наличие общих таксонов утиных в фаунах раннего–среднего миоцена Центральной Азии и Франции (Zelenkov et al., 2018; Зеленков, 2019), с другой, позволяют предварительно относить мелкую нырковую утку из Сансана к этому роду. Для *A. velox* наиболее диагностично строение коракоида (см. выше), однако для *Protomelanitta* ранее были указаны только плечевые кости и тарсометатарсусы (Зеленков, 2011; Stidham, Zelenkov, 2017). В то же время, в сборах из Шарги присутствуют несколько коракоидов нырковых уток, которые первоначально не были определены до вида (Зеленков, 2011). По меньшей мере, один неполный правый коракоид (экз. ПИН, № 4869/247) по пропорциям и абсолютным размерам близок к *Histrionicus histrionicus* и, таким образом, мог принадлежать *Protomelanitta gracilis* (голотип этого вида, плече-

вая кость, также соответствует *Histrionicus histrionicus* по абсолютным размерам). При этом от *Histrionicus* и остальных *Mergini* экз. ПИН, № 4869/247 отличается уплощенным *processus acrocoracoideus*, вершина которого при виде с краниальной стороны (с торца кости) ориентирована более медиально (у *Mergini* она ориентирована вентрально). Это подтверждает стволное положение этой формы по отношению к современным *Mergini*, что также следует из строения плечевой кости (Зеленков, 2011). Экз. ПИН, № 4869/247 отличается от паралектотипа *Anas velox* более мелким *cotyla scapularis*, несколько более толстым стержнем и немного более тупым *angulus medialis* – все эти отличия не выходят за рамки внутривидовых. При этом общие пропорции кости (длина и степень медиальной выдвинутости *processus acrocoracoideus*, размеры и ориентация *processus procoracoideus*, соотношения длин омыльной суставной части к длине от *cotyla scapularis* до *facies articularis sternalis*) у обоих экземпляров схожи.

Ocyplonessa shotwelli Brodkorb, 1961 из низов верхнего миоцена США была описана по фрагментарному тарсометатарсусу и карпометакарпусу как форма, метрически и морфологически близкая *Histrionicus* (Brodkorb, 1961). С. Олсон и П. Расмуссен (Olson, Rasmussen, 2001) переизучили голотип этого вида (дистальный тарсометатарсус) и отнесли его к современному *Histrionicus*, посчитав имеющиеся отличия несущественными; при этом морфология карпометакарпуса этими авторами не обсуждалась. Карпометакарпус *Ocyplonessa shotwelli* надежно отличается от такового *Histrionicus* и остальных *Mergini* строением *processus extensorius*, что поддерживает отдельный родовой статус этой ископаемой североамериканской формы. В то же время, указанный карпометакарпус все же имеет более низкий *processus extensorius* (продвинутый признак, сближающий с *Mergini*), выраженные вдавления на вентральной поверхности проксимального эпифиза и глубокую *fovea carpalis caudalis* (Brodkorb, 1961), чем отличается от лектотипа *Anas velox*. Таким образом, отнесение *A. velox* к роду *Ocyplonessa* выглядит менее обоснованным, чем к *Protomelanitta*. Однако родовая принадлежность *Anas velox* все же требует подтверждения после всеобъемлющей ревизии более крупных нырковых утиных среднего миоцена Евразии.

***Protomelanitta velox* (Milne-Edwards, 1868), comb. nov.**

Табл. XII, фиг. 3, 9

Anas velox: Milne-Edwards, 1867–68, с. 150, табл. 26, фиг. 1–18; Fraas, 1870, с. 280; Lydekker, 1891, с. 116; Paris, 1912, с. 290; Lambrecht, 1933, с. 359; Howard, 1964, с. 294; Cheneval, 1987, с. 142, табл. 1, фиг. 2–4 (part.); 2000, с. 329 (part.); Mlíkovský, 2002, с. 118 (part.).

Nettion velox: Brodkorb, 1964, с. 224.

Mioquerquedula velox: Зеленков, Курочкин, 2012, с. 91.

Лектотип – MNHN, № SA 1230, правый карпометакарпус; местонахождение Сансан, Франция; средний миоцен (зона MN 6) (Cheneval, 1987).

Описание. В коракоиде *cotyla scapularis* крупный и субкруглый, *angulus medialis* заостренный; *facies articularis clavicularis* несильно выступает медиальнее медиального края стержня (вершина *processus acrocoracoideus* не выдвинута заметно медиально относительно стержня) и практически не нависает над *sulcus m. supracoracoidei*; *impressio bicipitalis* располагается на уровне медиального края стержня; *sulcus m. supracoracoidei* без выраженной вогнутости и ямок; стержень умеренно удлинённый, без заметного расширения в стернальном направлении; на вентральной поверхности стержня имеется умеренно выраженное ребро (лучше выражено у лектотипа), тянущееся от медиальной кромки стержня в центральной части кости в каудальном направлении (это ребро ограничивает сухожилие *m. supracoracoideus*, при этом выраженный желоб для сухожилия отсутствует); *angulus medialis* заостренный и заметно выдается медиально.

Карпометакарпус имеет умеренно укороченные пропорции; проксимодорсальный угол *trochlea carpalis* выдвинут проксимально; *impressio muscularis interna* умеренно глубокое, *impressio infratrochlearis* слабо выражено, вырезка в каудальном крае дорсальной части *trochlea carpalis* хорошо выражена; *processus extensorius* невысокий и с притупленной вершиной.

Размеры в мм. Коракоид: медиальная длина – 35.4 (экз. MNHN, № SA 1232), ~ 35.2 (экз. MNHN, № SA 14003); длина краниального эпифиза от вершины до каудального края *cotyla scapularis* – 11.7 (экз. MNHN, № SA 1232); минимальная поперечная ширина стержня – 4.0 (экз. MNHN, № SA 1232), 3.9 (экз. MNHN, № SA 14003). Карпометакарпус (лектотип): общая длина – 34.6; дорсовентральная ширина проксимального эпифиза – 8.7.

С р а в н е н и е. От других видов рода отличается мелкими размерами (немного мельче современных *Mergellus albellus*, в то время как *P. gracilis* и *P. bakeri* сопоставимы с современными *Histrionicus histrionicus*).

З а м е ч а н и я. Данный вид первоначально был описан и долгое время трактовался в составе современного рода *Anas* (Cheneval, 1987, 2000; Mlíkovský, 2002), при этом ранее уже отмечалось, что Мильн-Эдвардс описывал ее в качестве *Anas* любую утку, независимо от ее родowego положения, а в некоторых случаях – и других водных птиц (Howard, 1964). Мы ранее поместили *A. velox* в род *Mioquerquedula* (Зеленков, Курочкин, 2012), однако это решение было пересмотрено

(Зеленков, Курочкин, 2015). Причиной первоначальной ошибочной трактовки явился тот факт, что в материалах по *Anas velox* из типового местонахождения Сансан смешаны остатки нескольких таксонов мелких уток (среди которых и *Mioquerquedula*; Zelenkov, 2017; см. выше). Показанное в настоящей работе отнесение *A. velox* к нырковым уткам вызывает необходимость ревизии других материалов по утиным из местонахождения Сансан относительно их вероятной принадлежности к этому виду. В частности, необходимо подтверждение видовой самостоятельности еще одной нырковой утки из Сансана — *Aythya chauvirae* Cheneval, 1987, голотипом которой является бедренная кость. У речных уток *Anatini* бедренная кость по длине примерно равна или несколько мельче, чем коракоид, в то время как у многих нырковых уток бедренная кость крупнее коракоида (ввиду увеличения задней конечности и укорочения крыла). В связи с этим голотип *A. chauvirae* по относительным размерам теоретически может относиться к *Anas velox*; сходные относительные пропорции (бедренная кость превышает по размеру коракоид) характерны, в частности, для современных *Histrionicus* и ископаемых нырковых уток *Manuherikia primadivida* (Worthy et al., 2022).

Для подтверждения таксономического статуса *Aythya chauvirae* и отнесенных к этому виду материалов требуется ревизия более крупных нырковых уток из среднего миоцена Евразии, однако синонимизация этого вида и *Anas velox* все же представляется маловероятной. Ранее уже отмечалось (Worthy et al., 2007), что *Aythya chauvirae* может относиться к *Dendrocheninae*. Голотип этого вида (бедренная кость, экз. MNHN, № SA 1457) не может относиться к роду *Aythya*, поскольку характеризуется иными пропорциями (она более короткая и с толстым стержнем). Кроме того, бедренная кость отличается от таковой *Aythya* практически не выступающим проксимально и краниально относительно головки вертелом и отчетливо глубокой *fossa poplitea*. По этим признакам, а также по пропорциям данная форма сходна с *Clangula* и *Oxyura*. В то же время, экз. MNHN, № SA 1457 отличается от *Clangula* некрупной *carpat femoris* (робустная у *Clangula*) при виде с каудальной и проксимальной сторон, при этом по форме *carpat* соответствует современным *Oxyura* и, таким образом, экз. MNHN, № SA 1457 может представлять *Oxyurinae*. Отнесенный к *Aythya chauvirae* неполный коракоид (экз. MNHN, № SA 10276; Cheneval, 1987) соответствует голотипу по длине (у современных *Oxyura* бедренная кость по длине примерно равна коракоиду), и по пропорциям стержня также сходен с *Oxyura*, при этом он отличается от паралектотипа *Anas velox* более крупным размером — это свиде-

тельствует об отдельном таксономическом статусе *Aythya chauvirae*.

Ранее для *Anas velox* упоминался хранящийся в Штутгарте коракоид из местонахождения Штайнхайм (Lambrecht, 1933; Howard, 1964; Mlíkovský, 2002), но этот экз. никогда не был описан или изображен. Экз. SMNS, № 57942 (правый коракоид), действительно, соответствует по общей морфологии и размерам паралектотипу из Сансана, но отличается заметно большей робустностью, меньшей выраженностью медиального ребра на вентральной поверхности стержня и укороченным и притупленным *angulus medialis* (последние два признака — эволюционно продвинутые, сближающие этот экземпляр с *Anatini*). Эти отличия, в свете довольно однообразной морфологии коракоида утиных, несомненно, указывают на обособленный родовой статус формы из Штайнхайма, но могут отражать и временную изменчивость внутри данной линии, учитывая несколько более молодой возраст немецкого местонахождения. Подтвердить отнесение к *A. velox* материалов из другого немецкого среднемиоценового местонахождения Атенфельд (Schlosser, 1916) не удалось, поскольку эти не изображенные экземпляры не были найдены в коллекции. Систематическая принадлежность мелкой утки из верхнего миоцена Гаргано (Италия), которая была отнесена к *A. velox* на основании размеров и общего сходства с современными *Anas* (Pavia, 2013), требует подтверждения, ввиду пересмотра материалов из Сансана.

Древнейшее указание на *A. cf. velox* в литературе относится к материалам из нижнего миоцена (MN 4b) местонахождения Дольниче в Чехии (Švec, 1981), однако изображенный в этой работе коракоид по размерам и морфологии заметно отличается от материалов из Сансана и, несомненно, представляет другой таксон утиных (возможно, относится к *Mionetta blanchardi*, с которой он сходен по размерам). Ранее И. Мликовский (Mlíkovský, 2002) отнес эту находку к *Mionetta natator*.

Материал. Кроме лектотипа, из типового местонахождения: экз. MNHN, № SA 1232, правый коракоид (паралектотип; Cheneval, 1987), SA 14003 правый коракоид; SA 1231, проксимальный фрагмент левой локтевой кости (паралектотип; Cheneval, 1987); SA 1404, проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса.

