

ISSN 0031-031X

Номер 5

Сентябрь - Октябрь 2023



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Номер 5, 2023

Об эволюции некоторых групп морских костистых рыб в кайнозой Тетиса и Паратетиса <i>А. Ф. Банников, И. Г. Еребакан</i>	3
Апт—альбские устрицы юго-западных отрогов Гиссарского хребта. Статья 3. Род <i>Oscillopho</i> Malchus <i>Е. К. Метелкин, И. Н. Косенко</i>	19
Новые данные о роде <i>Shikhanonutilus</i> (Liroceratidae, Nautilida) из раннепермского рифа Шахтау <i>А. Ю. Щедухин</i>	26
Онтогенез формы раковины типового вида рода <i>Neouddenites</i> (Ammonoidea, Medlicottiidae) из кунгурского яруса Западного Верхоянья <i>Р. В. Кутыгин</i>	31
Первая находка следов артропод в нижнем триасе Восточной Европы (новое местонахождение Мансурово, Оренбургская область) <i>А. В. Уляхин, А. Г. Сенников, И. В. Новиков</i>	41
Новые ручейники (Insecta: Trichoptera, Necrotauliidae, Philopotamidae) из юры Азии и их триасовые предки <i>И. Д. Сукачева, Н. Д. Синиченкова</i>	54
Новый вид семейства Electrotomidae (Hymenoptera, Symphyta, Tenthredinoidea) из балтийского янтаря <i>А. П. Расницын, А. Р. Манукян</i>	65
Уточнение систематического положения долгоносиков (Coleoptera), описанных из среднего эоцена Германии <i>А. А. Легалов</i>	70
Новые живецкие конодонты рода <i>Isgiodus</i> Колывань-Томской складчатой зоны (юг Западной Сибири) <i>Н. Г. Изох</i>	76
Мелкие утки (Aves: Anatidae) раннего—среднего миоцена Евразии. 2. Фауна местонахождения Тагай (Прибайкалье; Восточная Сибирь) <i>Н. В. Зеленков</i>	82
<i>Ovis gracilis</i> sp. nov. (Artiodactyla, Bovidae) из нижнего плейстоцена пещеры Таврида в Крыму и история рода <i>Ovis</i> <i>И. А. Вислобокова</i>	94
Ископаемые организмы и их роль в формировании черных онколитов каланчевской свиты венда Байкало-Патомского нагорья Восточной Сибири <i>Т. В. Литвинова</i>	107

Вопросы номенклатуры

<i>Linteroceras</i> nom. nov. — новое замещающее название для рода каменноугольных наутилоидей Linter Shimansky, 1968 <i>А. А. Мироненко</i>	118
---	-----

Contents

No. 5, 2023

On the Evolution of Some Groups of Marine Bony Fishes in the Cenozoic of the Tethys and Paratethys <i>A. F. Bannikov, I. G. Erebakan</i>	3
Aptian–Albian Oysters from the Southwestern Spurs of the Gissar Ridge. Part 3. Genus <i>Oscillopha</i> Malchus <i>E. K. Metelkin, I. N. Kosenko</i>	19
New Data on the Genus <i>Shikhanonautilus</i> (Liroceratidae, Nautilida) from the Early Permian Shakhtau Reef <i>A. Yu. Shchedukhin</i>	26
Shell Ontogeny of the Type Species of the Genus <i>Neouddenites</i> (Ammonoidea, Medlicottiidae) from the Kungurian of Western Verkhoyanie <i>R. V. Kutygin</i>	31
The First Artropod Trackways in the Lower Triassic of Eastern Europe from the New Locality Mansurovo, Orenburg Region <i>A. V. Uliakhin, A. G. Sennikov, I. V. Novikov</i>	41
New Caddisflies (Insecta: Trichoptera, Necrotauliidae, Philopotamidae) from the Jurassic of Asia and Their Triassic Ancestors <i>I. D. Sukatsheva, N. D. Sinitschenkova</i>	54
A New Species of the Family Electrotomidae (Hymenoptera, Symphyta, Tenthredinoidea) from the Baltic Amber <i>A. P. Rasnitsyn, A. R. Manukyan</i>	65
Clarification of the Systematic Position of the Weevils (Coleoptera) Described from the Middle Eocene of Germany <i>A. A. Legalov</i>	70
New Givetian Conodonts of the Genus <i>Icriodus</i> from the Kolyvan-Tom Folded Area (South of West Siberia) <i>N. G. Izokh</i>	76
Small Ducks (Aves: Anatidae) from the Early–Middle Miocene of Eurasia. 2. The Fauna of Tagay Locality (Baikal Area; Eastern Siberia) <i>N. V. Zelenkov</i>	82
<i>Ovis gracilis</i> sp. nov. (Artiodactyla, Bovidae) in the Lower Pleistocene of the Taurida Cave in the Crimea and the History of the Genus <i>Ovis</i> <i>I. A. Vislobokova</i>	94
Fossil Organisms and Their Role in the Formation of Black Oncolites of Kalancha Formation of Vendian in the Baikal-Patom Highlands of Eastern Siberia <i>T. V. Litvinova</i>	107

Questions of Nomenclature

<i>Linteroceras</i> nom. nov.—a New Replacement Name for the Genus of Carboniferous Nautiloids <i>Linter</i> Shimansky, 1968 <i>A. A. Mironenko</i>	118
---	-----

УДК 567.5:551.77(576.12)

ОБ ЭВОЛЮЦИИ НЕКОТОРЫХ ГРУПП МОРСКИХ КОСТИСТЫХ РЫБ В КАЙНОЗОЕ ТЕТИСА И ПАРАТЕТИСА

© 2023 г. А. Ф. Банников^{а, *}, И. Г. Еребакан^{а, б, **}

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

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

*e-mail: aban@paleo.ru

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

Поступила в редакцию 21.03.2023 г.

После доработки 14.04.2023 г.

Принята к публикации 17.04.2023 г.

Приведены данные об основных кайнозойских местонахождениях морских костистых рыб (представленных скелетными остатками, а не отолитами) с территории развития Тетиса и Паратетиса. Прослежено историческое развитие многих надродовых таксонов высших Teleostei (колючеперых) в кайнозойских бассейнах Тетиса и Паратетиса. Имеющиеся палеонтологические данные не подтверждают появления большинства линий “кроновых Acanthomorpha” (и даже “кроновых Percomorpha”) уже в конце мела, на что указывает молекулярная филогения, откалиброванная по времени.

Ключевые слова: Teleostei, Percomorpha, эволюция, Тетис, Паратетис, палеоген, неоген

DOI: 10.31857/S0031031X2305001X, **EDN:** XMSASP

ВВЕДЕНИЕ

Вымирание рыб на границе мела и палеогена, по-видимому, не было катастрофическим в континентальных экосистемах (Friedman, Sallan, 2012 и др.) и, напротив, ознаменовало глубокие изменения в структуре сообществ морских рыб по всему земному шару. Крупнотелые и хищные таксоны, по-видимому, особенно сильно пострадали как среди акул, так и лучеперых (Friedman, Sallan, 2012 и др.), а новые группы рыб возникли, чтобы заполнить освободившиеся экологические ниши в раннем палеогене. Наиболее заметным явлением эволюции рыб в начале кайнозоя оказывается взрывная радиация колючеперых костистых рыб (Acanthomorpha sensu Rosen, 1973) — группы, которая в настоящее время насчитывает почти треть ныне живущих видов позвоночных (Stiassny et al., 2004; Friedman, 2010; Friedman, Sallan, 2012). “Эволюционный успех колючеперых рыб является кульминацией множества богатых видами и фенотипически несопоставимых линий, независимо диверсифицирующих по всему миру в широком диапазоне экологических условий” (Ghezlyagh et al., 2022, с. 1211).

Молекулярная филогения, откалиброванная по времени, указывает на появление большинства линий “кроновых Acanthomorpha” (и даже “кроновых Percomorpha”) уже в конце мела (Chen et al., 2014; Alfaro et al., 2018 и др.), что не вполне подтверждается палеонтологическими данными.

Лишь немногие отряды перкоморфов регистрируются в позднем мелу по скелетным находкам (см. Carnevale, Johnson, 2015): Perciformes, Synbranchiformes, Ophidiiformes, Batrachoidiformes и Tetraodontiformes, и все они представлены вымершими семействами либо родами неясной семейственной принадлежности. По остеологическим данным, из базальных Acanthomorpha с позднего мела до настоящего времени доживают лишь два семейства — Polymixiidae (отряд Polymixiiformes) и Veliferidae (отряд Lampridiformes). Совершенно другая картина выявляется по находкам отоликов: Д. Нольф (Nolf, 2013, табл. 1) протягивает в поздний мел “древнейшую отолитовую летопись” 21 современного семейства Acanthomorpha. Для захоронения отоликов не требуются столь же специфические условия палеообстановки (явления гипоксии или аноксии, либо сероводородное заражение дна бассейна), как для захоронения скелетов рыб, и все же данные Нольфа представляются преувеличенными. Имеется очень “... небольшая корреляция между родами ископаемых костистых, установленными по свидетельствам скелетных остатков и отоликов... Отолиты указывают на непрерывное существование большинства родов костистых с эоценового периода” (Stinton, 1968, с. 159), что совершенно не подтверждается остеологическими данными (Bannikov, 2005; Банников, 2010): подавляющее большинство эоценовых видов, известных по скелетным

остаткам, относятся к вымершим родам. “Отолиты... не допускают какой-либо прямой интерпретации природы самой рыбы” (Schwarzahns, 1996, с. 417), поэтому их идентификация сомнительна (напр., Bellwood et al., 2017) и может считаться бесспорной, только если древние отолиты связаны с остеологическим материалом. Если относительно молодые (голоцен—миоценовые или, более проблематично, олигоценные) отолиты, не ассоциированные со скелетами рыб, еще можно с большой долей достоверности относить к современным таксонам различного ранга [к примеру, состав отолитовой фауны рыб сармата Крыма (Bratishko et al., 2023) довольно сходен с сарматским комплексом рыб Сев. Кавказа, известным по остеологическим находкам (Carnevale et al., 2006 и др.)], то систематику эоценовых, палеоценовых и меловых отолитов следует считать формальной, а не естественной (Bannikov, 2005; Банников, 2010). По этой причине мы рассматриваем далее только комплексы кайнозойских рыб Тетиса и Паратетиса, представленные остеологическим материалом.

МАТЕРИАЛ

Материалом для работы являются многолетние сборы ископаемых костистых рыб с территории юго-запада бывшего СССР, хранящиеся в коллекции Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН). Также использованы коллекции рыб Тетиса и Паратетиса из различных естественноисторических музеев Европы и США и литературные данные. Систематика высших таксонов рыб в основном дается по Дж. Нельсону (Nelson, 2006), хотя она в корне отличается от различных версий молекулярной систематики, используемых в более поздних работах (к примеру, Chen et al., 2014; Alfaro et al., 2018; Ghezelyagh et al., 2022 и др.).

КОМПЛЕКСЫ КАЙНОЗОЙСКИХ РЫБ ТЕТИСА И ПАРАТЕТИСА

Палеоценовый период, время интенсивной адаптивной радиации наиболее крупной клалды колючеперых рыб (Percomorpha) протяженностью 10 млн лет после мел—палеогенового вымирания, к сожалению, почти полностью выпадает из летописи остеологически документированных рыб, т. к. в палеоцене пока не обнаружено местонахождений представительных комплексов морских костистых рыб (см., напр., Argüiou, Davesne, 2021). Лишь отдельные их находки известны из датских и зеландских отложений различных мест (Тунис, Перу, ангольский анклав Кабинда и др.). В датском известняке Дании и Юж. Швеции (рис. 1) изредка встречаются остатки позвоночных, в т.ч. лучеперых: четыре их так-

сона известны по неполным скелетам и 13 — по отолитам (Adolfson et al., 2017). Недавно открыто новое местонахождение рыб на юго-западе Мексики (Чапас) датского возраста (Alvarado-Ortega et al., 2016). Эта находка крайне важна, поскольку представляет древнейшую известную кайнозойскую морскую ассоциацию рыб своеобразного облика, включающую в себя Pycnodontiformes, Osteoglossiformes, Anguilliformes, Clupeiformes, Gasterosteiformes и Perciformes. Изучение этой фауны пока только начато (Cantalice, Alvarado-Ortega, 2016; Cantalice et al., 2018 и др.).

Возраст двух Тетических местонахождений лучеперых рыб, первоначально отнесенных к палеоцену, впоследствии был изменен. Местонахождение Требициано близ Триеста (Италия) считалось датским (Sorbini, Bannikov, 1996; Bannikov, Sorbini, 2000), но вскоре было отнесено к кампану—маастрихту (Dalla Vecchia, 2008; Carnevale, Johnson, 2015). Представительный комплекс морских костистых рыб описан из данатинской свиты Туркменистана, близ с. Уйля-Кушлюк в предгорьях Копетдага (Данильченко, 1968); он приурочен к глобальному аноксическому событию. Возраст рыбоносного горизонта, связанного с этим событием, часто принимался стратиграфами как позднетанетский (напр., Музылев, 1994), однако в последнее время считается, что этот сапропель образовался в ответ на парниковые условия, связанные с палеоцен—эоценовым термальным максимумом (PETM), случившемся в начале ипса (Gavrilov et al., 2003; Sluijs et al., 2008; Shcherbinina et al., 2016; и др.). Из данатинской свиты Туркменистана известно 38 форм костистых рыб из 13 отрядов; в фауне резко преобладают колючеперые отряды Lampridiformes, Gasterosteiformes, Perciformes и Tetraodontiformes — их 27 форм, что составляет без малого три четверти (71%) всего комплекса (Банников, 2010).