Под *Mioquerquedula* Zelenkov et Kurochkin, 2012

Mioquerquedula minutissima Zelenkov et Kurochkin, 2012

Табл. XII, фиг. 7

Mioquerquedula minutissima: Зеленков, Курочкин, 2012, с. 92, рис. 1, *z*, *d*, табл. XVII, фиг. 6; 2015, с. 170, рис. 57, табл. XV, фиг. 20, 21.

Голотип – ПИН, № 4869/193, левый коракоид; Монголия, Гоби-Алтайский аймак, Шаргаин-Гоби, местонахождение Шарга; верхи среднего миоцена.

Описание. В плечевой кости дистальный эпифиз заметно расширяется относительно стержня; при виде с дорсальной стороны эпифиз не загибается краниально; *impressio m. pronator superficialis* крупное, приближено к *tuberculum supracondylare ventrale*; *tuberculum supracondylare ventrale* отчетливо выдается относительно прилегающей части стержня; *impressio brachialis* узкое, практически не расширяется дорсопроксимально; *epicondylus dorsalis* узкий; *condylus ventralis* при виде с краниальной стороны некрупный, его проксимальный край несильно наклонен относительно длинной оси кости. Описание коракоида см. в работе Зеленкова и Курочкина (2012). Размеры мелкие, с современного *Nettapus auritus*.

Размеры. См. Зеленков, Курочкин, 2012.

Изменчивость. Из местонахождения Шарга известно три фрагментарных коракоида, по абсолютным размерам сопоставимых с голотипом и на этом основании относимых к данному виду. Экз. ПИН, №№ 4869/191, 239 характеризуются более прямым стержнем на уровне *facies articularis humeralis* по сравнению с голотипом, отсутствием вырезки в каудальном крае *facies articularis clavicularis* (имеется у голотипа), отсутствием ямки в краниальной части *sulcus m. supracoracoidei* (*facies articularis clavicularis* у указанных экземпляров не нависает над *sulcus*). Представляется маловероятным, что в Шарге присутствуют два таксона идентичных по размеру карликовых утиных, поэтому данные вариации трактуются как внутривидовая изменчивость. Они согласуются с повышенной изменчивостью коракоида (за исключением общих пропорций) у современных речных уток (Зеленков, 2022).

Сравнение. Отличается от других видов рода мелкими размерами.

Замечания. Плечевая кость из Шарги (экз. ПИН, № 4869/56), ранее обозначенная как *Anatidae indet.*, может быть отнесена к этому виду на основании относительных размеров (соответствует *N. auritus*) и морфологии, сходной с более крупным экз., относимым к *M. sorogata* (см. ниже). У экз. ПИН, № 4869/56 стержень несколько тоньше, а эпифиз несколько сильнее расширен относительно стержня – эта особенность может быть как индивидуальной, так и характерной для *M. minutissima*. Примечательно, что ширина стержня – самый изменчивый параметр у современных речных уток (Зеленков, 2022). *Malacohynchus* имеет еще более расширенный эпифиз и более крупный *epicondylus dorsalis*. У современных *Anatini*, напротив, стержень очень робустный.

Материал. Кроме голотипа, из типового местонахождения: экз. ПИН, №№ 4869/56, дистальный фрагмент левой плечевой кости; 4869/191, 239, краниальные фрагменты правых коракоидов.

Mioquerquedula sorogata (Kurochkin, 1976), *comb. nov.*

Табл. XII, фиг. 4–6, 10, 12, 13, 16

Anas sorogata: Курочкин, 1976, с. 61, рис. 8; 1985, с. 43, рис. 18, табл. V, фиг. 1–6 (part.); Зеленков, Курочкин, 2012, с. 92, рис. 1, б, в, табл. XVII, фиг. 3; 2015, с. 171, табл. XV, фиг. 23–25.

Dendrocygna sorogata: Mlíkovský, Švec, 1986, с. 262.

Anas velox (part.): Cheneval, 1987, с. 142, non табл. 1, фиг. 2–4; 2000, с. 32; Mlíkovský, 2002, с. 118.

Anatinae gen. indet.: Зеленков, Курочкин, 2012, с. 94.

Голотип – ПИН, № 2614/95, краниальная половина правого коракоида; Монголия, Гоби-Алтайский аймак, Шаргаин-Гоби, местонахождение Шарга; верхи среднего миоцена, свита ошин.

Описание. В плечевой кости *tuberculum dorsale* субтреугольный и незначительно приподнятый над плоскостью кости; каудальный гребень стержня выражен несильно и ориентирован на *tuberculum dorsale*; пропорции плечевой кости укороченные; стержень кости умеренно грацильный; *fossa brachialis* приближена к *tuberculum supracondylare ventrale*; *epicondylus dorsalis* хорошо выражен, но некрупный. В коракоиде присутствует желоб, переходящий с медиального края стержня на вентральную поверхность стернального расширения; *impressio m. supracoracoidei* умеренно выражено; общие пропорции укороченные; см. также описание коракоида в работе Зеленкова и Курочкина (2012).

Размеры в мм. Карпометакарпус: полная длина – 33.1 (экз. ПИН, № 4869/242), 33.0 (экз. MNHN SA 1250); краниокаудальная ширина проксимального эпифиза – 8.2 (экз. ПИН, № 4869/242), 8.4 (экз. MNHN SA 1250); длина *os metacarpale alulare* – 4.8 (экз. ПИН, № 4869/242); дорсовентральная высота проксимального эпифиза – 3.6 (экз. ПИН, № 4869/242); дорсовентральная высота *os metacarpale major* в центральной части – 2.8 (экз. ПИН, № 4869/242).

Сравнение. От *M. minutissima* отличается несколько более крупными размерами (соответствует современным *Nettapus coromandelianus* или самым мелким экземплярам *Anas crecca*), несколько более удлиненным краниокаудально (эволюционно продвинутый признак) и заметно сильнее выдвинутым медиально (плезiomорфный признак) *processus acrocoracoideus* коракоида.

Замечания. *Anas sorogata* здесь отнесена к роду *Mioquerquedula* на основании сходного с *M. minutissima* строения *processus acrocoracoideus*, *cotyla scapularis*, *processus procoracoideus* и в целом сходных пропорций коракоида. Ранее для

Anas sororata указывались только фрагментарные коракоиды (Зеленков, Курочкин, 2012, 2015), однако проведенная ревизия позволяет относить к этому виду и несколько достаточно полных экземпляров из типового местонахождения Шарга. На основании этих коракоидов (а также практически полного экз. MNHN, SA 10283 из Сансана) видно, что коракоид *Anas sororata* был укорочен по сравнению с таковым современных *Anatini*, отчасти как у *Nettapus*. При сходной длине гленоидной суставной части (*facies articularis humeralis* + *cotyla scapularis*) длина кости (от вершины *processus acrocoracoideus* до *angulus medialis*) заметно меньше у *Mioquerquedula*, чем у *Anas s.l.* У современных *Nettapus* коракоид укорочен несколько сильнее, чем у *Mioquerquedula*; еще более короткий коракоид у *Malacorhynchus*, с которыми *M. sororata* отчасти сходна строением *processus acrocoracoideus*.

Ранее одной из отличительных черт *M. sororata* называлось наличие пневматического отверстия под *facies articularis clavicularis* (Зеленков, Курочкин, 2012). Мы относим наличие отверстия у голотипа *M. sororata* на счет изменчивости (вероятно, внутривидовой), поскольку индивидуальная изменчивость в развитии пневматизации обнаружена у современных *Nettapus* (наши данные). Необходимо отметить, что значительная изменчивость акрокоракоидной части характеризует и коракоиды *M. minutissima* (см. выше). Не исключено, что *M. sororata* может в действительности представлять отдельный род утиных (на это может указывать несколько более удлиненный *processus acrocoracoideus* – продвинутый признак для *Anatinae*), однако общая морфологическая близость *M. sororata* и *M. minutissima* и их одинаковый возраст указывают на их принадлежность, по меньшей мере, к одному эволюционному уровню и вероятное близкое родство. Решение о родовой самостоятельности *M. sororata* пока кажется преждевременным, но может быть подтверждено дополнительными материалами по обоим видам. В первую очередь представляется важным отметить некорректность отнесения *M. sororata* к группе *Anas s.l.*, как это было сделано ранее (Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2012, 2015).

К этому виду здесь отнесена проксимальная часть плечевой кости из Шарги (экз. ПИН, № 4869/107), которая, хотя имеет плохую сохранность, надежно отличается от таковой *Anas* субтреугольным *tuberculum dorsale*, как у примитивных утиных (у *Anas* этот бугорок всегда вытянутый). Короткий и приподнятый *tuberculum dorsale* характеризует и *Mioquerquedula* sp. из местонахождения Рудабанья (Zelenkov, 2017). У обсуждаемых плечевых костей прослеживается несильно выраженный каудальный гребень стержня, ориентированный на *tuberculum dorsale* – у *Anas s.l.* он не

выражен. Неполная плечевая кость из Шарги (экз. ПИН, № 4869/54), также здесь отнесенная к *M. sororata*, по размеру соответствует *N. sogomandelianus*, как и голотип. От *Anas s.l.* экз. ПИН, № 4869/54 отличается заметно меньшей робустностью стержня (плезоморфный признак для *Anatinae*) и укороченностью – при абсолютных размерах дистального эпифиза, сходных с таковыми мелких экземпляров современных *A. crecca*, указанная плечевая кость короче (расстояние от дистального края до дистального окончания *crista deltopectoralis* короче на 10% у *M. sororata*).

К *M. sororata* здесь также отнесен ряд костей из местонахождения Сансан, в т.ч. коракоид (экз. MNHN, № SA 10283), практически идентичный голотипу *A. sororata* как морфологически, так и по размерам. Для этого экз. характерно наличие, в т.ч., желоба, переходящего на вентральную плоскость кости, как у *M. minutissima*. Единственным различием экз. MNHN, № SA 1232 и голотипа *M. sororata* является форма основания *processus acrocoracoideus* при виде с вентральной стороны: у голотипа *M. sororata* угол между *impressio bicipitalis* и прилегающей частью стержня на уровне *facies articularis humeralis* сглажен, в то время как у экз. MNHN, № SA 10283 он срезан, в результате чего формируется угловатая вырезка. Отмеченное различие, по всей видимости, относится к разряду внутривидовой изменчивости – вариации в форме каудального края *processus acrocoracoideus* характерны для коракоидов *M. sororata* из Шарги и современных утиных.

Лопатка (экз. ПИН, № 4869/80) по размерам соответствует таковой современных *N. sogomandelianus* и *A. crecca*. Для этого экземпляра характерен относительно короткий акромион, как у современных *Nettapus*, и, по-видимому, слабая изогнутость (однако последний признак трудно оценить точно ввиду неполной сохранности стержня кости).

Практически полные (без *os metacarpale minus*) карпометакарпусы из Шарги (экз. ПИН, № 4869/242) и Сансана (экз. MNHN, № SA 1250) здесь предварительно отнесены к *M. sororata*: они имеют очень близкие абсолютные размеры и сходные пропорции, сходны по ориентации *processus extensorius*, длине дистального симфиза и прочим признакам. Окатанность экз. ПИН, № 4869/242, по-видимому, объясняет несколько меньшую проксимальную ширину этого экземпляра по сравнению с экз. MNHN, № SA 1250. По размеру проксимального эпифиза экз. ПИН, № 4869/242 сопоставим с современным *N. sogomandelianus*, но несколько удлинен и имеет немного более тонкую *os metacarpale major*. Общие пропорции карпометакарпуса сходны с таковыми *Anatini*. Этот экз. схож с *Nettapus* и *Anas* и существенно отличается от *Oxyurinae* высоким процес-

sus extensorius и удлинённым symphysis distalis. Из продвинутых черт, указывающих на отнесение к Anatinae, стоит упомянуть наличие хорошо очерченной вырезки в дорсальном крае trochlea carpalis при виде с каудальной стороны и проксимодистально укороченного основания os metacarpale alulare (у Oxyurinae, в частности, основание os metacarpale alulare удлинено, processus extensorius низкий, а вышеупомянутая вырезка в дорсальном крае trochlea carpalis выражена неявно). Примечательно, что дорсальный край trochlea carpalis выступает лишь незначительно проксимальнее, чем вентральный (это хорошо заметно при виде с каудальной и вентральной сторон), как у Anas s.l. и в отличие от Mergini, при этом сильнее, чем у Mionetta. От Mionetta данный экз. также отличается рядом особенностей: вентральная поверхность processus extensorius и проксимального эпифиза невогнута (вогнутая у Mionetta), на каудальной поверхности малой метакarpалии вблизи ее основания есть ямка (не выражена у Mionetta), fossa infratrochlearis caudalis едва выражена и небольшая (глубокая у Mionetta, Oxyurinae и Mergini). Все эти особенности сближают данный экземпляр с Anatinae.

Несколько костей ранее некорректно определялись как Anas/Mioquerquedula (Зеленков, Курочкин, 2012). Бедренная кость (экз. ПИН, № 4869/5) принадлежит Strigidae, еще одна бедренная кость (экз. ПИН, № 4869/99) также не относится к Anatidae и, по-видимому, представляет Phasianidae. Не относится к Anatidae и фрагментарная локтевая кость экз. ПИН, № 4869/19.

Распространение. Средний миоцен Франции (Сансан; MN 6) и Монголии (Шарга; MN 7+8).

Материал. Из типового местонахождения, кроме голотипа: экз. ПИН, №№ 4869/71, 102, 144, 189, 192, 240, 243, 244, неполные левые коракоиды; 4869/156, 159, 246, неполные правые коракоиды; 4869/80, левая неполная лопатка; 4869/107, проксимальный эпифиз правой плечевой кости; 4869/54, неполная левая плечевая кость; 4869/25, дистальный эпифиз правой плечевой кости; 2614/119, проксимальная половина правой локтевой кости; 4869/242, правый карпометакарпус; 4869/241, дистальный фрагмент правого карпометакарпуса.

Из местонахождения Сансан, Франция: экз. MNHN, №№ SA 10283, правый коракоид; SA 1250, правый карпометакарпус; SA 1213, дистальная половина левого тибиятарсуса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зеленков Н.В. Нырковые утки из среднего миоцена Западной Монголии // Палеонтол. журн. 2011. № 2. С. 70–77.

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

Зеленков Н.В. История уток Евразии в миоцене // Казарка. 2013. Вып. 16. С. 13–36.

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

Зеленков Н.В. Древнейшая утка (Anseriformes, Romainvillia) в Азии и происхождение Anatidae // Докл. Акад. наук. 2018. Т. 483. С. 228–230.

Зеленков Н.В. Эволюция утиных (Aves: Anatidae s.l.) Евразии в кайнозое // Журн. общ. биол. 2019. Т. 80. С. 323–333.

Зеленков Н.В. Изменчивость посткраниального скелета речных уток (Anas s.l.): выявление узлов прилегания естественного отбора // Современные проблемы биологической эволюции: Матер. IV междунар. конф. М.: ГДМ, 2022. С. 308–310.

Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Речные утки (Aves: Anatidae) из среднего миоцена Монголии // Палеонтол. журн. 2012. № 4. С. 88–95.

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

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

Курочкин Е.Н. Птицы Центральной Азии в плиоцене. М.: Наука, 1985. 119 с.

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

Brodkorb P. Birds from the Pliocene of Juntura, Oregon // Quart. J. Florida Acad. Sci. 1961. V. 24. № 3. P. 169–184.

Brodkorb P. Catalogue of fossil birds: Part 2 (Anseriformes through Galliformes) // Bull. Florida St. Mus. Biol. Sci. 1964. V. 8. P. 195–335.

Cheneval J. Les Anatidae (Aves, Anseriformes) du gisement aquitain de Saint-Gérand-le-Puy (Allier, France) // Actes de symposium paléontologique Georges Cuvier / Eds. Buffetaut E., Mazin J.M., Salmon E. Montbelliard: Musée de Chateau, 1983. P. 85–98.

Cheneval J. Les Anatidae (Aves, Anseriformes) du Miocène de France. Révision systématique et évolution // Docum. Lab. Géol. Lyon. 1987. V. 99. P. 137–156.

Cheneval J. L'avifaune de Sansan // Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. 2000. V. 138. P. 321–388.

Dickinson E.C., Remsen J.V., Jr. (Eds). The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World, Vol. 1: Non-Passerines. Eastbourne, U.K.: Aves Press, 2013. 461 p.

Fraas O. Die Fauna von Steinheim. Mit Rücksicht auf die miocenen Säugethier- und Vogelreste des Steinheimer Beckens // Jg. Ver. Vaterländ. Natur. Württemberg. 1870. Bd 26. S. 145–306.

- Howard H. Fossil Anseriformes // Waterfowl of the World / Ed. Delacour J. L.: Country Life, 1964. P. 233–326.
- Lambrecht K. Handbuch der Palaeornithologie. Berlin: Borntraeger, 1933. 1029 s.
- Livezey B.C., Martin L.D. The systematic position of the Miocene anamid *Anas* [?] *blanchardi* Milne-Edwards // J. Vertebr. Paleontol. 1988. V. 8. P. 196–211.
- Lydekker R. Catalogue of the Fossil Birds in the British Museum (Natural History). L.: Taylor and Francis, 1891. xxvii + 368 p.
- Mayr G. Phylogenetic affinities and morphology of the late Eocene anseriform bird *Romainvillia stehlini* Lebedinsky, 1927 // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2008. Bd 248. № 3. P. 36–380.
- Mayr G. Avian Evolution. The Fossil Record of Birds and Its Paleobiological Significance. Chichester: John Wiley & Sons, 2017. 293 p.
- Mayr G., Smith T. First Old World record of the poorly known, swan-sized anseriform bird *Paranyroca* from the late Oligocene/early Miocene of France // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2017. Bd 286. № 3. P. 349–354.
- Milne-Edwards A. Recherches Anatomiques et Paléontologiques pour Servir à l'Histoire des Oiseaux Fossiles de la France. P.: G. Masson, 1867–1871.
- Mlíkovský J. Cenozoic Birds of the World. Pt 1: Europe. Praha: Ninox Press, 2002. 406 p.
- Mlíkovský J., Švec P. Review of the Tertiary waterfowl (Aves: Anseridae) of Asia // Věst. Čs. Společ. Zool. 1986. V. 50. P. 249–272.
- Mourer-Chauviré C., Berthet D., Huguéy M. The late Oligocene birds of the Créchy quarry (Allier, France), with a description of two new genera (Aves: Pelecaniformes: Phalacrocoracidae, and Anseriformes: Anseranatidae) // Senckenb. Leth. 2004. V. 84. P. 303–315.
- Olson S.L. The fossil record of birds // Avian Biology. Vol. 8 / Eds. Farner D.S., King J.R., Parkes K.C. N.Y.: Acad. Press, 1985. P. 79–238.
- Olson S.L., Rasmussen P.C. Miocene and Pliocene birds from the Lee Creek Mine, North Carolina // Smithsonian Contrib. Paleobiol. 2001. № 90. P. 233–365.
- Paris P. Oiseaux fossiles de France // Rev. Fr. Ornithol. 1912. V. 37. P. 283–298.
- Pavia M. The Anatidae and Scolopacidae (Aves: Anseriformes, Charadriiformes) from the late Neogene of Gargano, Italy // Geobios. 2013. V. 46. P. 43–48.
- Schlosser M. Neue Funde fossiler Säugetiere in der Eichstätter Gegend // Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math. Naturwiss. Kl. 1916. Bd 28. № 6. S. 1–78.
- Stidham T.A., Zelenkov N.V. North American–Asian aquatic bird dispersal in the Miocene: evidence from a new species of diving duck (Anseriformes: Anatidae) from North America (Nevada) with affinities to Mongolian taxa // Alcheringa. 2017. V. 41. P. 222–230.
- Sun Z., Pan T., Hu C. et al. Rapid and recent diversification patterns in Anseriformes birds: Inferred from molecular phylogeny and diversification analyses // PLoS One. 2017. V. 12. № 9. P. e0184529.
- Švec P. Lower Miocene birds from Dolnice (Cheb basin), western Bohemia. Pt II // Čas. Miner. Geol. 1981. V. 26. P. 45–56.
- Woelfle E. Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postcranialen Skelettes in Mitteleuropa vorkommender Enten, Halbgänse und Säger. Diss. Dokt. Univ. München, 1967. 257 s.
- Worthy T.H. Descriptions and phylogenetic relationships of two new genera and four new species of Oligo-Miocene waterfowl (Aves: Anatidae) from Australia // Zool. J. Linn. Soc. 2009. V. 156. № 2. P. 411–454.
- Worthy T.H., Scofield R.P., Salisbury S.W. et al. A new species of *Manuhirikia* (Aves: Anatidae) provides evidence of faunal turnover in the St Bathans Fauna, New Zealand // Geobios. 2022. V. 70. P. 87–107.
- Worthy T.H., Tennyson A.J.D., Jones C. et al. Miocene waterfowl and other birds from central Otago, New Zealand // J. Syst. Palaeontol. 2007. V. 5. № 1. P. 1–39.
- Zelenkov N.V. Evolution of bird communities in the Neogene of Central Asia, with a review of the fossil record of the Neogene Asian birds // Paleontol. J. 2016. V. 50. № 12. P. 1421–1433.
- Zelenkov N.V. The revised avian fauna of Rudabánya (Hungary, Late Miocene) // Paleontología y evolución de las Aves / Eds. Acosta Hospitaleche C., Agnolin F., Haidr N. et al. Buenos-Aires: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, 2017. P. 253–266.
- Zelenkov N.V. A swan-sized anseriform bird from the late Paleocene of Mongolia // J. Vertebr. Paleontol. 2019. V. 38. e1531879.
- Zelenkov N.V., Stidham T.A. Possible filter-feeding in the extinct *Presbyornis* and the evolution of Anseriformes (Aves) // Зоол. журн. 2018. Т. 97. С. 943–956.
- Zelenkov N.V., Stidham T.A., Martynovich N.V. et al. The middle Miocene duck *Chenoanas* (Aves, Anatidae): new species, phylogeny and geographical range // Pap. Palaeontol. 2018. V. 4. № 3. P. 309–326.

Объяснение к таблице XII

Коракоиды (фиг. 1–8), карпометакарпусы (фиг. 9–12), тиботарсус (фиг. 13) и плечевые кости (фиг. 14–16) среднемиоценовых и современных Anatidae с дорсальной (фиг. 1а–8а), вентральной (фиг. 1б–8б, 9–12), краниальной (фиг. 13а, 14б–16б) и дистальной (фиг. 13б, 14а–16а) сторон.

Фиг. 1. *Histrionicus histrionicus* Lesson, 1828; современный, экз. остеологической коллекции птиц ПИН РАН, № 41-6-1.

Фиг. 2. *Protomelanitta gracilis* Zelenkov, 2011; экз. ПИН, № 4869/247; местонахождение Шарга, Монголия; средний миоцен.

Фиг. 3, 9. *Protomelanitta velox* (Milne-Edwards, 1868): 3 – паралектотип MNHN, № SA 1232; 9 – лектотип MNHN, № SA 1230; оба из местонахождения Сансан, Франция; средний миоцен.

Фиг. 4–6, 10, 12, 13, 16. *Mioquerquedula sororata* (Kurochkin, 1976): 4 – экз. MNHN, № SA 10283, местонахождение Сансан, Франция; 5 – голотип ПИН, № 2614/95, местонахождение Шарга, Монголия; 6 – экз. 4689/189, местонахождение Шарга, Монголия; 10 – экз. MNHN, № SA 1250, местонахождение Сансан, Франция; 12 – экз. 4869/242, местонахождение Шарга, Монголия; 13 – экз. MNHN, № SA 1213, местонахождение Сансан, Франция; 16 – экз. ПИН, № 4869/54, местонахождение Шарга, Монголия.