Фауна рыб формации Фур Дании, одновозрастной туркменской и также связанной с PETM, хотя и известна достаточно давно (Bonde, 1966), монографически до сих пор не описана. Она включает в себя до 60 видов костистых рыб исключительной сохранности (Schröder et al., 2022). Согласно данным, приведенным Н. Бонде (Bonde, 1987), раннеэоценовые фауны рыб Дании и Туркменистана сближает наличие угреобразных, сельдевых, иглообразных, мечерыловидных, а также общих семейств Osteoglossidae, Chanidae, Turkmenidae, Carangidae, Exellidae, Gempylidae и Scombridae. На относительно более холодный климат Датского бассейна, по-видимому, указывает почти полное отсутствие там находок тропического рода Меле, доминировавшего в Туркменском бассейне, и наоборот, присутствие холодолюбивых трескообразных (род *Rhinocephalus*) (Банников, 2010).

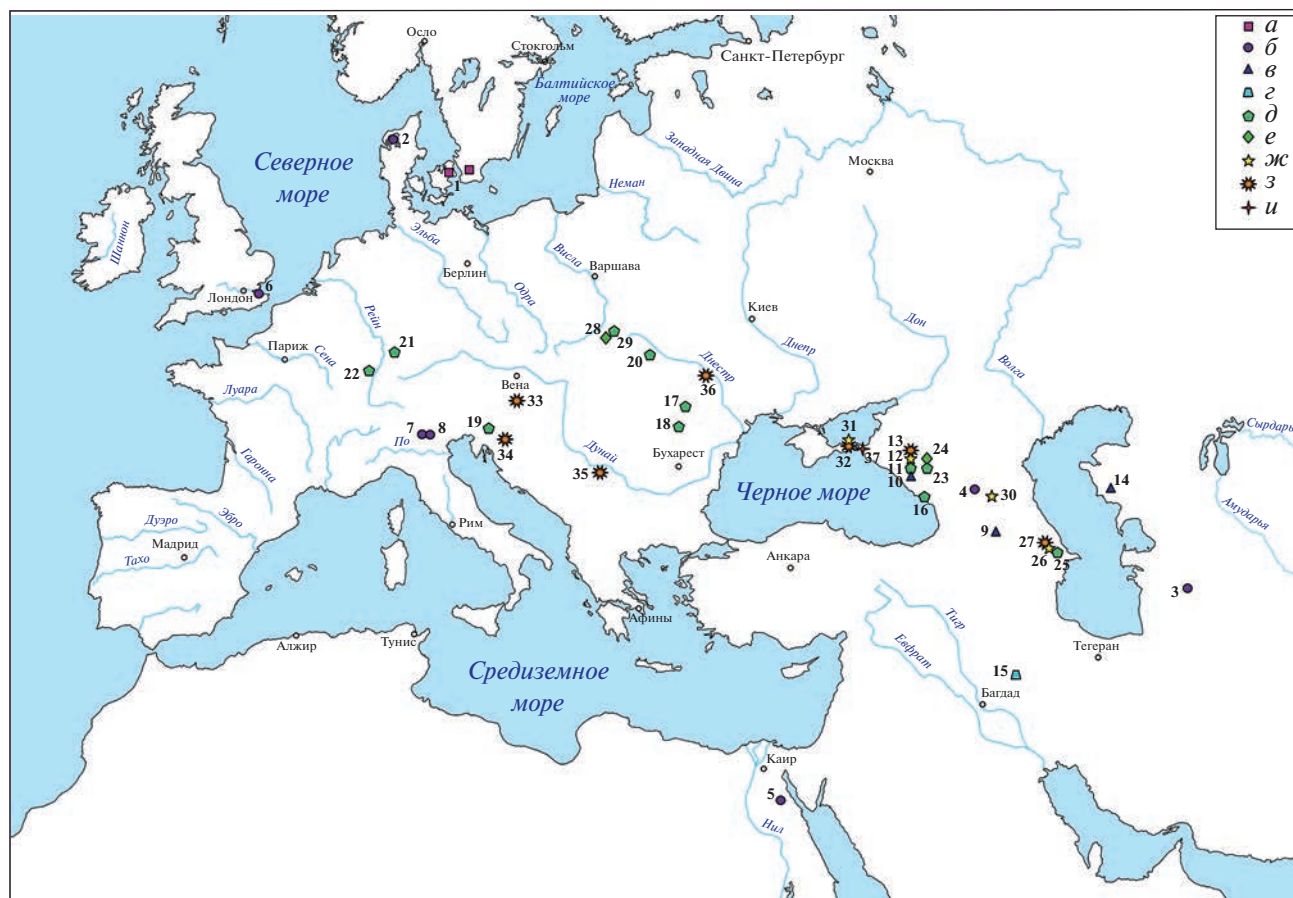


Рис. 1. Основные местонахождения кайнозойских морских рыб Тетиса и Паратетиса: 1 – даний Швеции и Дании; 2–5 – базальный ипр: 2 – о. Фур, Дания, 3 – Уйля-Кушлюк, Туркменистан, 4 – Герпегеж, Кабардино-Балкария, 5 – Рас-Гариб-А, Египет; 6 – ипр Лондонских глин, о. Шеппи; 7, 8 – верхний ипр: 7 – Монте-Солане, 8 – Монте-Болка; 9 – лютет, г. Тбилиси; 10–13 – р. Пшеха: 10 – бартон, 11 – рюпель, 12 – нижний миоцен, 13 – средний миоцен; 14 – бартон Мангышлака; 15 – приабон (?) Ирана; 16 – рюпель Абхазии; 17 – рюпель Пятра-Нямц, Румыния; 18 – рюпель Сусленешть, Румыния; 19 – рюпель Словении; 20 – рюпель Украинского Прикарпатья; 21 – рюпель Рауэнберга, Германия; 22 – рюпель Фруадфонте, Франция; 23, 24 – р. Белая: 23 – рюпель, 24 – хатт; 25–27 – р. Сумгаит, Азербайджан: 25 – рюпель, 26 – нижний миоцен, 27 – средний миоцен; 28, 29 – рюпель и хатт Польских Карпат; 30 – нижний миоцен Черной речки; 31 – нижний миоцен м. Тархан; 32 – средний миоцен Керченского п-ова; 33 – бадений Бургенланда, Австрия; 34 – сармат Хорватии; 35 – сармат Белграда; 36 – сармат Наславчи, Молдова; 37 – мэотис Тамани. Обозначения: а – палеоцен, б – нижний эоцен, в – средний эоцен, г – верхний эоцен, д – нижний олигоцен, е – верхний олигоцен, жс – нижний миоцен, з – средний миоцен, и – верхний миоцен.

На р. Хеу на Северном Кавказе (Кабардино-Балкария, местонахождение Герпегеж) недавно также обнаружены раннеипрские рыбы, приуроченные к РЕТМ, но эта фауна пока изучена слабо. Предварительный обзор материала, собранного из сапропелевого слоя р. Хеу показал наличие угреобразных, сельдеобразных и нескольких перкоморфов, многие из которых представлены личинками или ювенильными экземплярами (Банников, 2016, 2017). К сожалению, большинство экземпляров рыб сильно повреждено пиритом, который обычно замещает оригинальное костное вещество в сапропелевом слое. Это обычно затрудняет распознавание многих важных остеологических признаков. Чем крупнее образец, тем, как правило, сильнее он поврежден. Предвари-

тельный список раннеэоценовой фауны костистых рыб Герпегежа включает в себя не менее 21 таксона (формально описаны из них к настоящему времени лишь представители новых семейств *Gasterosteiformes* – *Gerpegezhus paviai* Bannikov et Carnevale, 2012 и *Tetraodontiformes* – *Balkaria histiopterygia* Bannikov et al., 2017). По составу фауна, в которой также преобладают колючеперые, значительно отличается от таковых как Дании, так и Туркменистана, хотя наличие родов *Mene*, *Avitoluvarus*, *Kushlukia* и *Eospinus* показывает определенное сходство с последней.

Недавно появились данные еще об одном местонахождении морских рыб, приуроченном к РЕТМ (El-Sayed et al., 2021), – палеотропическом Рас-Гариб-А (Ras Gharib A) в Египте. Комплекс

рыб оттуда пока не описан, но Мене определенно присутствует и там; интересна находка относительно глубоководного *Sternoptychinae*.

Рыбы несколько более молодой ипрской фауны Лондонских глин (Casier, 1966; Friedman et al., 2016) имеют неполную сохранность (объемные черепа, но неполные посткраниальные скелеты), что затрудняет их сравнение с имеющими сжатые скелеты рыбами базального ипра и других фаун. Некоторые авторы подвергали сомнению установленную Э. Казье (Casier, 1966) надродовую принадлежность рыб из Лондонских глин без какого-либо существенного повторного анализа или повторного описания соответствующего материала (Friedman et al., 2016).

Позднеипрский возраст имеют две фауны рыб из северо-итальянских местонахождений — Монте-Солане и Монте-Болька. Палеоэкологические данные, основанные как на микрофоссилиях, так и на ихтиофауне, указывают на то, что отложения Монте-Солане образовались в верхней батиальной зоне, вероятно, между 300 и 600 м (Zorzin et al., 2011; Giusberti et al., 2014). Таким образом, это местонахождение является одним из редких и ценных эоценовых лагерштеттов, образовавшихся в глубоководных условиях. Местонахождение Монте-Солане содержит древнейшую кайнозойскую ихтиофауну, в которой преобладают мезобатипелагические таксоны: из 12 отмеченных отсюда форм резко преобладают *Stomiiformes*, реже встречаются *Mycetophiformes*, а остальные таксоны представлены одним-тремя экземплярами (Giusberti et al., 2014).

Являясь самым богатым из известных кайнозойских местонахождений костистых рыб, Монте-Болька дает картину жизни в теплой мелководной морской среде в раннем эоцене. По последним данным (Bannikov, 2014; Carnevale et al., 2014 и др.), из местонахождения Монте-Болька известно не менее 240 видов костистых, относящихся к более чем 200 родам 95 семейств (не считая роды *incertae sedis*) 21 отряда. Только три рода — Мене, *Lichia* и *Seriola* — с достоверностью доживают до настоящего времени; отнесение некоторых видов из Монте-Больки к *Chanos*, *Atherina*, *Hemiramphus*, *Syngnathus*, *Ophidium*, *Acropoma* и *Sphyraena* требует проверки. Хотя по числу находок преобладают сельдевые *Bolcaichthys* *catorygopterus* (Woodward), подавляющее большинство видов костистых (не менее 210, или около 88% всего биоразнообразия *Teleostei*) относятся к *Acanthomorpha*. Разнообразие комплекса рыб Монте-Больки предвосхищает таковое современной ихтиофауны. Низшие лучеперые отряда *Rysnodontiformes*, расцвет которого приходится на мел, имеют здесь своих позднейших представителей. С более древними фаунами PETM комплекс рыб Монте-Больки связывает наличие общих родов *Platinx*,

Chanos, *Trachicaranx*, Мене, *Exellia*, *Auxides* и *Seriola*; также здесь впервые появляются представители ископаемого семейства пелагических рыб *Palaeorhynchidae*, играющие впоследствии заметную роль в ихтиофаунах Тетиса и Паратетиса (Банников, 2017). В отличие от большинства известных комплексов ископаемых морских рыб, обычно относительно полно отражающих только состав пелагической компоненты фауны, в ассоциации рыб из Монте-Больки достаточно широко представлены и придонные рыбы (но совершенно отсутствуют мезо-батипелагические таксоны, в отличие от Монте-Солане).

Большинство ископаемых из Монте-Больки происходят из точек Пешара и Монте-Постале (*Pesciara*, *Monte Postale*), которые содержат похожие фоссилии, но характеризуются несколько иными тафономическими и экологическими характеристиками (Marramà et al., 2016; Friedman, Carnevale, 2018). Эти два местонахождения имеют разные полиспецифические комплексы рыб и различные условия осадконакопления. Высококачественная сохранность рыб из Пешары позволяет определить большинство их экземпляров, обеспечивая хорошее разрешение палеоэкологического спектра. Комплекс рыб Пешары определяется как резкая олигархическая структура с явным преобладанием планктоноядных таксонов. Тафономические особенности подтверждают, что отложения были накоплены во внутриплатформенном бассейне, в котором бескислородные условия на дне и развитие биопленки способствовали высокому качеству сохранности ископаемых (Marramà et al., 2016). С другой стороны, умеренное качество сохранности рыб из Монте-Постале не позволило определить большинство экземпляров, что затрудняет интерпретацию экологических и трофических отношений внутри этой ассоциации. Тем не менее, обилие морских и наземных растений, в сочетании с большим количеством остатков беспозвоночных, согласуется с предположением, что отложения Монте-Постале, вероятно, накопились поблизости от прибрежной зоны, характеризующейся мангровыми зарослями, водорослями и коралловыми рифами с по меньшей мере периодическими аэробными условиями на дне (Marramà et al., 2016).