Фиг. 7, 15. *Mioquerquedula minutissima* Zelenkov et Kurochkin, 2012: 7 – голотип ПИН, № 4869/193; 15 – экз. ПИН, № 4869/56; оба из местонахождения Шарга, Монголия.

Фиг. 8, 11, 14. Anatidae gen. indet.: 8 – экз. MNHN, № SA 14006; 11 – экз. MNHN, № 1463; 14 – экз. MNHN, № SA 1238; все из местонахождения Сансан, Франция.

Обозначения: am – angulus medialis; cs – cotyla scapularis; fac – facies articularis clavicularis; fah – facies articularis humeralis; ib – impressio bicipitalis; pa – processus acrocoracoideus; pp – processus procoracoideus.

Длина масштабной линейки 10 мм. Фиг. 13б, 14а, 15а и 16а – вне масштаба.

Small Ducks (Aves: Anatidae) from the Early–Middle Miocene of Eurasia.

1. A Revision of *Anas velox* Milne-Edwards, 1868 and *Anas soporata* Kurochkin, 1976

N. V. Zelenkov

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

A revision of small (the size of the modern teal *Anas crecca* or smaller) ducks from the middle Miocene of France (Sansan locality) and Mongolia (Sharga locality) clarified the taxonomic status and systematic position of the well-known species *Anas velox* Milne-Edwards, 1868 and *Anas soporata* Kurochkin, 1976. It is shown that three small representatives of the family Anatidae are present in the fauna of the Sansan locality: *Anas velox* is a diving duck, partly similar to modern *Histrionicus*, but smaller—here this species is transferred to the fossil genus *Protomelanitta* Zelenkov, 2011 (basal Mergini). A somewhat smaller taxon from Sansan represents an ecological group of dabbling ducks and belongs to *Anas soporata*, a species that was previously described from Mongolia and here transferred to the genus *Mioquerquedula* Zelenkov et Kurochkin, 2012. In addition, yet another very small duck of unclear systematic position is present in the fauna of Sansan. New materials on *Mioquerquedula soporata* comb. nov. and *M. minutissima* Zelenkov et Kurochkin, 2012 are also described from the middle Miocene of Mongolia.

Keywords: fossil birds, Anseriformes, evolution, taxonomy, Neogene, middle Miocene, France, Mongolia

УДК 569.735.5:551.793(477.75)

НОВАЯ АНТИЛОПА TAVRIDIA GROMOVI GEN. ET SP. NOV. (ARTIODACTYLA, BOVIDAE) ИЗ НИЖНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА 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 12.12.2022 г.

После доработки 22.02.2023 г.

Принята к публикации 22.02.2023 г.

Дано описание новой формы антилопы из нижнего плейстоцена пещеры Таврида в Центральном Крыму. Новый род и вид *Tavridia gromovi* выделен по фрагменту крыши черепа с роговым стержнем и нижней челюсти. Эта небольшая антилопа отличалась от всех известных форм особенностями строения роговых стержней и зубной системы. По совокупности признаков она отнесена к трибе *Antilopini* Gray, 1821. Находка в Крыму свидетельствует о значительном разнообразии этой группы антилоп в раннем плейстоцене.

Ключевые слова: *Tavridia gromovi* gen. et sp. nov., *Antilopini*, ранний плейстоцен, Крым, пещера Таврида

DOI: 10.31857/S0031031X23040141, EDN: OHVBJP

ВВЕДЕНИЕ

Пещера Таврида у пос. Зуя в 15 км к востоку от Симферополя — крупное местонахождение плейстоценовых позвоночных в Центральном Крыму, открытое в 2018 г. при прокладке федеральной автотрассы “Таврида” (Лопатин и др., 2019). Среди материалов, найденных в основном костеносном слое (MNQ18, 1.8–1.5 млн л. н.) в ходе раскопок в 2022 г., присутствуют остатки небольшой своеобразной антилопы трибы *Antilopini* Gray, 1821 подсемейства *Antilopinae* Gray, 1821.

Триба *Antilopini* объединяет антилоп рода *Gazella* и родственные формы. В состав трибы включают до 15–16 ископаемых родов и до 13 ныне существующих, из них четыре, *Gazella* (s.s.), *Antilope*, *Nanger* и *Eudorcas*, относятся к настоящим газелям (McKenna, Bell, 1997; Groves, Grubb, 2011; Hassanin et al., 2012; Bärmann et al., 2013). Все эти антилопы, в основном, мелких и средних размеров, имели прямые или лировидные рога. Роговые стержни у них без полостей (синусов), у большинства не скручены или скручены гетеронимно (т.е. нормально, против часовой стрелки, реже скручены гомонимно (обратно, по часовой стрелке)). Межлобный и лобно-теменные швы усложненные. Ряд премоляров в разной степени укорочен, а второй нижний премоляр (P_2) может быть редуцирован (иногда не развит). Премоляр P_4 обычно с незамкнутой передней долинкой (паракоид и метаконид не слиты), а моляр M_3 часто с

хорошо развитой задней (третьей) долей (Gentry, 1990, 1992; Gentry et al., 1999). В палеонтологической летописи *Antilopini* представлены со среднего миоцена. В раннем плейстоцене они были довольно широко распространены в Европе, Азии и Африке.

До настоящего времени из раннего плейстоцена Европы было известно пять видов *Antilopini* трех родов: *Gazella borbonica* Depéret, 1884, MN15–MNQ17, Европа; *G. bouvraiae* Kostopoulos et Athanassiou, 1997, MNQ16b–18, Европа; *G. aegae* Athanassiou, 2002, MNQ17, Греция; *Gazellospira torticornis* (Aymard, 1854), MN16–MNQ18, Европа; *Antilope koufosi* Kostopoulos (1998), MNQ18, Греция (Kostopoulos, Athanassiou, 1997; Kostopoulos, 1998, 2022; Spassov, Crégut-Bonnoure, 1999; Spassov, 2005; Crégut-Bonnoure, 2007; Rodrigo, 2011 и др.). Лишь один из этих видов, *G. torticornis*, был обнаружен в составе раннеплейстоценовой ассоциации парноногих из Тавриды по материалам первых раскопок, в 2019–2020 гг. (Вислобокова и др., 2020).

Диагностика ископаемых родов и видов *Antilopini* в значительной мере основывается на особенностях строения лобной кости и роговых стержней (положение на черепе и форма, характер поверхности и др.), а также особенностях зубной системы (относительная длина ряда премоляров, строение P_4 и M_3). По совокупности морфологических признаков антилопа из Тавриды

отличается от всех известных форм *Antilopini* и отнесена к новому роду и новому виду.

Находка новой антилопы в Тавриде расширяет представления о разнообразии ископаемых *Antilopini* Европы и дополняет картину природной обстановки Крыма середины раннего плейстоцена – времени вселения ранних Homo в Причерноморье.

Автор выражает благодарность А.В. Лаврову, И.А. Ермольчику из Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), Д.О. Гимранову из Ин-та экологии растений и животных УрО РАН (ИЭРиЖ УрО РАН) и всем участникам раскопок за сбор материалов, а также Р.А. Ракизову (ПИН РАН) за томографию рогового стержня и С.В. Багирову (ПИН РАН) за фотографии образцов.

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

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО BOVIDAE GRAY, 1821

ПОДСЕМЕЙСТВО ANTILOPINAE GRAY, 1821

Триба *Antilopini* Gray, 1821

Род *Tavridia* Vislobokova, gen. nov.

Название рода – от местонахождения Тавриды.

Типовой вид – *Tavridia gromovi* sp. nov.

Диагноз. Размеры небольшие. Лобные кости между роговыми стержнями умеренно приподняты, лежат выше уровня орбит и немного утолщены спереди, без синусов. Надглазничные отверстия на небольшом расстоянии от основания роговых стержней, в глубоких ямках. Зароговые ямки небольшие, латерально расположенные. Пенек очень короткий, спереди перекрыт роговым стержнем. Роговые стержни слабо гомонимно скрученные, стройные, расходятся от основания и слабо загнуты назад, округлые в сечении; их основания слегка сжаты спереди назад, без полостей. Поверхность на медиальной стороне с хорошо выраженной продольной бороздой, начинающейся выше основания рогового стержня; ее острый задний край переходит дистально в невысокий гребень. Нижняя челюсть газельного типа, с выпуклым нижним краем. Ряд премоляров короткий. P_2 сильно редуцирован, однокорневой. P_3 и P_4 короткие, с хорошо развитым, выступающим лингвально парастилидом и скошенным назад метаконидом, и замкнутой задней лингвальной долинкой. Коронки нижних моляров высокие, без эктостилида, с уплощенной лингвальной стенкой и слабой козьей складкой. M_2 и M_3 увеличены; третья доля M_3 длинная и широкая, с фасеткой (маркой) и задним стилидом.

Видовой состав. Типовой вид из нижнего плейстоцена, поздний виллафранк (MNQ18); Крым.

Сравнение. Стройные роговые стержни и нижняя челюсть газельного типа, отсутствие синусов в лобных костях и роговых стержнях, уплощенная лингвальная стенка нижних моляров, присутствие слабой козьей складки, а также особенности строения P_4 и M_3 свидетельствуют о принадлежности антилопы из Тавриды к трибе *Antilopini*.

Гомонимное скручивание роговых стержней и значительная редукция P_2 отличает антилопу из Тавриды от большинства представителей *Antilopini* (в т.ч. *Antilope Pallas*, 1766 и *Gazellospira Pilgrim et Schaub*, 1939). Эти особенности сближают *Tavridia* с *Hispanodorcas* Thomas, Morales et Heintz, 1982 (поздний миоцен – ранний плиоцен Европы) и *Antidorcas Sundevall*, 1847 (поздний плиоцен – ныне, Африка). По отсутствию синусов и латеральному положению зароговой ямки *Tavridia* сходна с *Hispanodorcas*, но отличается приподнятостью межроговой области лобных костей выше уровня орбит, характером поверхности, более округлой формой сечения рогового стержня, формой горизонтальной ветви нижней челюсти, большей гипсодонтностью, короткими премолярами, однокорневым P_2 и более крупным M_3 с сильно развитой третьей долей (Thomas et al., 1982; Bouvrain, de Bonis, 1988; Alcalá, Morales, 2006; Kostopoulos, 2014). От *Antidorcas* отличается отсутствием синусов, положением зароговой ямки, расхождением роговых стержней от основания, менее резкой разницей в высоте тела нижней челюсти под P_4 и M_3 , а также сохранением P_2 . У *Antidorcas* синусы развиты в основаниях роговых стержней и в лобных костях, простираются до надглазничных отверстий (Vrba, 1973; Farke, 2010), P_2 отсутствует, а P_3 сильно редуцирован (Gentry, 1966; Vrba, 1973; Gentry, Gentry, 1978). Кроме того, отличается от *Hispanodorcas* и *Antidorcas* переднезадней уплощенностью роговых стержней, более крупными размерами и строением M_3 .