Пешара представляет древнейшую и самую богатую из известных ископаемую ассоциацию коралловых рыб современного типа (Bellwood, 1996; Банников, 2010; Bellwood et al., 2017 и др.), с доминированием *Percomorpha*. В отличие от современных коралловых рифов, где обычно преобладают *Gobiidae*, *Pomacentridae*, *Labridae*, *Serranidae*, *Apogonidae* и *Chaetodontidae*, в ранне-среднеэоценовой фауне Монте-Больки из коралловых рыб численно доминируют *Holocentridae*, а тафономически чрезвычайно разнообразны *Acanthuridae* (14 родов). Семейства *Apogonidae* и *Labri-*

dae представлены здесь соответственно пятью и шестью монотипными родами каждое, Pomacentridae крайне редки, а Gobioidei вовсе известны по единственной находке миниатюрного экземпляра (Bannikov, Carnevale, 2016). Достоверные эоценовые Chaetodontidae пока неизвестны (Bannikov, 2004; Bellwood et al., 2017).

Предположительно лютетский возраст имеет комплекс рыб из дабаханской свиты Грузии (Данильченко, 1962; Банников, 2010), рыбы которого определенно являются эпи- и мезопелагическими. Из 14 форм костистых рыб, с достоверностью отмеченных из местонахождения в Дабаханском ущелье, восемь относятся к колючеперым, однако по числу находок здесь преобладают светящиеся рыбы отрядов Stomiiformes и Myctophiformes; обращает на себя внимание полное отсутствие сельдевых, неперменного компонента всех других известных комплексов морских кайнозойских рыб. Лишь один род (*Bregmaceros*) из 11 определенных доживает до настоящего времени, он указывает на близкий к тропическому климат дабаханского бассейна. Предполагается, что рыбы дабаханской свиты населяли континентальный склон (либо подводное поднятие) (Банников, 2010). Литология вмещающих осадочно-вулканогенных пород указывает на то, что гибель дабаханских рыб, возможно, была вызвана явлениями подводного вулканизма (Bannikov, 1993).

Бартонские рыбы Тетиса наилучше известны из кумской свиты Северного Кавказа (р. Пшеха выше хут. Горный Луч: Банников, 2010, 2017, 2018a). Из 50 форм костистых рыб, с достоверностью отмеченных из местонахождения Горный Луч, 43 относятся к колючеперым, что составляет почти 6/7 (86%) всего комплекса. Из 33 определенных до рода форм северокавказских рыб не менее восьми (24% общего их числа) доживают до настоящего времени. Преобладание *Bregmaceros* указывает на близкий к тропическому климат кумского бассейна. Подавляющее большинство северокавказских рыб определенно являются пелагическими; по аналогии с современными формами соответствующих семейств, придонный образ жизни можно предположить для *Muraenidae* (?) indet., *Eosladenia caucasica*, *Noplolatilus visendus*, двух видов *Champsodontidae* и трех видов *Siganidae*, находки которых единичны или редки. Мезо- и батипелагических видов среди кумских рыб немного — к ним, видимо, можно отнести представителей *Gonostomatidae*, *Bregmacerotidae*, *Acropomatidae*, *Trichiuridae* и, вероятно, *Euzaiphegidae*. Однако суммарное число их находок превосходит число находок эпипелагических и придонных рыб. Распознанный ориктоценоз позволяет определить осадочную среду местонахождения Горный Луч, локализованную во внутреннем шельфе.

Значительное сходство бартонский комплекс Горного Луча обнаруживает с фауной Ирана, считавшейся рюпельской (Arambourg, 1967), по обилию *Bregmaceros* cf. *B. filamentosus*, наличию родов *Cottopsis*, *Caprovesposus*, *Caucasiganus* и *Rybarina*, в дополнение к широко распространенным эпипелагическим родам *Palimphyes* и *Palaeorhynchus*. Это сходство родам свидетельствует в пользу более древнего, средне-позднеэоценового возраста рыб Ирана (Haghipour, Brants, 1971; Afsari et al., 2014). По сравнению с северокавказским, иранский комплекс рыб носит более глубоководный облик (обилие *Stomiiformes*).

Из верхнеэоценовых (приабонских) отложений юго-запада России и сопредельных государств пока не известно представительных местонахождений полноскелетных костистых рыб, встречаются лишь отдельные их находки (*Lyolepis caucasica*, *Paraeoliscus bannikovi*, *Percoidei* indet.). Помимо отмеченных выше местонахождений, находки эоценовых рыб Тетиса известны еще из ряда мест (Бельгия, Франция, Украина, Мангышлак).

С началом олигоцена от Тетиса обособился внутриконтинентальный бассейн — Паратетис — с изменчивым физико-гидрологическим режимом, зависящим от наличия или отсутствия связи с мировым океаном, и обычно с аноксией на дне (Попов и др., 2019). Наиболее разнообразный комплекс олигоценовых морских рыб на территории бывшего СССР приурочен к нижнему хадуму (нижний майкоп, пшехская свита) Северного Кавказа и его аналогам в Абхазии и Азербайджане (Банников, 2010). Основные местонахождения раннехадумских рыб расположены: на Северном Кавказе — на реках Белая и Пшеха; в Абхазии — по реке Гумисте напротив г. Сухум; в Азербайджане — на Апшеронском п-ове, в низовьях р. Сумгаит. В основных чертах состав фаун рыб Абхазии, Северного Кавказа и Азербайджана один и тот же, однако отдельные таксоны характеризуют какое-то одно или несколько местонахождений, отсутствуя на других. Кроме того, некоторые таксоны встречаются только в нижней части пшехской свиты и ее аналогов (планорбелловые слои по: Данильченко, 1960; наннопланктоновая зона NP21 по: Попов и др., 2019), а некоторые — только в верхней (эолисковые слои по: Данильченко, 1960; зона NP22 по: Попов и др., 2019). Из 77 форм костистых рыб, с достоверностью отмеченных из пшехских отложений, 52 относятся к *Acanthomorpha*, что составляет две трети (67.5%) всего комплекса. Из 60 родов кавказских рыб не менее 20 (треть от общего их числа) доживает до настоящего времени. От кумского комплекса пшехский унаследовал три вида (*Bregmaceros filamentosus*, *Caprovesposus parvus* и *Rybarina caucasica*) и не менее десяти родов. Здесь также преобладают пелагические, преимущественно не-

ритические рыбы, но чаще других встречаются сельдевые, а не брегмацеры, как на местонахождении Горный Луч. Состав фауны рыб указывает на субтропический климат пшехского времени, холоднее чем в бартоне, а появление *Aeoliscus*, *Fistularia* и *Bregmaceros* маркирует потепление в середине пшехского времени. Анаэробная среда на дне раннемайкопского моря начиналась глубоко, не менее 300–400 м верхней толщи воды были пригодны для жизни рыб. Раннемайкопский комплекс обнаруживает значительную общность в родовом и даже видовом (*Aeoliscus heinrichi*, *Priacanthus spinosus*, *Leiognathoides altapinna* и *Capros rhenanus*) составе с рюпельскими фаунами рыб Карпат, Швейцарии и Рейнского бассейна, что говорит о наличии связей между бассейнами (Банников, 2010). Некоторые виды общих родов распространены в это время в Паратетисе аллопатрически. Местонахождения, сформированные на Рейнском грабене (Германия, Франция), и ряд олигоценовых карпатских местонахождений (разновозрастных: Ciobanu, 1977; Kotlarczyk et al., 2006; и др.) несколько моложе кавказских местонахождений из “планорбелловых слоев” (нижнепшехской подсвиты).

Во второй половине раннего олигоцена (время накопления отложений полбинского пласта; зона NP23 по: Попов и др., 2019) Восточный Паратетис замкнулся и опреснился, однако в конце раннего и в позднем олигоцене этот бассейн вновь характеризуется морскими условиями. В отличие от раннеолигоценовых, позднеолигоценовые рыбы Северного Кавказа и Закавказья значительно менее обильны и разнообразны, часто имеют фрагментарную сохранность и хуже изучены (Банников, 2010); в основном они собраны на р. Белая в районе ст. Абадзехская (Адыгея) в отложениях двух свит — Морозкиной балки (зона NP24 по: Попов и др., 2019) и септариево-зеленчукской (Попов и др., 2019) (зона NP25). Можно предположить, что невысокое биоразнообразие позднеолигоценовых рыб Восточного Паратетиса связано как с недостаточной их изученностью, так и с довольно неблагоприятными условиями для захоронения рыб. В разновозрастных внешнекарпатских бассейнах Центрального Паратетиса (Польша, Румыния), по-видимому, эти условия были более благоприятными. Анаэробная среда на дне позднеолигоценового моря Восточного Паратетиса начиналась, по всей вероятности, относительно неглубоко. На это указывает полное отсутствие там мезо- и батипелагических светящихся рыб.

В верхнем майкопе (сакараульский регионрус, соответствующий низам бурдигала: Rorov et al., 2022) Кавказа и Крыма обнаружен богатый и довольно разнообразный комплекс морских рыб, откуда отмечено не менее 49 форм (Банников, 2010), из которых 36 относятся к колючеперам,

что составляет 3/4 (73%) всего комплекса. Из 35 родов северокавказских рыб 25 (71% общего их числа) доживают до настоящего времени. Здесь преобладают пелагические, преимущественно неритические рыбы (по числу находок доминируют сельдевые *Maicopiella brevicauda*, обильны и мерлузовые *Merluccius errans*), а типичные мезо- и батипелагические рыбы отсутствуют, за исключением очень редких находок *Trichiuridae* и *Gempylidae*. В сакараульской фауне впервые для Восточного Паратетиса появляются придонные морские собачки (*Blenniidae*) и бычки (*Gobiidae*), относительно многочисленными становятся камбалообразные (*Bothidae* и *Soleidae*), которые, впрочем, представлены в основном пелагическими личинками (Банников, 2010). На каждом верхнемайкопском местонахождении комплекс рыб имеет свое своеобразие, однако в общих чертах он един.

В коцахурское время Восточный Паратетис опреснился, а в тархане и ранней половине чокрака (начало среднего миоцена; зона NN5 по наннопланктону, по: Rorov et al., 2022) этот бассейн вновь характеризуется морским или полуморским режимом. В тарханских отложениях прикавказского бассейна впервые после раннего олигоцена появляются мезопелагические светящиеся рыбы (род *Vinciguerrgia*), что свидетельствует об отсутствии сероводородного заражения или значительном понижении границы безжизненной зоны по сравнению с верхним майкопом. В глубоководных фациях тархана и чокрака (спириталисовые глины) отмечено немногим более 30 видов костистых, большинство которых относятся к стеногалинным родам и не могли переносить значительного опреснения. Помимо доминирующих *Vinciguerrgia merklini* и сельдевых, в тархане относительно многочисленны трескообразные и бычковые, реже встречаются ставридовые и пелагические личинки камбалообразных; находки остальных таксонов более редки (Банников, 2020).

К концу чокрака соленость Восточного Паратетиса вновь понизилась, и в дальнейшем лишь в конкское (позднебаденийское: Rorov et al., 2022) время характер бассейна приблизился к нормальному морскому. Однако сведения о конкских рыбах весьма скудны. По-видимому, гидрологические условия в Восточном Паратетисе в конкское время в основном не были благоприятными для захоронения рыб. Из полуморского караганского бассейна (коррелируется с серединой бадения: Rorov et al., 2022), предшествовавшего конкскому, известно около шести видов эвригалинных рыб, по числу находок преобладают сельдевые. Фауна рыб, разновозрастная караганской и конкской, известна из Центрального Паратетиса (Schultz, 2013) Австрии (бадений Бургенланда); судя по систематическому составу рыб комплек-

са, этот бассейн характеризуется морским или полуморским режимом.

Основание сармата по палеомагнитным данным датируется 12.65 млн л. (см. Porov et al., 2022). Сарматские рыбы Восточного Паратетиса известны лучше, чем караганские и конкские, при этом имеются два богатых местонахождения раннесарматских костистых, сильно разнящихся по составу: одно из Северной Молдавии у с. Наславча, а другое на р. Пшеха у хут. Цуревский в Краснодарском крае (Банников, 2010, 2019). В первом из них известно не менее 25 таксонов; преобладает атерина *Atherina suchovi*, а сельдевые занимают в лучшем случае второе место по числу находок; относительно многочисленны морские караси *Sparus brusinae* и бычки, необычно разнообразны по систематическому составу (не менее семи видов). Из местонахождения на р. Пшеха отмечено около 20 форм Teleostei, из которых доминирует вид сельдевых *Sarmatella tsurevica*, многочисленны также тресковые *Palimphemus* sp. и мальки ботусовых камбал *Bothus* sp. (Carnevale et al., 2006). Таким образом, связь между Северокавказским и Молдавским бассейнами в раннем сармате, по-видимому, была затруднена. Кроме того, два местонахождения рыб были сформированы в разной обстановке, на что указывает литологический состав вмещающих пород. Если на севере Молдавии местонахождение раннесарматских рыб приурочено к лагунным отложениям, с периодическими заморными событиями, то одновозрастное местонахождение на Северном Кавказе сформировалось в более мористых условиях (Банников, 2019). Помимо комплексов Цуревского и Наславчи, сарматские рыбы отмечались из разных мест Северного Кавказа, Азербайджана, Молдавии и Украины, но систематических раскопок там не предпринималось. Также сарматские рыбы, начиная с XIX в., известны из Центрального Паратетиса — с территории бывшей Югославии (из Хорватии и Сербии) (Anđelković, 1989). Несколько родов костистых и один вид — *Sparus brusinae* — являются общими для Центрального и Восточного Паратетиса.

В начале позднего миоцена (позднем сармате) Восточный Паратетис полностью замкнулся, а в раннем мзотисе (коррелируется с мессинием) вновь эпизодически соединялся с открытыми водами. Мзотические рыбы пока изучены очень плохо, отмечено около 10 их видов, большая часть из которых происходит с Таманского п-ова. Из более молодых отложений Восточного Паратетиса морские фауны рыб неизвестны. Из понта (терминальный миоцен) Абхазии описан солоноватоводный комплекс рыб в составе 11 видов (Габелая, 1976).

ЭВОЛЮЦИЯ КОЛЮЧЕПЕРЫХ РЫБ В КАЙНОЗОЕ ТЕТИСА И ПАРАТЕТИСА

При изучении истории развития ископаемых рыб следует иметь в виду огромную неполноту ископаемой летописи лучеперых. Если для захоронения зубов акул не требуется особых условий, то скелеты лучеперых, за редчайшими исключениями, могут захораниваться только на безжизненном дне бассейна. Отложение несущих рыб осадков обычно связано либо с постоянной аноксией (сероводородным заражением дна бассейна), либо с аноксическими или гипоксическими событиями, такими как вредоносное цветение водорослей (“красные приливы”). Большинство рыб обитали вне бассейнов такого типа, следовательно, их захоронение невозможно, и они выпадают из ископаемой летописи. Наибольший шанс на сохранение в ископаемом состоянии имеют эпипелагические рыбы, а наименьший — придонные и батипелагические. Кроме того, обычно имеется избирательность в захоронении рыб, связанная с их размером. К примеру, на тарханском кавказском местонахождении на р. Пшеха могут захораниваться только мальки и юные экземпляры костистых, и только в тонком слое в самом основании последовательности тарханских глин имеются находки крупных экземпляров.

Как упоминалось выше, по остеологическим данным, из базальных Acanthomorpha с позднего мела до настоящего времени доживают лишь два семейства — Polymixiidae и Veliferidae. Палеоценовые представители этих семейств выпадают из ископаемой летописи, а в ипре они представлены вымершими родами Polyspinatus Schröder et al. (Polymixiidae), Veronavelifer Bannikov и Wettonius Carnevale et Bannikov (Veliferidae). В более молодых отложениях Polymixiidae не известны вовсе (хотя в олигоцене Паратетиса имеются находки представителей ископаемого семейства Digoriidae того же отряда Polymixiiformes), а Veliferidae представлены редкими находками олигоценового рода Oechsleria Micklich et Bannikov в Рейнском бассейне. В эоцене (базальный ипр) Тетиса высокотелые Lampridiformes (подотряд Veliferoidei), помимо Veliferidae, представлены и двумя ископаемыми семействами — Turkmenidae и Palaeocentrotidae, последние представители которых доживают в Восточном Паратетисе до раннего олигоцена — роды Analectis Daniltshenko и Natgeosocus Bannikov (Банников, 2014), соответственно. Наиболее ранняя находка низкотелых Lampridiformes (подотряд Trachipteroidei) сделана в дабаханской свите Грузии (род Eolophotes Daniltshenko), редкие Lophotidae отмечены также в бартоне (и приабоне?) Тетиса и рупеле Паратетиса.

Палеонтологическая летопись отряда Beryciformes (sensu Nelson, 2006) в кайнозое Тетиса и Паратетиса довольно скудна: подотряд Berycoidei

отсюда достоверно не известен, *Trachichthyoidei* представлен в Паратетисе олигоценовым видом *Gephyroberyx robustus* (Bogatshov), и лишь подотряд *Holocentroidei* известен по нескольким родам семейства прибрежных ночных хищников *Holocentridae*. Древнейший из них, *Iridoprists* Andrews, Schein et Friedman указан недавно по редким находкам из дания Нью-Джерси (США). Рыбы трех монотипических родов *Holocentridae* — *Beryolcensis* Sorbini, *Eoholocentrum* Sorbini et Tirapelle и *Tenuicentrum* Sorbini — численно доминируют среди коралловых рыб в ипрской фауне Монте-Больки (Италия). Ископаемые виды современного рода *Myripristis* Cuvier отмечены в олигоцене и нижнем миоцене Паратетиса (Карпаты и Кавказ). Позднеэоценовый (?) род *Beryciformes* неопределенного систематического положения *Berysomogus* описан по единственному экземпляру из Ирана (Arambourg, 1967).

Рыбы отряда *Atheriniformes* впервые появляются в палеонтологической летописи в ипре, причем в комплексе Монте-Больки известно сразу три их семейства — два представляют вымершие семейства довольно крупных хищников *Rhamphognathidae* и *Mesogasteridae* (Bannikov, 2008), а одно — дожившее до настоящего времени семейство небольших прибрежных рыб *Atherinidae*. Впоследствии атерины выпадают из палеонтологической летописи вплоть до среднего миоцена, когда они появляются в Паратетисе, а на сарматском местонахождении Наславча в Молдавии даже численно доминируют (Банников, 2010, 2019). Отсутствие находок прибрежных ископаемых *Atherinidae* со среднего эоцена по ранний миоцен определенно связано с их специализацией на среде обитания, не способствующей фоссилизации.

Рыбы отряда *Beloniformes* довольно редки в палеонтологической летописи, они также впервые появляются в ипре Монте-Больки, откуда по считанным находкам известны как полурылы (*Hemiramphidae*), так и летучие рыбы (*Echsoetidae*) (Bannikov, 2014). Впоследствии полурылы, как и *Belonidae*, появляются в олигоцене и миоцене Паратетиса.

Солнечники, преимущественно глубоководные рыбы отряда *Zeiformes*, известные по редким находкам уже из верхнего мела Италии и базального эоцена Дании (Tyler et al., 2000), почти не попадают в палеонтологическую летопись Тетиса: исключение составляет лишь единственная находка в ипре Монте-Больки необычного *Vajaichthys elegans* Sorbini — вида, некоторое время относимого к *Lampridiformes* (Банников, 2014). Остальные находки солнечников датируются олигоценом и миоценом и представляют виды современных родов *Zenopsis* и *Zeus* семейства *Zeidae* (Baciu et al., 2005).

Рыбы отряда *Syngnathiformes* (*Gasterosteiformes sensu Nelson, 2006*), отмеченные уже из верхнего мела Италии и палеоцена Мексики, в кайнозойе Тетиса появляются во время палеоэоценового термального максимума (PETM) в начале ипра: из Туркмении известны *Protorhamphosus parvulus* Daniltshenko (*Macroramphosidae*) и *Urosphenopsis sagitta* Daniltshenko (*Urosphenidae*) (Данильченко, 1968), из Кабардино-Балкарии — *Aulostomoidei* indet., *Syngnathidae* indet. и *Gerpegezhus paviai* Bannikov et Carnevale (Банников, 2016), а из Дании — *Rhamphosus rosenkrantzi* Nielsen и неописанная пока форма (Bonde, 1987). Весьма разнообразными становятся *Syngnathiformes* в ипре Монте-Больки: отсюда известны 28 их видов из 21 рода, 10 семейств (шесть из которых вымершие) и четырех надсемейств (Bannikov, 2014; Carnevale et al., 2014). От фауны PETM здесь унаследованы семейства *Urosphenidae* и род *Rhamphosus*; семейства *Parasynarcualidae* и *Fistularioididae* известны только из Монте-Больки. Иголообразные являются неизменным компонентом почти всех более поздних комплексов морских рыб (кроме глубоководных) Тетиса и Паратетиса — от бартонского до сарматского (лишь в тархане Северного Кавказа и Крыма они пока не отмечены), однако систематическое разнообразие *Syngnathiformes* там обычно невелико. Ископаемые семейства, впервые появившиеся в фауне Монте-Больки, доживают: *Aulorhamphidae* — до бартонского, а *Paraeoliscidae* — до приабонского. *Urosphenidae* известны с начала эоцена до рупеля.

Окунеобразные (*Perciformes sensu Nelson, 2006*), наиболее разнообразный отряд не только рыб, но и позвоночных в целом, впервые появляется в конце мела, но там, равно как и в палеоцене, остеологически документированная летопись *Perciformes* весьма скудна, что связано с их специализацией на среде обитания, не способствующей фоссилизации: число местонахождений ископаемых морских рыб этого возраста очень ограничено. Крупнейший подотряд окунеобразных, *Percoidae*, “базальная эволюционная группа, от которой ... произошли другие группы окунеобразных” (Nelson, 2006, с. 341), в позднем мелу представлен ископаемыми семействами либо родами неясной систематической принадлежности, а в палеоцене некоторые находки перкоидов отнесены уже к современным семействам (*Serranidae*, *Menidae*). Семейство *Menidae*, включающее в себя ныне единственный индо-тихоокеанский род и вид *Mene maculata* (Bloch et Schneider), имеет необычно длинную историю (около 58 млн лет), причем все семь его ископаемых видов отнесены к одному и тому же роду *Mene* Lacépède. *M. triangulum* Daniltshenko и *M. rhombea* (Volta) являются обычными видами для ипрских фаун Туркменистана и Монте-Больки, соответственно, а после ипра *Menidae* выпадают из ископае-

мой летописи, если не считать единственную находку в олигоцене Антигуа (Банников, 2010).

Помимо Menidae, в связанных с РЕТМ раннеипрских фаунах (Туркменистан, Кабардино-Балкария, Дания) появляются такие перкоиды, как Acropomatidae, Priacanthidae, Carangidae, Caesionidae и Exelliidae. Настоящий взрыв разнообразия Percoidae отмечен на местонахождении Монте-Болька, откуда известно более 50 их видов. Перкоиды Монте-Больки представлены как современными (Latidae, Percichthyidae, Acropomatidae, Priacanthidae, Apogonidae, Pomatomidae, Carangidae, Menidae, Leiognathidae, Lutjanidae, Sparidae, Monodactylidae, Ehippididae, Platacidae, Scatophagidae, Pomacentridae), так и вымершими семействами (Ductoridae, Exelliidae, Quasimulidae, Carangodidae, Eocottidae, Robertanniidae, Pararottidae), а систематическая принадлежность около 15 родов неясна — они также явно представляют особые надродовые таксоны. Вымершие семейства включают в себя один—два рода каждое и (кроме Exelliidae) являются эндемиками местонахождения Монте-Болька. Из современных семейств Percoidae Монте-Больки наиболее разнообразными являются Lutjanidae (4 рода, 6 видов), Apogonidae (5 родов, 5 видов), Sparidae (5 родов, 6 видов) и Carangidae (7 родов, 7 видов). В отличие от Sparidae и Carangidae, остеологически документированная ископаемая летопись Lutjanidae и Apogonidae Тетиса и Паратетиса весьма скудна. Sparidae представлены редкими находками в эоцене Крыма и окрестностей Киева и в рюпеле Северного Кавказа и Словении. Более обильны находки морских карасей в миоцене Паратетиса — бадений Венского бассейна, сармат Кавказа, Молдавии, бывшей Югославии и Турции, и мзотис Таманского п-ова (Банников, 2010 и др.).

Ископаемые ставридовые рыбы (семейство Carangidae) известны с территории Тетиса, начиная с базального эоцена: в связанной с РЕТМ раннеипрской фауне Туркменистана описано три их вида, не описанные пока ставридовые отмечены и из разновозрастных отложений Дании. Два из трех родов туркменских Carangidae (Seriola и Trachicaranx) унаследованы фауной Монте-Больки, в которой отмечается вспышка разнообразия ставридовых. Впоследствии Carangidae являются неперменным компонентом большинства морских фаун рыб Тетиса и Паратетиса, хотя их обилие и разнообразие до начала миоцена там обычно невелико. Так, в бартоне и рюпеле Кавказа отмечено по три вида Carangidae, известных по одному либо считаемым экземплярам. В иранской фауне конца эоцена указывался один экземпляр ставридовой рыбы (Arambourg, 1967), но это определение ошибочно (Банников, 1990). Из верхнего олигоцена Северного Кавказа Carangidae неизвестны, хотя они присутствуют в одно-

возрастных отложениях Карпат (Kotlarczyk et al., 2006). В раннем миоцене Восточного Паратетиса (верхний майкоп) обитало не менее восьми видов ставридовых (Банников, 2010), хотя число их известных экземпляров невелико. Carangidae играли заметную роль и в среднем миоцене (тархан-чокрак и сармат Северного Кавказа, сармат бывшей Югославии), причем в тархане Северного Кавказа число находок Selar уступает только таковым сельдевых и Vinciguerria.

Остеологически документированная ископаемая летопись многих подотрядов Perciformes весьма скудна, что связано с их специализацией на среде обитания, не способствующей фоссилизации. К примеру, находки наиболее древних прибрежных морских собачек подотряда Blennioidei появляются с началом неогена, а бычковидные (Gobioidei), хотя и известны с эоцена, по-настоящему многочисленными на некоторых местонахождениях становятся также в неогене. Напротив, губаны (Labroidae), появляясь впервые в ископаемой летописи в ипре Монте-Больки, сразу становятся разнообразными (шесть монотических родов в семействе Labridae и два — в Tortonesidae), хотя и немногочисленными. Впоследствии ископаемые Labridae в основном отмечаются по челюстным и глоточным зубам, а целносkeletalные их находки ограничены средним миоценом Центрального и Восточного Паратетиса.