По слабому скручиванию, округлой форме сечения и характеру поверхности рогового стержня род *Tavridia* сходен с *Antilope*, но отличается типом скручивания. У представителей рода *Antilope* оно гетеронимное (Pilgrim, 1937, 1939; Kostopoulos, 1998, 2022; Gentry et al., 1999; Хан, Ахтар, 2014). Роговой стержень *Tavridia* похож на голотип *A. subtorta* Pilgrim, 1937 (AMNH, № 19989) из верхнего плиоцена Сисвана, Пакистан, по размерам, форме и наличию четко выраженной, широкой продольной борозды, начинающейся выше основания (Pilgrim, 1937, рис. 42; Хан, Ахтар, 2014, рис. 3). Но, в отличие от *Tavridia*, у *A. subtorta* эта борозда тянется вдоль внешней поверхно-

сти рогового стержня. От *A. koufosi* из Геракароу (MNQ18), Греция, отличается как типом скручивания, так и формой роговых стержней; у *A. koufosi* скручивание гетеронимное и спиралевидное (Kostopoulos, 1998, 2022).

От *Gazella Blainville*, 1816 отличается латеральным положением зароговой ямки, более короткими пеньками, скрученностью роговых стержней и особенностями их поверхности, а также сильной редукцией P_2 . У всех *Gazella* зароговая ямка сдвинута кзади, пеньки длиннее, роговые стержни не скручены, обычно с сильной бороздчатостью, P_2 с двумя корнями. По размерам антилопа из Тавриды превосходит газелей из раннего плейстоцена Европы, *G. borbonica*, *G. bouvraiae* и *G. aegae*.

От *Gazellospira Pilgrim et Schaub*, 1939 отличается меньшими размерами, типом скручивания роговых стержней, более коротким рядом премоляров, большей гипсодонтностью и отсутствием эктостилида на молярах. У *Gazellospira* роговые стержни скручены гетеронимно и спиралевидны.

Tavidia gromovi Vislobokova, sp. nov.

Название вида — в честь выдающегося российского исследователя четвертичного периода В.И. Громова.

Голотип — ПИН, № 5644/306, фрагмент крыши черепа с неполным правым роговым стержнем (рис. 1); Россия, Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен (верхний виллафранк, MNQ 18).

О п и с а н и е (рис. 1, 2). Крыша черепа голотипа спереди обломана перед надглазничным отверстием, а сзади — за лобно-теменным швом. Угол между лобной и теменной поверхностями около 140° . Лобно-теменной (венечный) и межлобный (сагиттальный) швы усложненные. Лобно-теменной шов изогнутый, выступает вперед углом, равным примерно 140° . Сохранившаяся теменная часть крыши черепа уплощенная. Межроговая область лобной кости лежит выше орбиты, выпуклая, с узкой, слабой вогнутостью вдоль медиального края основания рогового стержня. Ширина черепа в месте сужения позади орбит, по-видимому, была менее 90 мм. Лобная кость между надглазничными отверстиями (for. supraorbitale), возможно, была немного вогнута. Спереди лобная кость утолщена (до 20 мм чуть выше for. supraorbitale). Основание рогового стержня расположено над орбитой и лишь немного сдвинуто назад. Надглазничное отверстие довольно крупное (диаметром до 4.5 мм), лежит в глубокой ямке недалеко от основания рогового стержня (минимальное расстояние от заднего края for. supraorbitale до основания рогового стержня равно 16.2 мм). Расстояние между надглазничными от-

верстиями, вероятно, было около 50 мм. Пенек очень короткий; спереди он почти не прослеживается (перекрывает роговым стержнем), а сзади его длина не превышает 5 мм. Контакт рогового стержня с лобной костью спереди и с пеньком хорошо выражен. Минимальное расстояние от внутреннего края основания рогового стержня до межлобного шва было около 17.5 мм и, очевидно, расстояние между роговыми стержнями немного превышало поперечный диаметр основания рогового стержня. Угол наклона рогового стержня к сохранившейся теменной части крыши черепа — примерно 76° . Основание рогового стержня немного скошено относительно продольной оси черепа, угол скоса его максимальной оси по отношению к сагиттальной плоскости около 78° . Роговой стержень сравнительно тонкий, постепенно сужается к облому, направлен назад и немного в сторону, слабо гомонимно скручен и слабо загнут назад. В концевой части, перед обломом, намечается едва заметный отгиб стержня в сторону. Спереди роговой стержень выглядит прямым, а сбоку — слабо изогнутым: передний край рогового стержня прямой в проксимальной половине и слабо выпуклый выше, а его задний край слабо вогнутый. Угол расхождения роговых стержней был острым (возможно, не больше 40° – 50°). Поверхность рогового стержня почти без борозд и выраженных килей, покрыта серией “сетчато-анастомозирующих бороздок” как у *Antilope subtorta* и *A. cervicapra* (по: Pilgrim, 1937, с. 812). Четко выраженная медиальная продольная борозда (шириной до 5 мм) с острым задним краем, переходящим в слабый гребень, начинается на передне-внутренней части поверхности, на расстоянии около 1.5 см от основания рогового стержня, а оканчивается немного ниже облома. Гребень тянется до облома и оканчивается в середине его заднего края. Судя по положению концов гребня, скручивание рогового стержня от основания до облома составляет около 105° . Зароговая ямка небольшая, расположена на латеральной поверхности, немного ближе к переднему краю основания рогового стержня, чем к его заднему краю. От зароговой ямки косо вверх идет очень короткая, узкая бороздка. Прерывистые косые бороздки присутствуют позади этой борозды на наружной поверхности стержня, а также на его задней поверхности. Сечение стержня округлое. Основание рогового стержня сильно скошено по отношению к продольной оси стержня и слегка сжато спереди назад; поперечный диаметр (DT) поперечного сечения основания стержня немного превосходит его переднезадний диаметр (DAP); индекс сжатия — 95%.

Компьютерная томография показала отсутствие синусов в лобной кости и роговом стержне (рис. 1, e–n). Костная ткань рогового стержня с каналами для сосудов, в том числе крупных.



Рис. 1. *Tavridia gromovi* gen. et sp. nov.: *a–л* – голотип ПИН, № 5644/306, фрагмент крыши черепа с неполным правым роговым стержнем: *a* – спереди, *б* – снаружи, *в* – изнутри, *г* – сзади, *д* – положение роговых стержней; *е–л* – его томография: 3D модели, снаружи (*е*), поперечные сечения, на конце (*ж*), в середине (*з*), в основании (*и*); продольные сечения: по средней линии (*к*) и ближе к поверхности (*л*); *м* – реконструкция облика животного; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

Левая ветвь нижней челюсти экз. ПИН, № 5644/307 обломана впереди подбородочного отверстия, а также в области углового отдела, и частично разрушена позади зубного ряда (рис. 2). Высота кости довольно резко увеличивается от P_2 к M_3 . Нижний край горизонтальной ветви нижней челюсти выпуклый. Подбородочное отверстие сравнительно небольшое. Расстояние от него до зубного ряда меньше длины $M_1–M_2$. Диастема, по-видимому, была короткой. Очень маленькое отверстие лежит под передним краем P_3 . Суставная

поверхность суставного отростка вогнутая, но у медиального края она слабовыпуклая. Венечный отросток длинный; он немного обломан на конце и, вероятно, выступал назад дальше суставного отростка. Профиль заднего края восходящей ветви ниже суставного отростка прямой. Форма угла не известна, но, по всей видимости, он не был сильно выступающим.

Зубы гипсодонтные. Ряд премоляров очень короткий. P_2 сильно редуцирован: он был одно-корневым и, вероятно, рудиментарным; его аль-

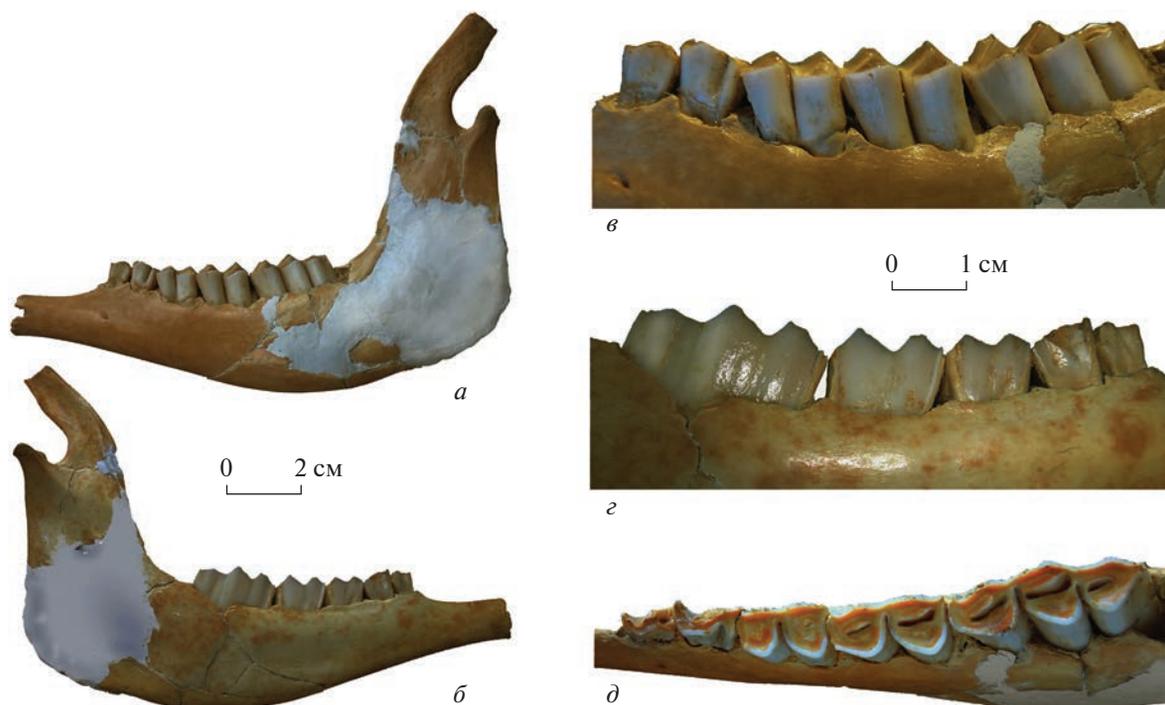


Рис. 2. *Tavidia gromovi* gen. et sp. nov., паратип ПИН, № 5644/307: *а, б* – левая ветвь нижнечелюстной кости с P_3 – M_3 снаружи (*а*), изнутри (*б*); *в–д* – P_3 – M_3 с буккальной (*в*), лингвальной (*г*) и окклюзиальной (*д*) сторон; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

веола чрезвычайно мала (диаметром 0.95 мм). Коронки P_3 и P_4 сравнительно короткие, с хорошо развитым, сильно выступающим лингвально парастилидом, сравнительно слабым параконидом, скошенным назад метаконидом, слабо выступающим лингвально и смыкающимся с энтоконидом; задняя долинка замкнута. На буккальной стороне P_4 гипоконид отделен от протоконида глубокой, довольно узкой, V-образной долинкой. Коронки моляров сравнительно высокие, без эктостилида. Лингвальные стенки сравнительно плоские, с хорошо развитыми парастилидом и энтостилидом, очень слабо вздутыми столбиками метаконида и энтоконидов, и без выраженного метастилида. На всех молярах присутствует слабая “козья” складка. Коронки M_2 и особенно M_3 увеличены. Третья доля коронки M_3 длинная и широкая, с внутренней маркой и задним стилидом. Буккальная стенка третьей доли M_3 выпуклая, на поверхности окклюзии она округленная. Лингвальная стенка третьей доли M_3 с коротким лингвальным столбиком, слабо округленным, слегка угловатым на поверхности окклюзии. Длина третьей доли равна длине второй, а ее ширина лишь на четверть меньше ширины последней.

Рельеф поверхности стирания моляров (mesowear) сравнительно высокий, лабиальные бугорки в основном острые, передние бугорки на M_2 и M_3 слегка обломаны, углубления между бу-

горками мелкие на M_1 и более глубокие на M_3 (рис. 2, *г*).