На родовом уровне разнообразие древних хиргурговидных (Acanthuroidei) рыб превосходит таковое современных акантуроидов. На сегодняшний день в ипре Монте-Больки отмечены многочисленные коралловые рыбы — 14 родов Acanthuridae, по одному роду и виду Zaclidae и Massalongiidae — и три рода растительноядных Siganidae (Bannikov, 2014; Carnevale et al., 2014). Комплексы коралловых рыб в более молодых отложениях Тетиса и Паратетиса не отмечены (хотя из олигоцена Средиземноморья таковой известен: Marramà et al., 2022), а Acanthuridae представлены лишь их пелагическими личинками стадии “acronurus” (Bannikov, Tyler, 1992). Siganidae известны по редким находкам трех их родов в бартоне (Сев. Кавказ, Иран), а в дальнейшем выпадают из ископаемой летописи Тетиса и Паратетиса (но встречаются в рюпеле Швейцарии). Пелагические Acanthuroidei не связаны с рифами, в современной фауне они представлены единственным эпипелагическим видом *Luvatus imperialis* Rafinesque. При первом своем появлении в базальном эоцене Туркменистана пелагические Acanthuroidei уже относительно разнообразны — два семейства (монотипическое Kushlukidae и Luvatidae), три рода и четыре вида [*Kushlukia permira* Daniltshenko, *Luvatus necopinatus* (Daniltshenko), *Avitoluvatus diana* Bannikov et Tyler и *A. mariannae* Bannikov et Tyler] (Банников, 2010).

Две не определенных до вида формы известны и из разновозрастного местонахождения в Кабардино-Балкарии (Банников, 2016), а позднейшая находка *Avitoluvavus* датируется бартоном.

Семейство капровых рыб *Caproidae* разные авторы относили к *Zeiformes* или *Perciformes*, подотрядам *Percoidei*, *Acanthuroidei* или собственно подотряду *Caproidei* (как принято Нельсоном: Nelson, 2006). Древнейшая находка *Caproidae* сделана в ипре Монте-Больки (*Еoantigonia ve-gonensis*), там же отмечены явно родственные капровым вымершие семейства — монотипические *Acanthonemidae* и *Zorzinichthyidae*, и *Sorbinipercidae*, включающее в себя два рода (Bannikov, 2014; Carnevale et al., 2014). В дальнейшем, за исключением находки “*Antigonia*” sp. в бартоне, *Caproidae* в Тетисе неизвестны, но местами обильны в Паратетисе: три вида рода *Capros* Lacépède известны из олигоцена Кавказа, Карпат и Рейнского грабена, а вымерший род *Proantigonia* Kramberger представлен олигоценовым карпатским видом и тремя среднемиоценовыми — из сармата Хорватии, Румынии и Дагестана (Банников, 2010 и др.).

Подотряд пелагических рыб *Scombroidei* s. str. (sensu Банников, 2010) по сравнению с другими окунеобразными относительно неплохо представлен в ископаемой летописи. Надсемейство *Trichiuroidea* (sensu Monsch, Bannikov, 2012) в современной фауне включает в себя мезо- и батипелагических хищников с удлинённым телом, такой же образ жизни предполагается и для по меньшей мере большинства их ископаемых представителей. Первое появление трихиуридов отмечено в базальном эоцене Туркменистана (роды *Palimphyes* и *Agrestichthys*), Дании и Кабардино-Балкарии (*Gempylidae* indet.). *Palimphyes* представляет ископаемое семейство *Euzaphlegidae* — наиболее дистальную ветвь трихиуридного ствола (Monsch, Bannikov, 2012). Помимо рода *Palimphyes*, в котором описано до 10 видов из нижнего эоцена — олигоцена Тетиса и Паратетиса, семейство *Euzaphlegidae* включает в себя четыре монотипических рода — раннеэоценовый *Veronaphleges* из Италии и три миоценовых рода из Калифорнии (Банников, 2010). В отличие от рода *Palimphyes*, некоторые виды которого являются кодоминантами в комплексах рыб (как, например, *P. chadumicus* Daniltshenko в низах олигоцена Сев. Кавказа), ископаемые змеиные макрели (семейство *Gempylidae*) всегда относительно немногочисленны и часто представлены молодью либо только зубами. По крупным экземплярам известен олигоценовый род *Abadzekhia* из Восточного Паратетиса и Рейнского грабена. Многие ископаемые *Gempylidae* пока формально не описаны (в частности, таковые из глубоководной ипрской фауны Монте-Солане: Giusberti et al., 2014). Из семейства рыб-сабель (*Trichiuridae*) наилучшим образом представлен в ископаемом состоянии

эоцен—раннемиоценовый род *Anenchelum* (еще три эоценовых рода известны не по цельноскелетным, а по фрагментарным остаткам). Помимо неопisanного экземпляра из ипра Монте-Солане, два вида *Anenchelum* последовательно сменяют друг друга в эоцене Кавказа (лютетский *A. eosaenicum* и бартонский *A. paucivertebrale*); несколько видов указано из олигоцена Паратетиса и Швейцарии и один (*A. lednevi*) — из раннего миоцена Кавказа (Банников, 2010). Из более поздних отложений известен уже современный род *Lepidopus* (с которым одно время синонимизировали *Anenchelum*). *Musculopedunculus micklichi* Parin et Astakhov, 2007 из нижнего олигоцена Германии описан в составе особого семейства.

Надсемейство эпипелагических рыб *Scombroidea* (sensu Monsch, Bannikov, 2012, с единственным семейством *Scombridae*) известно из подавляющего большинства кайнозойских местонахождений морских рыб: образ жизни скумбриевых благоприятствовал их попаданию в ориктоценоз. Древнейшая находка скумбриевых датируется базальным зеландием (Solé et al., 2019): из анклава Кабинда (Ангола) по остаткам черепа и части посткrania описано два вида вымершего рода *Landanichthys* Darteville et Casier, 1949. Уже в начале ипра *Scombridae* отмечены из всех четырех местонахождений, связанных с РЕТМ (см. выше), хотя описаны они пока только из Туркменистана, откуда известно четыре вида родов *Auxides*, *Eosoelopoma*, *Scomberomorus* и *Palaeothunnus* (Банников, 1985; Monsch, Bannikov, 2012 и др.). Также четыре вида родов *Auxides*, *Pseudauxides*, *Godsilia* и *Thunnoscomberoides* описаны из ипра Монте-Больки (Monsch, 2006). Несколько сомнительных таксонов скумбриевых известно по материалу неполной сохранности из ипрской фауны Лондонских глин (Friedman et al., 2016). Впоследствии подсемейство малопозвонковых скумбриевых *Scombrinae* было непременно компонентом морских комплексов Тетиса и Паратетиса, будучи представлено видами вымершего рода *Auxides* [лютетский *A. devius* (Daniltshenko) из Грузии, бартонский *Auxides* sp. с Кавказа, рюпельский *A. cernegurae* (Ciobanu, 1970) с Кавказа, Карпат и из Рейнского бассейна] и современного рода *Scomber* [около десяти видов из верхов эоцена — среднего миоцена Ирана, Восточного и Центрального Паратетиса (Кавказ, Карпаты, Австрия, Хорватия, Сербия)] (Банников, 1985; Monsch, Bannikov, 2012 и др.). Королевские макрели (триба *Scomberomorini* или подсемейство *Scomberomorinae*) известны по материалу неполной сохранности из бартона Казахстана (*Scomberomorus saevus* и *Neocybium parvidentatum*) и Европы (несколько видов *Scomberomorus* из Англии, Бельгии и Германии) и по более полному материалу из нижнего олигоцена (*Neocybium lingulatum* и *Scomberomorus* sp. из Рейн-

ского грабена и *Caucombrus histiopterygius* с Кавказа). Пелагиды (триба *Sardini*) крайне редки в эоцене, но становятся довольно разнообразными (хотя и обычно нечасто встречающимися) в олигоцене и раннем—среднем миоцене Паратетиса (два олигоценовых вида *Gymnosarda* из Венгрии и Румынии и пять видов *Sarda* в олигоцене и миоцене Бельгии, Франции, Германии и Кавказа) (Банников, 2010, 2020). Ископаемые тунцы (триба *Thunnini*) Тетиса и Паратетиса отнесены к современному роду *Thunnus* и описаны из среднего—верхнего эоцена (*T. abchasicus*, Кавказ) и олигоцена (*T. secretus*, Карпаты; *T. krambergeri*, Австрия; *T. komposchi*, Словения; возможно, *T. albu*, Румыния). Миоценовые тунцовые пока известны только за пределами Паратетиса.

Мечерыловидных рыб долгое время сближали со скумбриевидами (напр., Nelson, 2006), однако еще У. Гослайн (Gosline, 1968) объяснил некоторое сходство двух групп приспособлением крупных, быстро плавающих рыб к требованиям гидродинамики, и выделил особый подотряд *Xiphioidi* в составе *Perciformes* для мечерыловидных (что поддержано молекулярными систематиками: Alfaro et al., 2018; Ghezelyagh et al., 2022 и др.). Ископаемые семейства *Xiphioidi* включают в себя как рыб с небольшим числом позвонков (24), подобно современным *Istiophoridae* и *Xiphiidae*, — *Blochiidae*, так и многопозвонковых (40—61), подобно скумбриевым, — *Palaeorhynchidae* и *Hemingwayidae*. Родство между собой разных семейств *Xiphioidi* подчеркивается не только развитием у них мечевидного ростра, но и своеобразным ростро-каудальным расширением остистых отростков позвонков (кроме *Blochiidae*), выраженным в разной степени у разных таксонов (Банников, 2010). Из многочисленных таксонов ископаемых *Xiphioidi* большинство (виды родов *Aglyptorhynchus*, *Congorhynchus*, *Cylindracanthus*, *Enniskillenus* и др.) основано на фрагментах роствов, что вызывает разногласия в вопросе об их родстве с современными мечерыловидными. Так, древнейший род предполагаемых *Xiphioidi*, мел—палеогеновый *Cylindracanthus*, относили либо к *Blochiidae* (Schultz, 1987 и др.), либо к *incertae familiae* (Fierstine, Monsch, 2002 и др.). Если не считать находки современных меч-рыбы (скелет *Xiphias gladius* L. в плиоцене Италии; Fierstine, 2006 и др.) и марлина (череп *Makaira nigricans* Lac. в верхнем миоцене Калифорнии; Fierstine, 2008), другие находки, ассоциированные с ископаемыми *Xiphiidae* и *Istiophoridae*, крайне фрагментарны. В то же время, уже в ипре имеются полносkeletalные находки трех ископаемых семейств мечерыловидных. Два из них монотипические — *Hemingwayidae* и *Blochiidae*. Первое известно по единственному виду *Hemingwaya sarissa* из базального ипра Туркменистана (Monsch, Bannikov, 2012 и др.), а второе — по роду *Blochius* с одним

или двумя видами из местонахождения Монте-Болька (Fierstine, Monsch, 2002 и др.). Впрочем, фрагмент черепа и передней части тела плохой сохранности из базального ипра Туркменистана, возможно, также принадлежит *Blochiidae* (Monsch, Bannikov, 2012, рис. 46). Из ипра Монте-Больки известен древнейший представитель эоцен—олигоценового семейства *Palaeorhynchidae* — *Palaeorhynchus zorzi*. Впоследствии виды рода *Palaeorhynchus* были неперенным компонентом почти всех фаун морских рыб Тетиса и Паратетиса со среднего эоцена до начала позднего олигоцена (около семи видов из Грузии, Ирана, Сев. Кавказа, Карпат и Центральной Европы: Банников, 2010). В верхнем олигоцене Абхазии и Сев. Кавказа известен самый молодой род палеоринхид, монотипический *Pseudotetrapturus*. В отличие от упомянутых двух родов *Palaeorhynchidae* с челюстями равной длины, у третьего рода, *Homorhynchus*, верхняя челюсть значительно длиннее нижней. Этот род известен по трем видам — среднеэоценовым *H. bruxellensis* из Бельгии и *H. deshayesi* из Франции, и раннеолигоценовому *H. cole* из Швейцарии, Румынии и с Кавказа (Банников, 2010).