Размеры в мм, индексы в %. Голотип ПИН, № 5644/306, лобная кость: длина от заднего края надглазничного отверстия до лобно-теменного шва 41; максимальная длина пенька сзади 5.5; роговой стержень: длина (по прямой) до облома 125.5; поперечный диаметр (DT) и переднезадний диаметр (DAP), DT × DAP, в основании 28.25 × 26.8, в середине 22.78 × 20.98 и у облома 16.53 × 16.18; DT основания спереди 32.03; индекс сжатия основания (DAP/DT) – 95.

Паратип ПИН, № 5644/307, левая ветвь нижнечелюстной кости: длина от заднего края подбородочного отверстия до переднего края альвеолы P_2 21.25; длина зубного ряда от альвеолы P_2 до альвеолы M_3 71.8; ширина восходящей ветви посередине 30.58; минимальная высота диастемы 12.82; высота горизонтальной ветви под P_2 19.15, под M_1 23.86, под M_3 30.39; наибольшая высота восходящей ветви 103.75; высота восходящей ветви до основания (вырезки) суставного отростка 67.14, до суставного отростка 75.12.

Зубы: длина ряда премоляров (от альвеолы P_2) 18.4, длина ряда моляров 51.74, по альвеолам соответственно 17.99 и 49.83 (на лингвальной стороне), 15.57 и 52.81 (на буккальной стороне); длина и ширина (L × W) зубов: P_3 7.36 × 4.36; P_4 8.84 × 4.78;

M_1 11.93 × 8.83; M_2 15.9 × 8.23; M_3 23.65 × 8.38; длина и ширина третьей доли M_3 8.69 × 6.62. Высота M_3 меньше 1.5 его полной длины. Индекс $P_2-P_4/M_1-M_3 = 36$.

З а м е ч а н и я. В настоящее время род *Gazella* и родственные формы относят к трибе *Antilopini* семейства *Antilopinae* (McKenna, Bell, 1997; Gentry et al., 1999; Bibi et al., 2009; Gentry, 2010), а не выделяют в отдельное подсемейство *Gazellinae*, как это было принято раньше, в частности, Е.Л. Дмитриевой (1977).

М а т е р и а л. Только голотип и паратип из нижнего плейстоцена пещеры Таврида, Крым.

TAVRIDIA И НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЭВОЛЮЦИИ ANTILOPINI

Находка новой небольшой антилопы в Крыму с очень слабо гомонимно скрученными роговыми стержнями вдоль почти прямой оси позволяет рассмотреть некоторые вопросы эволюции газелеподобных форм *Antilopini* со слабо скрученными рогами, по размерам и морфологически наиболее близких к ней (*Hispanodorcas*, *Antidorcas* и *Antilope*).

Основные направления эволюции этих *Antilopini*, как и других копытных, связаны с расширением пространства обитания на фоне изменений климата и ландшафтов. В разных линиях происходило постепенное освоение полуоткрытых, а затем и открытых биотопов, которое, в частности, сопровождалось изменениями черепа, формы рогов, зубной системы.

Основные изменения в эволюционном развитии роговых стержней у газелеподобных *Antilopini* — это увеличение их размеров, усиление скручивания и спиральности, отклонения назад, изгиба оси, уплощенности основания, появление килей. Основания роговых стержней обычно расположены над орбитами, но у некоторых форм сдвигаются назад. Лобные синусы развивались лишь у некоторых форм. Они наиболее сильно развиты и заходят в основание рогового стержня у *Antidorcas*, а у некоторых видов *Antilope* и *Gazella* небольшие синусы лежат ростральнее надглазничного канала (напр., Farke, 2010). В ходе эволюции у разных представителей группы *Antilopini* шло развитие и постепенное усиление адаптаций к грейзингу и смешанному питанию — усиление гипсодонтности, сокращение относительной длины ряда премоляров, увеличение моляров и, соответственно, высоты и ширины тела нижнечелюстной кости под молярами.

В филогенезе *Antilopini* особенно отчетливо проявлялись мозаичный характер эволюции, параллелизмы, разная скорость эволюционного развития сходных признаков, появление сходных признаков в разное геологическое время, и хоро-

шо прослеживается разное сочетание сходных морфологических признаков у разных форм.

Антилопа из Тавриды демонстрирует уникальное сочетание примитивных и прогрессивных признаков, характерных для газелеподобных *Antilopini*, и признаков специализации. Это сочетание отличает *Tavridia* от всех известных родов. К выраженным у голотипа *T. gromovi* sp. nov. плезиоморфиям относятся: 1) отсутствие синусов в лобных костях и роговых стержнях, 2) положение оснований роговых стержней над орбитой, 3) расхождение роговых стержней от оснований, 4) слабый изгиб роговых стержней, 5) слабый наклон роговых стержней назад и 6) округлое сечение. К апоморфиям относятся: 1) положение межроговой области лобных костей выше уровня орбиты, 2) положение надглазничного отверстия в глубокой ямке, 3) латеральное положение зароговой ямки и 4) короткий пенек. Основные признаки специализации *Tavridia*: 1) слабое гомонимное скручивание рогового стержня, 2) очень низкое положение переднего края основания рогового стержня (перекрывание пенька спереди) и 3) присутствие медиальной продольной борозды с острым задним краем, переходящим на дистальном конце в гребень.

К плезиоморфиям в морфологии нижней челюсти *Tavridia* относятся: 1) сравнительно низкое тело горизонтальной ветви, 2) большая ширина восходящей ветви, 3) большой угол между горизонтальной и восходящей ветвями, 4) небольшое расстояние между P_2 и подбородочным отверстием, а к апоморфиям — 1) выпуклый нижний край тела горизонтальной ветви и 2) увеличение высоты тела от P_2 к M_3 . По значительному сокращению ряда премоляров, значительной редукции P_2 , сокращению длины P_3 и P_4 , сильному увеличению моляров M_2 и M_3 , степени развития задней доли M_3 и отсутствию эктостилида на молярах *Tavridia* превосходит всех известных вымерших представителей *Antilopini* и близка к некоторым современным видам.

Род *Hispanodorcas* был распространен на юге Европы с позднего миоцена по ранний плиоцен и представлен тремя видами: *H. torrubiae* Thomas, Morales et Heintz, 1982 (типовой вид) из типового местонахождения Конкуд и местонахождения Лос-Мансуэто, средний туролий (MN12), Испания; *H. orientalis* Bouvrain et Bonis, 1988 из Дитико-3, поздний туролий (MN13), Греция; *H. heintzi* Alcalá et Morales, 2006 из Ла Галеры, ранний русциний (MN14), Испания (Thomas et al., 1982; Bouvrain, de Bonis, 1988; Alcalá, Morales, 2006). Кроме того, *H. cf. orientalis* присутствует в местонахождении Никити-1, поздний валлезий (MN10), Греция (Kostopoulos, 2014, 2022). Типовой вид *H. torrubiae* известен лишь по роговым стержням, но другие виды представлены более

полным ископаемым материалом (в том числе, нижними челюстями с зубными рядами). В процессе эволюции у *Hispanodorcas* усиливались скручивание, изгиб и медиолатеральное сжатие роговых стержней, уменьшались зароговая ямка и латеральная борозда (Bouvrain, de Bonis, 1988; Kostopoulos, 2022). *Tavridia* демонстрирует сходство с *Hispanodorcas* по плезиоморфиям и некоторым апоморфиям: напр., короткий пенек, латеральная зароговая ямка. Но *Tavridia* отличается от *Hispanodorcas* высоким положением межроговой области черепа по отношению к орбитам, более округлым сечением рогового стержня и отсутствием переднего кия. Индекс сжатия основания рогового стержня у *T. gromovi* (95%) выше, чем у *H. togrubiae* (77.8–90.8%). Такие специфические особенности голотипа *T. gromovi*, как округлое, а не овальное сечение, переднезаднее, а не медиолатеральное сжатие его основания, отсутствие характерного для *Hispanodorcas* уплощения на латеральной поверхности, присутствие глубокой медиальной продольной борозды, а также форма горизонтальной ветви нижней челюсти свидетельствуют о принадлежности *Tavridia* и *Hispanodorcas* к разным филетическим линиям. Родственные связи *Hispanodorcas* оцениваются неоднозначно. Род *Hispanodorcas* относят к *Antilopini* (McKenna, Bell, 1998; Alcalá, Morales, 2006) или к другой группе *Antilopinae* – *Oiocerina* Pilgrim, 1934 (Kostopoulos, 2014, 2022). Авторы рода *Hispanodorcas* отмечали его сходство с *Gazella* (Thomas et al., 1982).

Род *Antidorcas* существует в Африке с плиоцена и в современной фауне представлен видом *A. marsupialis* (Zimmermann, 1780), который обитает в юго-западной аридной зоне и сухой саванне Южной Африки и является национальной эмблемой ЮАР (Cain III et al., 2004; Castelló, 2016). Антилопы этого рода появились на континенте 2.8–2.4 млн л. н. и широко распространились около двух млн л. н. (Gentry, 1966; Vrba, 1973, 1974, 1995; Sewell et al., 2019). Ископаемые остатки этих антилоп присутствуют, в т.ч., в местах находок ранних Номо (напр., Олдувей, Танзания; Стеркфонтейн, ЮАР). В лобных костях и основаниях роговых стержней этих антилоп развиты синусы. По этому признаку *Antidorcas* прогрессивнее, чем *Tavridia*. Общими апоморфиями этих родов являются: 1) положение межроговой части лобной кости выше уровня орбит, 2) положение надглазничного отверстия в глубокой ямке недалеко от основания рогового стержня и 3) выпуклый нижний край тела горизонтальной ветви нижней челюсти, но увеличение высоты тела от P_2 к M_3 у *Tavridia* не такое резкое, как у *Antidorcas*. Кроме того, эти роды похожи по характеру изменений зубной системы (сильной редукции P_2 , хорошо развитой третьей доли M_3), но различаются по форме роговых стержней. Роговые стержни у *Antidorcas* более массивные в основании, обычно

немного сжаты медиолатерально и иногда с латеральным уплощением. При этом у *A. recki* (Schwarz, 1932) из Олдувея (Bed II, 1.8 млн л. н.), возможно, предкового для остальных видов рода, основание рогового стержня голотипа M 21460 сжато очень слабо (Gentry, 1966; Vrba, 1973). Э. Врба считала, что *Antidorcas* ответвился от *Gazella* в плиоцене, ранее 3 млн л. н. (Vrba, 1973). На происхождение *Antidorcas* от *Gazella*, по ее мнению, в частности, указывает примитивно округлая форма поперечного сечения роговых стержней у ранних *Antidorcas*, как и у ранних *Gazella*. Древнейшие *Antilopini* в Африке найдены в среднем миоцене (ca. 14 млн л. н.; Vrba, 1985).

Округлая форма сечения рогов характерна и для антилоп рода *Antilope*. Эти антилопы распространены в Южной Азии с позднего плиоцена. Они, возможно, обитали и в Африке (Gentry, 1976, 1985; Bibi, 2013). В Азии ископаемые виды этого рода известны из Верхних Сиваликов Пакистана: *A. subtorta* Pilgrim, 1937 и *A. intermedia* Khan et Akhtar, 2014 из формации Татрот (3.4–2.6 млн л. н.) и *A. cervicapra* (L., 1758) из формации Пинджор (2.6–0.6 млн л. н.) (Pilgrim, 1937, 1939; Хан, Ахтар, 2014). Вид *A. cervicapra* в наши дни обитает на п-ове Индостан к югу от Гималаев; предпочитает травянистые местности, кустарники, открытые леса на равнинах (IUCN SSC Antelope Specialist Group, 2017). Виды рода *Antilope* отличаются от *Tavridia* гетеронимным типом скручивания, но индекс сжатия основания рогового стержня *T. gromovi* близок к среднему между индексами *A. subtorta* (99%) и *A. cervicapra* (93.5%) (Pilgrim, 1937, 1939). Скрученность роговых стержней у *Antilope* сильнее, и увеличивается от *A. subtorta* к *A. cervicapra*; у последней она спиралевидная. У современной *A. cervicapra*, как и у *Tavridia*, P_2 редуцирован и третья доля M_3 хорошо развита, но P_4 укорочен слабее. В отличие от *Tavridia*, надглазничные отверстия лежат примитивно на одном уровне со лбом, но роговые стержни сдвинуты назад – отходят не над орбитой, а чуть позади ее заднего края (e.g., Grove, Grubb, 2011).