Рыбы подотряда эпипелагических (и донно-пелагических) рыб *Stromateoidi* (sensu Nelson, 2006) долгое время считались крайне редкими в ископаемом состоянии, но в последнее время их палеонтологическая летопись существенно пополнилась. Из строматеевидных только монотипное семейство *Amarsipidae* неизвестно в ископаемом состоянии. Четыре монотипных ископаемых рода предположительно отнесено к *Centrolophidae*: *Butyrumichthys* Schröder et al. из базального ипра Дании, *Zorzina* Bannikov из ипра Монте-Больки, *Petrodavia* Baciú et Bannikov и *Agarcia* Baciú et Bannikov из олигоцена Румынии. Семейство *Tetragonuridae* в ископаемой летописи представлено единственной находкой *Tetragonurus* sp. в плиоцене Италии. К особому семейству *Propercarinidae* предположительно *Stromateoidi* s. str. отнесен олигоценовый род *Propercarina* Pausă (Přikryl et al., 2014 и др.), описанный в составе трех видов из Паратетиса (Румынские, Украинские и Польские Карпаты); неописанные находки *Propercarinidae* имеются также в Германии и на Сев. Кавказе (возможно, и в ипре Монте-Солане, Италия). Ископаемым родом *Pinichthys* Bannikov из Паратетиса ограничена ископаемая летопись семейства *Stromateidae*: из олигоцена Кавказа, Германии и, вероятно, из Польши известен вид *P. pulcher* Bannikov, а еще два вида — из миоцена (раннемиоценовый *P. fractus* Bannikov из Азербайджана и Крыма и среднемиоценовый *P. shirvanensis* Bannikov с Сев. Кавказа) (Банников, 2021 и др.). Также Паратетисом в основном ограничена ископаемая летопись семейств строматеевидных *Nomeidae* и *Ariommatidae*, хотя бо-

лее древние номеевые известны по единичным находкам из приабона (?) Ирана [Psenes ? macrolepis Arambourg и Rybapina orientalis (Woodward)] и бартона Сев. Кавказа (Rybapina caucasica Bannikov) (Arambourg, 1967; Банников, 20186 и др.). Последний вид более обилен в олигоцене Кавказа (и, возможно, Германии), где известен также *Psenicubiceps alatus* Daniltshenko. Ariommatidae в олигоцене представлены родом *Isurichthys* с видами *I. macrurus* (Agassiz) из кантона Гларус (Швейцария), *I. roumanus* Baciú et Bannikov из Румынских Карпат, *I. breviusculus* Bannikov с Северного Кавказа и *Isurichthys* sp. из Украинских Карпат (Банников, 2010 и др.), а в миоцене — современным родом *Ariomma* (с не описанным пока видом из тархана Кавказа и *A. geslini* Carnevale et Bannikov из мессиния Алжира). Сохранность олигоценового *Cubarionna yanakuzminae* Bannikov с Сев. Кавказа не позволяет однозначно классифицировать его внутри *Nomeidae* или *Ariommatidae*, и этот таксон оставлен *incertae sedis* внутри *Stromateoidei* (Банников, 20186).

Камбалообразные рыбы (отряд *Pleuronectiformes*) ведут придонный образ жизни, что затрудняет их сохранение в ископаемом состоянии, поскольку скелеты лучеперых, за редчайшими исключениями, могут захораниваться только на безжизненном дне бассейна. В ипрской фауне рыб Монте-Больки имеются редкие находки *Pegsomorpha* с начальной краниальной асимметрией (стволовые *Pleuronectiformes*: Friedman, 2012) (роды *Amphistium* Agassiz, *Heteronectes* Friedman, *Quasinectes* Bannikov et Zorzin и *Anorevus* Bannikov et Zorzin), а также наиболее древние истинные *Pleuronectiformes* — *Eobothus minimus* (Agassiz). Отдельные находки камбалообразных известны из среднего эоцена Узбекистана (*E. vialovi* Berg) и Египта (три монотипических рода: Chonet, 1997) и олигоцена Паратетиса (напр., *Oligobothus* Baciú et Chonet). В миоцене Паратетиса камбалообразные становятся довольно обычными на многих местонахождениях, будучи представленными семействами *Bothidae* (роды *Arnoglossus*, *Miobothus* и *Bothus*), *Pleuronectidae* (род *Platichthys*) и *Soleidae* (роды *Buglossidium* и *Parasolea*, не считая выделенных по отолитам) (Банников, 2010 и др.). Однако подавляющее большинство их находок представляет собой пелагических мальков, еще не опустившихся на дно.

Своеобразные морфологически иглобрюхообразные рыбы (отряд *Tetraodontiformes*) представлены в ископаемой летописи относительно полно. Древнейшая клада *Tetraodontiformes*, надсемейство *Plectocretacicoidea*, известна из позднего мела и включает в себя четыре вида из Италии, Ливана и Словении, составляющие три семейства (Tyler, Křižnar, 2013 и др.). Все три подотряда *Tetraodontiformes* (sensu Santini, Tyler, 2003) известны в ископаемом состоянии, но с различной

полнотой. Ископаемые находки *Triacanthodidae*, единственного семейства подотряда *Triacanthodoidei*, отмечены пока только в олигоцене Паратетиса (Польские Карпаты) (Tyler et al., 1993; Kotlarczyk et al., 2006). Все четыре современных семейства подотряда *Balistoidei* известны в ископаемом состоянии; помимо этого, различают пять монотипических ипрских семейств (Santini, Tyler, 2003; Arcila, Tyler, 2017), что отражает вспышку разнообразия спинорогообразных в это время. Три из этих семейств, *Bolcabalistidae*, *Spinacanthidae* и *Protobalistidae*, отмечены в фауне рыб Монте-Больки (Италия), а еще два — в связанных с РЕТМ фаунах базального ипра Дании (*Moclaybalistidae*) и Туркменистана (*Eospinidae*). Анализ Д. Арсила и Дж. Тайлера (Arcila, Tyler, 2017) выявил крупное массовое вымирание иглобрюхообразных во время палеоцен—эоценового термального максимума, за которым последовало заметное увеличение скорости видообразования. Из Монте-Больки известны также древнейшие троешипы *Triacanthidae* (два вида *Protacanthodes*) и кузовки *Ostraciidae* [*Proaracana dubia* (Blainv.) и *Eolactoria sorbinii* Tyler] (Tyler, Santini, 2002; Arcila, Tyler, 2017). Оба эти семейства отмечены в олигоцене: *Triacanthidae* в Швейцарии и Румынии, а *Ostraciidae* в Чехии; разрозненные бугорчатые щитки, иногда встречаемые в различных кайнозойских местонахождениях, могут также принадлежать *Ostraciidae* (Tyler, Santini, 2002). Древнейшие спинороговые (*Balistidae*) известны из бартона Сев. Кавказа (*Gornylistes prodigiosus* Bannikov et Tyler); в олигоцене семейство представлено тремя видами рода *Balistomorphus* Gill из Швейцарии и *Oligobalistes robustus* Dan. с Сев. Кавказа (Банников, 2010 и др.). Ископаемые единороговые (*Monacanthidae*) известны пока только из плиоцена Италии. У рыб подотряда *Tetraodontoidei* (*Gymnodontes*) маргинальные челюстные зубы слиты; челюсти имеют режущие края, правое и левое *dentale* обычно срастаются, образуя “клюв” (реже срастаются *praemaxillaria*). В ископаемом состоянии иногда находят только клювовидные челюсти гимнодонтов неопределенного систематического положения; наиболее древние находки датируются маастрихтом (Бразилия: Gallo et al., 2009), а по нижним челюстям со своеобразным озублением из эоцена Индии описано семейство *Avitoplectidae* Bemis et al., 2018. Большинство *Tetraodontoidei* утрачивают первый спинной плавник, однако у ипрских родов *Balkaria* Bannikov et al. (Кабардино-Балкария), *Eoplectus* Tyler (Монте-Болька) и *Stenoplectus* Close et al. (Лондонские глины) этот плавник еще хорошо развит, причем у *Balkaria* он парусовидный (Bannikov et al., 2017). Из фауны рыб Монте-Больки известны также вымершее семейство *Zignoichthyidae* (доживающее до олигоцена) и древнейшие бесспорные *Tetraodontidae* и *Diodontidae* (Tyler, San-

mini, 2002). Иголбрюхи (Tetraodontidae) там представлены двумя видами рода *Eotetraodon*, еще один вид которого описан из бартона Сев. Кавказа (Банников, 2010). Другой ископаемый род, *Archaeotetraodon*, известен по двум видам из Паратетиса [*A. winterbottomi* Tyler et Bannikov из нижнего олигоцена Сев. Кавказа и Западной Украины, *A. jamestyleri* (Bannikov) из среднего миоцена (тархан) Крыма и Сев. Кавказа] и четырем из миоцена Средиземноморья. Также из Паратетиса (бадений Австрии) отмечен неполный скелет *Leithaodon sandroi* Carnevale et Tyler, 2015. Если иглобрюхи ипра Монте-Больки описаны по единичным находкам, то рыбы-ежи (Diodontidae) там более многочисленны; отмечено четыре их вида из трех родов (Tyler, Santini, 2002). Помимо Монте-Больки, лишь два вида ископаемых рыб-ежей описано по скелетному материалу — *Pshekhiodon parini* Bannikov et Tyler из бартона Северного Кавказа и *Chilomyxus acanthodes* (Sauvage) из миоцена Сицилии; остальные находки кайнозойских Diodontidae представляют собой их челюсти. Семейство трехзубов (Triodontidae) ныне включает в себя единственный глубокоководный бентический вид *Triodon macropterus* Lesson из Индо-Пацифики; ископаемые находки трехзубов в основном представлены челюстями *T. antiquus* Leriche из ипра-бартона Европы, наиболее полный экземпляр этого вида найден в Лондонских глинах о. Шеппи (Tyler, Patterson, 1991). Molidae, небольшое семейство пелагических океанических рыб, включает в себя три современных рода — *Mola* (луна-рыба), *Masturus* и *Ranzania*. Древнейшая ископаемая находка луны-рыбы датируется бартоном или приабомом: с р. Пшеха на Сев. Кавказе описана по нескольким черепным костям *Eomola bimaxillaria* Tyler et Bannikov, 1992 (Carnevale et al., 2021 и др.). У этого таксона единственного из Molidae *praemaxillaria* не слиты между собой. Более поздняя ископаемая летопись Molidae ограничена неогеном и представлена почти исключительно разрозненными челюстями и кожными пластинками (Carnevale et al., 2021 и др.); фрагменты скелетов *Ranzania* известны из миоцена Японии и Средиземноморья, а три неполных скелета *Austromola* Gregorova et al., 2009 — из аквитания Центрального Паратетиса (Австрия, близ Линца) (Schultz, 2013; Carnevale et al., 2021 и др.).

Относительная полнота ископаемой летописи иглобрюхообразных позволила Э. Тройер и др. (Trojer et al., 2022) проанализировать большой набор данных, включающий в себя все ископаемые таксоны Tetraodontiformes и современные таксоны отряда, чтобы продемонстрировать влияние палеоклимата на эволюцию размеров тела. В результате подтверждены правила как Бергмана, так и Коупа (тенденция к увеличению размеров тела в более прохладном климате и с течением эволюционного времени).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как видно из вышеизложенного, ископаемая летопись морских костистых рыб, основанная на остеологических находках, весьма скудна. За редчайшими исключениями, ориктоценозы лишь в незначительной степени отражают истинные фауны костистых того или иного времени. Тем не менее, историческое развитие многих надродовых таксонов Teleostei можно проследить в кайнозойских бассейнах Тетиса и Паратетиса. Имеющиеся палеонтологические данные не подтверждают появления большинства линий “кronовых Acanthomorpha” (и даже “kronовых Percomorpha”) уже в конце мела, на что указывает молекулярная филогения, откалиброванная по времени. Напротив, они свидетельствуют о появлении большинства подотрядов Perciformes s.l. в палеоцене, эоцене или еще позже, а отрядов Atheriniformes, Beloniformes и Pleuronectiformes — в начале ипра.

* * *

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

Комментарии А.Н. Котляра, М.В. Назаркина и Дж.Ч. Тайлера позволили улучшить текст статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банников А.Ф. Ископаемые скумбриевые СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1985. Т. 210. 111 с.
- Банников А.Ф. Ископаемые ставридовые и ворон-рыбы СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1990. Т. 244. 108 с.
- Банников А.Ф. Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые колючеперые рыбы (Teleostei, Acanthopterygii). М.: ГЕОС, 2010. LXI+244 с.
- Банников А.Ф. Новый род семейства Palaeocentrotidae (Teleostei, Lampridiformes) из олигоцена Северного Кавказа и замечания о других ископаемых Veliferoidei // Палеонтол. журн. 2014. № 6. С. 50–58.
- Банников А.Ф. Фауна рыб из базального эоцена Кабардино-Балкарии (р. Хеу) // 100-летие Палеонтологического общества России. Проблемы и перспективы палеонтологических исследований. Матер. LXII сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2016. С. 217–218.
- Банников А.Ф. Развитие и смена фаун костистых рыб в эоцене Тетиса // Геология и биоразнообразие Тетиса и Восточного Паратетиса. Матер. Всеросс. научно-практич. конф. 23–26 июля 2017 г., Горячий Ключ / Ред. Попов С.В. Горячий Ключ, 2017. С. 7–10.
- Банников А.Ф. Фауна костистых рыб из бартона (верхи среднего эоцена) Северного Кавказа (р. Пшеха) // Тр. Палеонтол. об-ва. Т. 1 / Ред. С.В. Рожнов. М.: ПИН РАН, 2018а. С. 7–14.
- Банников А.Ф. Новый род и вид строматеевидных рыб (Perciformes, Stromateoidei) из нижнего олигоцена Се-