Родственные связи единственного европейского представителя рода *Antilope*, вида *A. koufosi* (Kostopoulos, 1998) (= *Parastrepsiceros koufosi*) из раннего плейстоцена Геракароу (MNQ18), Греция, пока не ясны (Kostopoulos, 2022). Кроме голотипа (роговой стержень, GER-273), вид представлен тремя роговыми стержнями, двумя фрагментами верхней челюсти, фрагментом нижней челюсти с P_3 – M_3 и пястной костью, хранящимися в Ун-те Аристотеля в Салониках. По размерам роговых стержней *A. koufosi* близка к *T. gromovi*, но отличается их спиралевидной формой, гетеронимным типом скручивания и медиолатеральным уплощением основания (DAP 30.0–34.7 мм,

DT 24.0–28.5 мм, DAP/DT 80–84%) (по: Kostopoulos, 1998). Эти виды также сходны по форме нижнего края тела нижней челюсти, длине P_3-M_3 (62.3 мм у *T. gromovi* и 62.5 мм у *A. koufosi*, GER-148) и морфологии M_3 (Kostopoulos, 1998, рис. 3, 4е). Но у *A. koufosi* премоляры длиннее, на P_4 метаконид не отклонен назад, ряд моляров короче (L M_1-M_3 44 мм), на молярах присутствует эктоконид. По этим признакам нижних зубов *A. koufosi* примитивнее, чем *T. gromovi*.

Тип роговых стержней ранних газелей (стройные, слабо загнутые назад, без килей и с округлым сечением) теоретически мог быть исходным (или близким к исходному) как для форм с гомонимным скручиванием (*Hispanodorcas*, *Antidorcas*, *Tavridia*), так и для форм с гетеронимным скручиванием (*Antilope*). Появление этих типов могло быть связано с ранней дивергенцией (или радиацией) от газелеподобного предка в миоцене, или могло происходить неоднократно, возможно, через промежуточные формы газелеподобных антилоп в позднем миоцене–плиоцене. Следует заметить, что ранняя история *Antilopini* пока еще недостаточно изучена, и эти гипотезы требуют дальнейшего подтверждения.

Эволюционная история *Antilopini* анализируется не только на основе палеонтологических данных, но для современных видов и с привлечением данных молекулярной генетики (напр., Hassanin, Douzery, 1999; Matthee, Robinson, 1999; Hassanin et al., 2012; Bärman et al., 2013; Lerp et al., 2013; Yang et al., 2013; Bibi, 2013, 2014; Chen, 2019).

Современные виды родов *Antilope*, *Antidorcas* и *Gazella* и еще нескольких родов входят в единую группу газелеподобных антилоп, недавно выделенную в качестве подтрибы *Antilopina* на основе полных митохондриальных геномов (Hassanin et al., 2012). Ряд анализов с использованием полного митохондриального генома, а также объединенных данных по митохондриальным и ядерным генам показал близкое родство *Gazella* (s.s.) и *Antilope* (*A. cervicapra*) и их дивергенцию с *Antidorcas* (*A. marsupialis*) (Hassanin et al., 2012; Bärman et al., 2013). По молекулярным часам (на основе полного митохондриального генома), адаптивная радиация *Antilopina* с появлением *Gazella* (s.s.), *Antidorcas* и *Saiga* произошла в позднем миоцене (ок. 8.5–8.0 млн л. н.), а дивергенция *Gazella* и *Antilope* – в раннем плиоцене (ок. 4.5–4.2 млн л. н.) (Hassanin et al., 2012) или раньше, в конце миоцена (7.4–5.2 млн л. н.) (Bibi, 2013). Филогенетический анализ на основе цитохрома *b* (cytochrome *b*) показывает, что настоящие газели появились 10.5–6.3 млн л. н. (Lerp et al., 2013).

Учитывая данные филогеномики, можно с большей вероятностью предполагать, что корни *Tavridia* уходят в плиоцен или даже в поздний миоцен.

Биоразнообразие газелеподобных антилоп увеличивалось при крупных глобальных и региональных перестройках окружающей среды, в т.ч. в конце миоцена в мессинский кризис в Средиземноморье (6 млн л. н.: Voehme et al., 2017), на рубеже плиоцена и плейстоцена (2.6 млн л. н.) и в середине раннего плейстоцена (2–1.8 млн л. н.). Рост биоразнообразия был связан с эволюцией линий и дисперсионными событиями на фоне ландшафтно-климатических изменений, повышения сухости климата и расширения открытых пространств. Изменения биоразнообразия *Antilopini* на этих рубежах прослеживаются в Европе, Африке и Азии (Vrba, 1995; Kostopoulos, 1998; Gentry et al., 1999; deMenocal, 2004; Crégut-Bonpoure, 2007; Хан, Ахтар, 2014). Сходство между антилопой из Тавриды и некоторыми видами *Hispanodorcas*, *Antidorcas* и *Antilope* в значительной мере обусловлено общим направлением эволюции *Antilopini* и сходными адаптациями у предшественников этих родов в связи с переходом к обитанию в более открытых пространствах, увеличению доли трав в рационе и развитию грейзинга. При этом картина эволюции этих антилоп была довольно сложной, с появлением множества форм, разным сочетанием предковых газелевых плезиоморфий с новыми адаптациями. Среди настоящих газелей прослеживаются линии с адаптациями к существованию в аридных условиях (саваннах, полупустынях и пустынях) и линии, приспособленные к обитанию в более влажном климате, которые могли распространяться по горным системам (напр., Lerp et al., 2013).

Строение нижней челюсти и зубной системы *Tavridia gromovi* gen. et sp. nov. и современных *Antidorcas marsupialis* и *Antilope cervicapra* во многом сходно, хотя *T. gromovi* демонстрирует иное сочетание примитивных и прогрессивных признаков (например, сравнительно низкое тело нижнечелюстной кости и отсутствие эктостилида на молярах). Это позволяет предполагать, что по уровню адаптации к обитанию в открытых биотопах она была довольно близка к ним. Значительное сокращение ряда премоляров, довольно высокие коронки и особенности строения моляров у *T. gromovi*, очевидно, связаны с адаптациями к питанию травянистыми растениями и травами. По этим адаптациям *T. gromovi* превосходила виды рода *Hispanodorcas* и *Antilope subtorta*.

Антилопа из Тавриды, скорее всего, была смешанной, так же как современные *Antidorcas marsupialis* и *Antilope cervicapra* и ископаемые виды *Antidorcas* (напр., Ecker, 2018; Lozano, Blanco, 2018; Uno et al., 2018; Sewell et al., 2019). По характеру стирания моляров (мезоизноса) *T. gromovi* ближе всего к *A. recki* (см. Sewell et al., 2019). Как и у *A. recki*, картина стирания у *T. gromovi* сохраняет характерные для браузинга довольно высокий рельеф окклюзии и острую форму бугорков.

Такая антилопа могла обитать в саваннах, экотонах на границе разреженных лесов и степей и на равнинах с кустарниками. В состав кормов, наряду с травянистыми растениями и травами, могли входить листья древесных растений и кустарников, а также плоды.

Все эти данные говорят о значительном своеобразии *Tavridia*. Но для выяснения родственных связей этой антилопы нужны дополнительные материалы и новые исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проведенное изучение ископаемых остатков из пещеры Таврида в Крыму позволило установить присутствие нового рода и вида трибы *Antilopini* *Tavridia gromovi* со слабо гомотимно скрученными рогами в раннеплейстоценовой фауне этого местонахождения. Родственные связи этой маленькой антилопы пока не ясны, но сравнение с другими представителями *Antilopini* позволяет предполагать, что она принадлежала к филогенетической ветви, корни которой уходят в поздний миоцен. Эта антилопа была адаптирована к обитанию в полуоткрытых ландшафтах. Присутствие новой антилопы в раннем плейстоцене Крыма расширяет представления о разнообразии антилоп трибы *Antilopini* Европы и особенностях их эволюции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вислобокова И.А., Титов В.В., Лавров А.В. и др.* Раннеплейстоценовые винторогие антилопы (*Artiodactyla*, *Bovidae*) из пещеры Таврида (Крым, Россия) // Палеонтол. журн. 2020. № 1. С. 78–88.
- Дмитриева Е.Л.* Антилопы неогена Монголии и сопредельных территорий. М.: Наука, 1977. 120 с.
- Лопатин А.В., Вислобокова И.А., Лавров А.В. и др.* Пещера Таврида – новое местонахождение раннеплейстоценовых позвоночных в Крыму // Докл. Акад. наук. 2019. Т. 485. № 3. С. 381–385.
- Хан М.А., Ахтар М.* Антилопы (*Mammalia*: *Ruminantia*, *Bovidae*) из верхнесиваликских отложений местонахождения Татрот (Пакистан), с описанием нового вида // Палеонтол. журн. 2014. № 1. С. 80–91.
- Alcalá L., Morales J.* *Antilopinae* (*Bovidae*, *Mammalia*) from the Lower Pliocene of Teruel Basin (Spain) // *Estud. Geol.* 2006. V. 62. № 1. P. 559–570.
- Bärman E.V., Rössner G.E., Wörheide G.* A revised phylogeny of *Antilopini* (*Bovidae*, *Artiodactyla*) using combined mitochondrial and nuclear genes // *Mol. Phylog. Evol.* 2013. V. 67. P. 484–493.
- Bibi F.* A multi-calibrated mitochondrial phylogeny of extant *Bovidae* (*Artiodactyla*, *Ruminantia*) and the importance of the fossil record to systematics // *BMC Evol. Biol.* 2013. V. 13. № 166. 15 p.
- Bibi F.* Assembling the ruminant tree: combining morphology, molecules, extant taxa, and fossils // *Zitteliana*. 2014. Bd 32. P. 197–211.
- Bibi F., Bukhsianidze M., Gentry A.W. et al.* The fossil record and evolution of *Bovidae*: State of the field // *Palaeontol. Electron.* 2009. V. 12. Iss. 3. 10A. 10 p.
- Boehme M., Spassov N., Ebner M. et al.* Messinian age and savannah environment of the possible hominin *Graecopithecus* from Europe // *PLoS ONE*. 2017. V. 12. № 5. e0177347.
- Bouvrain G., de Bonis L.* Découverte du genre *Hispanodorcac* (*Bovidae*, *Artiodactyla*) dans le Turolien de Grèce septentrionale // *Ann. Paléontol.* 1988. V. 74. P. 97–112.
- Bukhsianidze M.* The fossil *Bovidae* of Dmanisi. *Doct. Thesis.* Ferrara: Univ. Ferrara, 2005. 192 p.
- Cain III J.W., Krausman P.R., Germaine H.L.* *Antidorcas marsupialis* // *Mammalian Species*. 2004. № 753. P. 1–7.
- Castelló J.R.* *Bovids of the World: Antelopes, Gazelles, Cattle, Goats, Sheep, and Relatives.* Princeton Univ. Press, 2016. 664 p.
- Chen L., Qiu Q., Jiang, Y. et al.* Large-scale ruminant genome sequencing provides insights into their evolution and distinct traits // *Science*. 2019. V. 364. № 6446. aav6202. P. 1–12.
- 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.
- deMenocal P.B.* African climate change and faunal evolution during the Pliocene–Pleistocene // *Earth Planet. Sci. Lett.* 2004. V. 220. P. 3–24.
- Ecker M., Lee-Thorp J.A.* The dietary ecology of the extinct springbok *Antidorcas bondi* // *Quatern. Intern.* 2018. V. 495. P. 136–143.
- Farke A.D.* Evolution and functional morphology of the frontal sinuses in *Bovidae* (*Mammalia*: *Artiodactyla*), and implications for the evolution of cranial pneumaticity // *Zool. J. Linn. Soc.* 2010. V. 159. P. 988–1014.
- Gentry A.W.* Fossil *Antilopini* of East Africa // *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol.* 1966. V. 12. P. 45–106.
- Gentry A.W.* *Bovidae of the Omo Group deposits // Earliest Man and Environment in the Lake Rudolf Basin / Eds. Coppens Y. et al.* Chicago: Univ. Chicago Press, 1976. P. 275–292.
- Gentry A.W.* The *Bovidae* of the Omo Group deposits, Ethiopia // *Les Faunes Plio-Pléistocènes de la Basse Vallée de l'Omo (Ethiopia)*, Vol. 1. *Périsodactyles – Artiodactyles (Bovidae)*. P.: CNRS, 1985. P. 119–191.
- Gentry A.W.* Evolution and dispersal of African *Bovidae* // *Horns, Pronghorns, and Antlers / Eds. Bubenik G.A., Bubenik A.B.* N.Y.: Springer, 1990. P. 195–227.
- Gentry A.W.* The subfamilies and tribes of the family *Bovidae* // *Mammal Review*. 1992. V. 22. Iss. 1. P. 1–32.
- Gentry A.W.* *Bovidae // Cenozoic Mammals of Africa / Eds. Werdelin L., Sanders W.J.* Berkeley: Univ. California Press, 2010. P. 741–796.
- Gentry A.W., Gentry A.* Fossil *Bovidae* (*Mammalia*) of Olduvai Gorge, Tanzania // *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol.* 1978. V. 29. P. 289–446.
- Gentry A.W., Rössner G.E., Heizmann E.P.J.* Suborder *Ruminantia* // *The Miocene Land Mammals of Europe / Eds. Rössner G.E., Heissig K.* Munich: Verlag Dr. F. Pfeil, 1999. P. 225–258.