- верного Кавказа // Палеонтол. журн. 2018б. № 6. С. 41–49.
- Банников А.Ф. Раннесарматские (волинские) костистые рыбы Восточного Паратетиса // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Матер. LXV сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2019. С. 207–209.
- Банников А.Ф. Новое местонахождение тарханских (нижний–средний миоцен) костистых рыб на Северо-Западном Кавказе // Биogeография и эволюционные процессы. Матер. LXVI сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2020. С. 214–216.
- Банников А.Ф. Новый вид строматеевых рыб (Perciformes, Stromateoidei) рода *Pinichthys* из тархана (низы среднего миоцена) Северо-Западного Кавказа // Палеонтол. журн. 2021. № 6. С. 84–90.
- Габелая Ц.Д. Рыбы плиоценовых отложений Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1976. 112 с.
- Данильченко П.Г. Костистые рыбы майкопских отложений Кавказа // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1960. Т. 78. 208 с.
- Данильченко П.Г. Рыбы дабаханской свиты Грузии // Палеонтол. журн. 1962. № 1. С. 111–126.
- Данильченко П.Г. Рыбы верхнего палеоцена Туркмении // Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных / Ред. Обручев Д.В. М.: Наука, 1968. С. 113–156.
- Музылев Н.Г. Аноксические события палеоцена–среднего эоцена // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1 / Ред. Розанов А.Ю., Семихатов М.А. М.: Недра, 1994. С. 160–166.
- Попов С.В., Табачникова И.П., Банников А.Ф. и др. Лектостратотип майкопской серии по р. Белая выше г. Майкопа (Западное Предкавказье) в его олигоценовой части // Стратигр. Геол. корреляция. 2019. Т. 27. № 3. С. 70–92.
- Adolfson J.S., Milàn J., Friedman M. Review of the Danian vertebrate fauna of southern Scandinavia // Bull. Geol. Soc. Denmark. 2017. V. 65. P. 1–23.
- Afsari S., Yazdi M., Bahrami A., Carnevale G. A new deep-sea hatchetfish (Teleostei: Stomiiformes: Sternoptychidae) from the Eocene of Ilam, Zagros Basin, Iran // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 2014. V. 53. № 1. P. 27–37.
- Alfaro M.E., Faircloth B.C., Harrington R.C. et al. Explosive diversification of marine fishes at the Cretaceous–Palaeogene boundary // Nature Ecol. Evol. 2018. V. 2. P. 688–696.
- Alvarado-Ortega J., Cuevas-García M., Melgarejo-Damián M.P. et al. Paleocene fishes from Palenque, Chiapas, southeastern Mexico // Palaeontol. Electron. 2016. 18.2.39A. P. 1–22.
- Andelković J.S. Tertiary fishes of Yugoslavia. A stratigraphic-paleontologic-paleoecological study // Palaeontol. Jugosl. 1989. Sv. 38. S. 1–121.
- Arambourg C. Résultats scientifiques de la Mission C. Arambourg en Syrie et en Iran (1938–1939). II. Les poissons oligocènes de l'Iran // Notes Mém. Moyen-Orient. 1967. T. 8. P. 9–210.
- Arcila D., Tyler J.C. Mass extinction in tetraodontiform fishes linked to the Palaeocene–Eocene thermal maximum // Proc. Roy. Soc. B. 2017. V. 284: 20171771. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1771>
- Argyriou T., Davesne D. Offshore marine actinopterygian assemblages from the Maastrichtian–Paleogene of the Pin-dos Unit in Eurytania, Greece // PeerJ. 2021. 9:e10676. <https://doi.org/10.7717/peerj.10676>
- Baciu D.-S., Bannikov A.F., Tyler J.C. Revision of the fossil fishes of the family Zeidae (Zeiformes) // Boll. Mus. Civ. Stor. Natur. Verona. Geol. Paleontol. Preist. 2005. V. 29. P. 95–128.
- Bannikov A.F. The succession of the Tethys fish assemblages exemplified by the Eocene localities of the southern part of the former USSR // Kaupia. Darmst. Beitr. Naturgesch. 1993. Heft 2. P. 241–246.
- Bannikov A.F. Fishes from the Eocene of Bolca, northern Italy, previously classified with the Chaetodontidae (Perciformes) // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona, 2004. V. 10. P. 55–74.
- Bannikov A.F. New cardinalfishes (Perciformes, Apogoniidae) from the Eocene of Bolca, northern Italy // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona, 2005. V. 11. P. 119–140.
- Bannikov A.F. Revision of the atheriniform fish genera *Rhamphognathus* Agassiz and *Mesogaster* Agassiz (Teleostei) from the Eocene of Bolca, northern Italy // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona, 2008. V. 12. P. 77–97.
- Bannikov A.F. The systematic composition of the Eocene actinopterygian fish fauna from Monte Bolca, northern Italy, as known to date // Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona, 2014. V. 15. P. 23–33.
- Bannikov A.F., Carnevale G. †*Carlomonnus* quasigobius gen. et sp. nov.: the first gobioid fish from the Eocene of Monte Bolca, Italy // Bull. Geosci. 2016. V. 91. № 1. P. 13–22.
- Bannikov A.F., Sorbini C. Preliminary note on a Lower Paleocene fish fauna from Trebiciano (Trieste – North-eastern Italy) // Atti Mus. Civ. Stor. Natur. Trieste. 2000. V. 48. P. 15–30.
- Bannikov A.F., Tyler J.C. *Caprovesposus* from the Oligocene of Russia: the pelagic acronurus presettlement stage of a surgeonfish (Teleostei: Acanthuridae) // Proc. Biol. Soc. Wash. 1992. V. 105. № 4. P. 810–820.
- Bannikov A.F., Tyler J.C., Arcila D., Carnevale G. A new family of gymnodont fish (Tetraodontiformes) from the earliest Eocene of the Peri-Tethys (Kabardino-Balkaria, northern Caucasus, Russia) // J. Syst. Palaeontol. 2016 (2017). V. 15. № 2. P. 129–146. <https://doi.org/10.1080/14772019.2016.1149115>
- Bellwood D.R. The Eocene fishes of Monte Bolca: the earliest coral reef fish assemblage // Coral Reefs. 1996. V. 15. P. 11–19.
- Bellwood D.R., Goatley C.H., Bellwood O. The evolution of fishes and corals on reefs: form, function and interdependence // Biol. Rev. 2017. V. 92. P. 878–901.
- Bonde N. The fishes of the Mo-Clay formation (Lower Eocene) // Medd. Dan. Geol. Foren. 1966. Bd 16. P. 198–202.
- Bonde N. Moler – Its Origin and Its Fossils Especially Fishes. Nykøbing Mors: SKAMOL, 1987. 52 p.
- Bratishko A., Schwarzhans W., Vernyhorova Y. The endemic marine fish fauna from the Eastern Paratethys reconstructed from otoliths from the Miocene (middle Sarmatian s.l.; Bessarabian) of Jurkine (Kerch Peninsula, Crimea) // Riv. Ital. Paleontol. Stratigr. 2023. V. 129. № 1. P. 111–184.
- Cantalice K.M., Alvarado-Ortega J. *Eekaulostomus cuevasae* gen. et sp. nov., an ancient armored trumpetfish (Aulostomoidea) from Danian (Paleocene) marine deposits of

- Belisario Domínguez, Chiapas, southeastern Mexico // *Palaeontol. Electron.* 2016. 19.3.53A. P. 1–24.
- Cantalice K.M., Alvarado-Ortega J., Alaniz-Galvan A. Paleoserranus lakamhae gen. et sp. nov., a Paleocene seabass (Perciformes: Serranidae) from Palenque, Chiapas, southeastern Mexico // *J. South Amer. Earth Sci.* 2018. V. 83. P. 137–146.
- Carnevale G., Bannikov A.F., Landini W., Sorbini C. Volhynian (early Sarmatian sensu lato) fishes from Tsurevsky, North Caucasus, Russia // *J. Paleontol.* 2006. V. 80. № 4. P. 684–699.
- Carnevale G., Bannikov A.F., Marramà G. et al. The Pesciara-Monte Postale *Fossil-Lagerstätte*: 2. Fishes and other vertebrates // *The Bolca Fossil-Lagerstätte: A window into the Eocene World*. Modena, 2014. P. 37–63 (*Rend. Soc. Paleontol. Ital.* № 4).
- Carnevale G., Johnson G.D. A Cretaceous cusk-eel (Teleostei, Ophidiiformes) from Italy and the Mesozoic diversification of percomorph fishes // *Copeia*. 2015. V. 103. № 4. <https://doi.org/10.1643/CI-15-236>
- Carnevale G., Pellegrino L., Tyler J.C. Chapter 1. Evolution and fossil record of the ocean sunfishes // *The Ocean Sunfishes: Evolution, Biology and Conservation* / Eds. Thys T.M., Hays G.C., Houghton J.D.R. Boca Raton: CRC Press, 2021. P. 1–17.
- Casier E. Faune ichthyologique du London Clay. L.: Trustees of the Brit. Mus. (Hatur. Hist.), 1966. 403 p.
- Chanet B. A cladistic reappraisal of the fossil flatfishes record consequences on the phylogeny of the Pleuronectiformes (Osteichthyes: Teleostei) // *Ann. Sci. Natur. Zool.* 13 sér. 1997. V. 18. Fasc. 3. P. 105–117.
- Chen W.-J., Santini F., Carnevale G. et al. New insights on early evolution of spiny-rayed fishes (Teleostei: Acanthomorpha) // *Frontiers in Mar. Sci.* 2014. V. 1. Art. 53. <https://doi.org/10.3389/fmars.2014.00053>
- Ciobanu M. Fauna fosilă din Oligocenul de la Piatra Neamț. București: Acad. R.S.R., 1977. 159 p.
- Dalla Vecchia F.M. I dinosauri del Villaggio del Pescatore (Trieste): Qualche aggiornamento // *Atti Mus. Civ. Stor. Natur. Trieste*. 2008. V. 53 suppl. P. 111–130.
- El-Sayed S., Friedman M., Anan T. et al. Diverse marine fish assemblages inhabited the paleotropics during the Paleocene-Eocene thermal maximum // *Geology*. 2021. V. 49. № 8. P. 993–998.
- Fierstine H.L. Fossil history of billfishes (Xiphiidae) // *Bull. Mar. Sci.* 2006. V. 79. № 3. P. 433–453.
- Fierstine H.L. A fossil skull of the extant blue marlin (*Makaira nigricans* Lacépède, 1802) from the late Miocene of Orange County, California // *Bull. S. Calif. Acad. Sci.* 2008. V. 107. № 2. P. 45–56.
- Fierstine H.L., Monsch K.A. Redescription and phylogenetic relationships of the family Blochiidae (Perciformes: Scombroidei), Middle Eocene, Monte Bolca, Italy // *Stud. ric. giacim. terz. Bolca. Verona*, 2002. V. 9. P. 121–163.
- Friedman M. Explosive morphological diversification of spiny-finned teleost fishes in the aftermath of the end-Cretaceous extinction // *Proc. Roy. Soc. B.* 2010. V. 277. P. 1675–1683.
- Friedman M. Osteology of †*Heteronectes chaneti* (Acanthomorpha, Pleuronectiformes), an Eocene stem flatfish, with a discussion of flatfish sister-group relationships // *J. Vertebr. Paleontol.* 2012. V. 32. P. 735–756.
- Friedman M., Carnevale G. The Bolca Lagerstätten: shallow marine life in the Eocene // *J. Geol. Soc.* 2018. V. 175. № 4. P. 569–579.
- Friedman M., Beckett H.T., Close R.A., Johanson Z. The English Chalk and London Clay: two remarkable British bony fish Lagerstätten // *Arthur Smith Woodward: His Life and Influence on Modern Vertebrate Palaeontology* / Eds. Johanson Z., Barrett P.M., Richter M., Smith M. L., 2016. P. 165–200 (*Geol. Soc. Lond. Spec. Publ.* № 430).
- Friedman M., Sallan M.C. Five hundred million years of extinction and recovery: a phanerozoic survey of large-scale diversity patterns in fishes // *Palaeontology*. 2012. V. 55. Pt 4. P. 707–742.
- Gallo V., Salgado de Carvalho M.S., Souto A.A. A possible occurrence of Diodontidae (Teleostei, Tetraodontiformes) in the Upper Cretaceous of the Paraíba Basin, northeastern Brazil // *Cret. Res.* 2009. V. 30. P. 599–604.
- Gavrilov Yu.O., Shcherbinina E.A., Oberhänsli H. Paleocene-Eocene boundary events in the northeastern Peritethys // *Causes and consequences of globally warm climates in the Early Paleogene* / Eds. Wing S.L., Gingerich P.D., Schmitz B., Thomas E. Boulder, Colorado, 2003. P. 147–168 (*Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.* № 369).
- Ghezelyagh A., Harrington R.C., Burrell E.D. et al. Prolonged morphological expansion of spiny-rayed fishes following the end-Cretaceous // *Nature Ecol. & Evol.* 2022. V. 6. P. 1211–1220.
- Giusberti L., Bannikov A.F., Boscolo Galazzo F. et al. A new *Fossil-Lagerstätte* from the Lower Eocene of Lessini Mountains (northern Italy): A multidisciplinary approach // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2014. V. 403. P. 1–15.
- Gosline W.A. The suborders of perciform fishes // *Proc. U. S. Natl. Mus.* 1968. V. 124. P. 1–78.
- Haghipour A., Brants A. Eocene fish remains from the Pabdeh Formation north of Ilam // *Rep. Geol. Surv. Iran*. 1971. № 4. P. 81–107.
- Kotlarczyk J., Jerzmańska A., Świdnicka E., Wiszniowska T. A framework of ichthyofaunal ecostratigraphy of the Oligocene–Early Miocene strata of the Polish Outer Carpathian basin // *Ann. Soc. Geol. Pol.* 2006. V. 76. № 1. P. 1–111.
- Marramà G., Bannikov A.F., Tyler J.C. et al. Controlled excavations in the Pesciara and Monte Postale sites provide new insights about the palaeoecology and taphonomy of the fish assemblages of the Eocene Bolca Konservat-Lagerstätte, Italy // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2016. V. 454. P. 228–245.
- Marramà G., Giusberti L., Carnevale G. A Rupelian coral reef fish assemblage from the Venetian Southern Alps (Berici Hills, NE Italy) // *Riv. Ital. Paleontol. Stratigr.* 2022. V. 128. № 2. P. 469–513.
- Monsch K.A. A revision of scombrid fishes (Scombroidei, Perciformes) from the Middle Eocene of Monte Bolca, Italy // *Palaeontology*. 2006. V. 49. Pt 4. P. 873–888.
- Monsch K.A., Bannikov A.F. New taxonomic synopses and revision of the scombrid fishes (Scombroidei, Perciformes), including billfishes, from the Cenozoic of territories of the former USSR // *Earth Environ. Sci. Trans. Roy. Soc. Edinburgh*. 2012 (2011). V. 102. P. 253–300.
- Nelson J.S. *Fishes of the World*. 4th ed. Hoboken, NJ: Wiley, 2006. 601 p.