- Groves C., Grubb P. Ungulate Taxonomy. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 2011. 336 p.
- Hassanin A., Delsuc F., Ropiquet A. et al. Pattern and timing of diversification of Cetartiodactyla (Mammalia, Laurasiatheria), as revealed by a comprehensive analysis of mitochondrial genomes // C. R. Biol. 2012. V. 335. P. 32–50.
- Hassanin A., Douzery E.J.P. The tribal radiation of the family Bovidae (Artiodactyla) and the evolution of the mitochondrial cytochrome b gene // Mol. Phylog. Evol. 1999. V. 13. P. 227–243.
- IUCN SSC Antelope Specialist Group. Antelope cervicapra. The IUCN Red List of Threatened Species. 2017: e.T1681A50181949. P. 1–8.
- Lerp H., Wronski T., Butynski T.M., Plath M. Speciation of Arabian gazelles // Speciation: Natural Processes, Genetics and Biodiversity / Ed. Michalak P. N.Y.: Nova Science, 2013. P. 59–82.
- Kostopoulos D.S. Parastrepsiceros koufosi n. sp.; note on the possible presence of a Prostrepsiceros descendant in the latest Pliocene of Northern Greece // Acta Zool. Cracov. 1998. V. 41. P. 101–109.
- Kostopoulos D.S. Taxonomic re-assessment and phylogenetic relationships of Miocene homonymously spiral-horned antelopes // Acta Palaeontol. Pol. 2014. V. 59. P. 9–29.
- Kostopoulos D.S. The fossil record of bovids (Mammalia: Artiodactyla: Ruminantia: Pecora: Bovidae) in Greece // Fossil Vertebrates of Greece. Vol. 2. Laurasiatherians, Artiodactyles, Perissodactyles, Carnivorans, and Island Endemics / Ed. Vlachos E. Springer, 2022. P. 113–204.
- Kostopoulos D.S., Athanassiou A. Les gazelles du Pliocène moyen-terminal de la Grèce continentale (Macédoine, Thessalie) // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 1997. Bd 205. P. 413–430.
- Lozano D.A., Blanco C.J. Estudio anatómico y funcional del aparato masticatorio del antilope negro (Antilope cervicapra, Artiodactyla, Bovidae) // InVet. 2018. V. 20. № 1–2. P. 39–48.
- Matthee C.A., Robinson T.J. Cytochrome b phylogeny of the family Bovidae: resolution within the Alcelaphini, Antilopini, Neotragini, and Tragelaphini // Mol. Phylog. Evol. 1999. V. 12. № 1. P. 31–46.
- McKenna M.C., Bell S.K. Classification of Mammals: Above the Species Level. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1997. 631 p.
- Pilgrim G.E. Siwalik antelopes and oxen in the American Museum of Natural History // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1937. V. 72. Art. 7. P. 729–874.
- Pilgrim G.E. The fossil Bovidae of India // Mem. Geol. Surv. Ind. N.S. 1939. V. 26. P. 1–356.
- Rodrigo M.A. Los bóvidos Villafranchienses de la Puebla de Valverde y Villarroya: sistemática, filogenia y paleobiología. Tesis Doct. Zaragoza: Univ. Zaragoza, 2011. 433 p.
- Sewell L., Merceron G., Hopley Ph. et al. Using springbok (Antidorcas) dietary proxies to reconstruct inferred palaeovegetational changes over 2 million years in Southern Africa // J. Archaeol. Sci. Rep. 2019. V. 23. P. 1015–1028.
- Spassov N. Brief review of the Pliocene ungulate fauna of Bulgaria // Quaternaire. 2005. V. 2. P. 201–212.
- Spassov N., Crégut-Bonnoure E. Premières données sur les Bovidae Villafranchiens de Bulgarie // C. R. Acad. Sci. Paris. 1999. V. 328. P. 493–498.
- Thomas H., Morales J., Heintz E. Un nouveau Bovidé (Artiodactyla, Mammalia) Hispanodorcas torrubia n. g. n. sp. dans le Miocène supérieur d'Espagne // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. 4 sér. 1982. V. 4. № 3–4. P. 209–222.
- Uno K.T., Rivals F., Bibi F. et al. Large mammal diets and paleoecology across the Oldowan-Acheulean transition at Olduvai Gorge, Tanzania from stable isotope and tooth wear analyses // J. Hum. Evol. 2018. V. 120. P. 76–91.
- Vrba E.S. Two species of Antidorcas Sundevall at Swartkrans (Mammalia: Bovidae) // Ann. Transv. Museum. 1973. V. 28. № 15. P. 287–352.
- Vrba E.S. Chronological and ecological implications of the fossil Bovidae at the Sterkfontein australopithecine site // Nature. 1974. V. 250. P. 19–23.
- Vrba E.S. African Bovidae: evolutionary events since the Miocene // S. Afr. J. Sci. 1985. V. 81. P. 263–266.
- Vrba E.S. The fossil record of African antelopes (Mammalia, Bovidae) in relation to human evolution and palaeoclimate // Paleoclimate and Evolution: With Emphasis on Human Origins / Eds. Vrba E.S., Denton G.H., Partridge T.C., Burkle L.H. New Haven: Yale Univ. Press, 1995. P. 385–424.
- Yang C., Xiang C., Qi W. et al. Phylogenetic analyses and improved resolution of the family Bovidae based on complete mitochondrial genomes // Biochem. Syst. Ecol. 2013. V. 48. P. 136–143.

A New Antelope *Tavridia gromovi* gen. et sp. nov. (Artiodactyla, Bovidae) from the Lower Pleistocene of the Taurida Cave in the Crimea

I. A. Vislobokova

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

A description of a new form of the small antelopes from the Lower Pleistocene of the Taurida cave in the Crimea is given. The new genus and species *Tavridia gromovi* was identified from a fragment of the skull roof with a horn core and the lower jaw. This small antelope differed from all known forms in the structural features of the horn cores and the dental system. According to the sum of characters, it is assigned to the tribe Antilopini (Eurasia and Africa, Middle Miocene to Recent). The discovery of *T. gromovi* in the Crimea testifies to the significant diversity of this group of antelopes in the middle of the Early Pleistocene.

Keywords: *Tavridia gromovi* gen. et sp. nov., Antilopini, Early Pleistocene, the Crimea, Taurida Cave

ВОПРОСЫ
НОМЕНКЛАТУРЫ

УДК 563.12

URALOVERNEUILITES NOM. NOV.: ЗАМЕЩАЮЩЕЕ НАЗВАНИЕ
ПРЕОККУПИРОВАННОГО РОДА ПЕРМСКИХ ФОРАМИНИФЕР
VERNEUILITES BENSH ET KIREEVA, 1987

© 2023 г. Т. Н. Исакова*

Геологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

*e-mail: isakova@ginras.ru

Поступила в редакцию 10.03.2023 г.

После доработки 16.03.2023 г.

Принята к публикации 16.03.2023 г.

DOI: 10.31857/S0031031X23040050, EDN: OGHVJC

Род пермских фораминифер *Verneuilites Bensch et Kireeva, 1987* с типовым видом *Pseudofusulina urdalensis Rauser, 1940* (Раузер-Черноусова, 1940) был выделен его авторами из состава гетерогенного рода *Pseudofusulina*, установленного ранее (Dunbar, Skinner, 1931) в отложениях нижней перми Западного Техаса (США). Выделенный род отнесен авторами (Бенш, 1987) к подсемейству *Pseudofusulininae Dutkevich, 1934, emend. M.-Maclay, 1959* семейства *Pseudofusulinidae Dutkevich, 1934, emend. M.-Maclay, 1959* отряда *Schwagerinida Dunbar et Henbest, 1930* надотряда *Fusulinoida Fursenko, 1958*, и в этом статусе принят в “Справочнике по систематике...” (1996). Однако родовое название *Verneuilites* было использовано ранее при описании нового рода аммоноидей — *Verneuilites Librovitch, 1939* (Либрович, 1939), и закреплено в систематике этой группы фауны (Руженцев, 1960). В соответствии со ст. 53. 2 МКЗН (Международный..., 2004) родовое название *Verneuilites Bensch et Kireeva, 1987* подлежит замене в связи с омонимией. Преоккупированное наименование предлагается заменить новым — *Uraloverneuilites Isakova, nom. nov.*, отражающим географический регион распространения типового вида этого рода (Урал).

Автор благодарен С.В. Николаевой за любезное уведомление о возникшей омонимии. Работа

выполнена в соответствии с планами научно-исследовательских работ ГИН РАН по теме государственного задания № 0114-2021-0003.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бенш Ф.Р. Ревизия систематики псевдофузулинид, рода *Pseudofusulina Dunbar et Skinner, 1931* и близких родов // Вопр. микропалеонтол. 1987. Вып. 29. С. 20–53.

Либрович Л.С. Каменноугольные отложения районов р. Шартымка и верховий р. Урала // Тр. ЦНИГРИ. 1939. Вып. 114. С. 1–43.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4. М.: КМК, 2004. 223 с.

Раузер-Черноусова Д.М. Стратиграфия верхнего карбона и артинского яруса западного склона Урала и материалы к фауне фузулинид // Тр. Ин-та геол. наук. 1940. Вып. 7. Геол. сер. № 2. С. 37–102.

Руженцев В.Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 331 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 83).

Справочник по систематике фораминифер палеозоя (эндотироиды, фузулиноиды). М.: Наука, 1996. 204 с.

Dunbar C.O., Skinner J.W. New fusulinid genera from the Permian of West Texas // Amer. J. Sci. Ser. 5. 1931. V. 22. P. 252–268.