- Nolf D. The Diversity of Fish Otoliths, Past and Present. Brussels: Roy. Belg. Inst. Natur. Sci., 2013. 222 p.
- Popov S.V., Golovina L.A., Palcu D.V. et al. Neogene regional scale of the Eastern Paratethys, stratigraphy and paleontological basis // *Paleontol. J.* 2022. V. 56. № 12. P. 1557–1720.
<https://doi.org/10.1134/S0031030122120024>
- Přikryl T., Bannikov A.F., Grădianu I. et al. Revision of the family Propercariidae (Perciformes, Stromateoidei) with description of a new species from the Oligocene of the Carpathians // *C. R. Palevol.* 2014. T. 13. Fasc. 8. P. 691–700.
- Rosen D.E. Interrelationships of higher euteleostean fishes // *Interrelationships of fishes* / Eds. Greenwood P.H. et al. L.: Acad. Press, 1973. P. 397–513 (*Zool. J. Linn. Soc.* V. 53. Suppl. 1).
- Santini F., Tyler J.C. A phylogeny of the families of fossil and extant tetraodontiform fishes (Acanthomorpha, Tetraodontiformes), Upper Cretaceous to Recent // *Zool. J. Linn. Soc.* 2003. V. 139. P. 565–617.
- Schröder A.E., Rasmussen J.A., Möller P.R., Carnevale G. A new beardfish (Teleostei, Polymixiiformes) from the Eocene Fur Formation, Denmark // *J. Vertebr. Paleontol.* 2022. e2142914.
- Schultz O. Taxonomische Neugruppierung der Überfamilie Xiphoidea (Pisces, Osteichthyes) // *Ann. Naturhist. Mus. Wien. A.* 1987. Bd 89. S. 95–202.
- Schultz O. *Catalogus fossilium Austriae. Bd 3. Pisces* / Ed. W.E. Piller. Wien: Verl. Österr. Akad. Wiss., 2013. 576 s.
- Schwarzhan W. Otoliths from the Maastrichtian of Bavaria and their evolutionary significance // *Mesozoic fishes – systematics and paleoecology* / Eds. Arratia G., Viohl G. München: Verlag Dr. F. Pfeil, 1996. P. 417–431.
- Shcherbinina E., Gavrilov Y., Iakovleva A. et al. Environmental dynamics during the Paleocene–Eocene thermal maximum (PETM) in the northeastern Peri-Tethys revealed by high-resolution micropaleontological and geochemical studies of a Caucasian key section // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2016. V. 486. P. 60–81.
- Sluijs A., Brinkhuis H., Crouch E.M. et al. Eustatic variations during the Paleocene–Eocene greenhouse world // *Paleoceanogr. Palaeoclimatol.* 2008. V. 23. № 4. PA4216.
<https://doi.org/10.1029/2008PA001615>
- Solé F., Noiret C., Desmares D. et al. Reassessment of historical sections from the Paleogene marine margin of the Congo Basin reveals an almost complete absence of Danian deposits // *Geosci. Frontiers.* 2019. V. 10. P. 1039–1063.
- Sorbini L., Bannikov A. A new percopsiform-like paracanthopterygian fish from the Early Paleocene of Trieste province, North-Eastern Italy // *Atti Mus. Civ. Stor. Natur. Trieste.* 1996. V. 47. P. 309–317.
- Stiassny M.L.J., Wiley E.O., Johnson G.D., de Carvalho M.R. *Gnathostome fishes* // *Assembling the Tree of Life* / Eds. Cracraft J., Donoghue M.J. N.Y.: Oxford Univ. Press, 2004. P. 410–429.
- Stinton F.-C. On the study of Tertiary fish otoliths // *Colloque sur l'Éocène.* Paris, Mai 1968. P., 1968. P. 153–163 (*Mém. Bureau Rech. Géol. Min.* № 58).
- Troyer E.M., Betancur R.R., Hughes L.C. et al. The impact of paleoclimatic changes on body size evolution in marine fishes // *PNAS.* 2022. V. 119. № 29. e2122486119.
<https://doi.org/10.1073/pnas.2122486119>
- Tyler J.C., Bronzi P., Ghiandoni A. The Cretaceous fishes of Nardò 11°. A new genus and species of Zeiformes, *Cretazeus rinaldii*, the earliest record for the order // *Boll. Mus. Civ. Stor. Natur. Verona. Geol. Paleontol. Preist.* 2000. V. 24. P. 11–28.
- Tyler J.C., Jerzmańska A., Bannikov A.F., Świdnicki J. Two new genera and species of Oligocene spikefishes (Tetraodontiformes: Triacanthodidae), the first fossils of the Hollaridiinae and Triacanthodinae // *Smithson. Contrib. Paleobiol.* 1993. № 75. 27 p.
- Tyler J.C., Križnar M. A new genus and species, *Slovenitriacanthus saksidai*, from southwestern Slovenia, of the Upper Cretaceous basal tetraodontiform fish family Cretatriacanthidae (Plectocretacicoidea) // *Boll. Mus. Civ. Stor. Natur. Verona. Geol. Paleontol. Preist.* 2013. V. 37. P. 45–56.
- Tyler J.C., Patterson C. The skull of the Eocene Triodon antiquus (Triodontidae; Tetraodontiformes): similar to that of the Recent threetooth pufferfish *T. macropterus* // *Proc. Biol. Soc. Wash.* 1991. V. 104. № 4. P. 878–891.
- Tyler J.C., Santini F. Review and reconstructions of the tetraodontiform fishes from the Eocene of Monte Bolca, Italy, with comments on related Tertiary taxa // *Studi ric. giacim. terz. Bolca. Verona.* 2002. V. 9. P. 47–119.
- Zorzin R., Bannikov A.F., Fornaciari E. et al. Il giacimento a pesci e piante fossili dell'Eocene inferiore di Monte Solane (Verona) // *Boll. Mus. Civ. Stor. Natur. Verona. Geol. Paleontol. Preist.* 2011. V. 35. P. 57–64.

On the Evolution of Some Groups of Marine Bony Fishes in the Cenozoic of the Tethys and Paratethys

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

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

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

Data on the principal Cenozoic localities of marine bony fishes (represented by skeletal remains, not otoliths) from the territory of the development of the Tethys and Paratethys are presented. The historical development of many supra-generic taxa of the higher Teleostei (spiny-rayed) in the Cenozoic basins of the Tethys and Paratethys has been traced. The available paleontological data do not confirm the appearance of most lineages of “crown Acanthomorpha” (and even “crown Percomorpha”) already at the end of the Cretaceous, as indicated by the time-calibrated molecular phylogeny.

Keywords: Teleostei, Percomorpha, evolution, Tethys, Paratethys, Paleogene, Neogene

УДК 564.121:551.763.1

АПТ–АЛЬБСКИЕ УСТРИЦЫ ЮГО-ЗАПАДНЫХ ОТРОГОВ ГИССАРСКОГО ХРЕБТА. СТАТЬЯ 3. РОД *OSCILLOPHA* MALCHUS

© 2023 г. Е. К. Метелкин^{a, b, *}, И. Н. Косенко^{a, b, **}

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

^bНовосибирский государственный университет, Новосибирск, 630090 Россия

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

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

Поступила в редакцию 07.02.2023 г.

После доработки 06.03.2023 г.

Принята к публикации 15.03.2023 г.

Представлены результаты ревизии устриц рода *Oscillopha* Malchus, 1990 из апта, альба и сеномана юго-западных отрогов Гиссарского хребта (Юго-Восточный Туркменистан). Рассмотрены вопросы систематики мезозойских лофоподобных устриц. Уточнены диагнозы и состав семейства *Arctostreidae* Vialov, 1983, подсемейства *Arctostreinae* Vialov, 1983 и рода *Oscillopha* Malchus, 1990. Описаны виды *Oscillopha eos* (Coquand, 1869) и *O. dichotoma* (Bayle, 1849).

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, устрицы, систематика, апт, альб, сеноман, Гиссарский хребет, *Oscillopha*, *Arctostreidae*

DOI: 10.31857/S0031031X23050057, **EDN:** VPCAMC

ВВЕДЕНИЕ

Настоящая статья является продолжением серии исследований, посвященных апт–альбским устрицам Гиссарского хребта. В первых двух статьях (Метелкин, Косенко, 2021; Косенко, Метелкин, 2022) приведены сведения по стратиграфии апта–сеномана юго-западных отрогов Гиссарского хребта, а также представлены результаты ревизии устриц родов *Amphidonte* Fischer de Waldheim, 1829, *Ceratostreon* Bayle, 1878, *Pseudogyra* Mirkamalov, 1971 и *Costagyra* Vialov, 1936. Данная статья посвящена ревизии представителей рода *Oscillopha* Malchus, 1990 из апта–сеномана юго-западных отрогов Гиссарского хребта (Юго-Восточный Туркменистан). Кроме того, приведен краткий обзор развития взглядов на систематику мезозойских лофоподобных устриц, и уточняются представления о ней. Это особенно актуально в связи с тем, что сведения о систематике мезозойских устриц, встречающиеся в современной русскоязычной литературе, базируются на представлениях более чем пятидесятилетней давности и не учитывают ряд важных работ, опубликованных с начала 1980-х гг. по настоящее время.

Материалом для исследования послужила представительная коллекция устриц из апт–сеноманских отложений юго-западных отрогов Гиссарского хребта, а также коллекция раковин устриц рода *Rastellum* из апта Западного Туркме-

нистана. Эти коллекции были собраны в разные годы сотрудниками Всероссийского научно-исследовательского геологического ин-та им. А.П. Карпинского (ВСЕГЕИ) и в 2015 г. переданы для изучения Т.Н. Богдановой в Ин-т нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука (ИНГГ) СО РАН. Рисунок с картой расположения местонахождений изученных раковин устриц приведен в первой статье (Метелкин, Косенко, 2021, рис. 1).

Изученные коллекции переданы на хранение в центр коллективного пользования “Геохрон” ИНГГ СО РАН.

РАЗВИТИЕ ВЗГЛЯДОВ НА СИСТЕМАТИКУ МЕЗОЗОЙСКИХ ЛОФОПОДОБНЫХ УСТРИЦ

Впервые устрицы были подразделены на таксоны надродового ранга О.С. Вяловым (1936). Он разделил семейство *Ostreidae* Rafinesque, 1815 на четыре подсемейства: *Ostreinae*, *Lophinae* Vialov, 1936, *Gryphaeinae* Vialov, 1936 и *Exogyrinae* Vialov, 1936. Главным признаком, положенным Вяловым в основу деления на подсемейства, было строение правой (верхней) створки (Вялов, 1936). Устрицы, обе створки которых обладают радиальной скульптурой и складчатым или волнистым смычным краем, были объединены в подсемейство *Lophinae*. В это подсемейство Вялов

включил род *Lopha* Bolten, 1798¹ с под родами *Lopha* s. str., *Arctostrea* Pervinquier, 1910 и *Ostreola* Monterosato, 1884. В свою очередь, под род *Lopha* s. str. был подразделен на секции *Nicaisolopha* Vialov, 1936, *Lopha* s. str., *Cameleolopha* Vialov, 1936, *Abruptolopha* Vialov, 1936; под род *Arctostrea* — на секции *Arctostrea* s. str., *Agerostrea* Vialov, 1936 и *Margostrea* Vialov, 1936.

Позднее крупная ревизия систематики устриц была проведена Г. Стензелем (Stenzel, 1971), который принял деление устриц на подсемейства, а также большинство новых таксонов надвидового ранга, предложенных Вяловым, повысив их ранг до рода/подрода. В отличие от Вялова, считавшего основным признаком строение правой створки, Стензель использовал комплексный подход при работе над классификацией устриц. При разделении устриц на семейства и подсемейства внимание уделялось набору признаков, включавшему в себя особенности строения продиссоконха, форму и положение отпечатка мускула-замыкателя, микроструктуру раковины, особенности строения замочной площадки, форму раковины, наличие или отсутствие хомат, образ жизни. Такой подход к классификации устриц позволил выстроить систему, приближенную к естественной, т.к. учет всего комплекса доступных признаков дал возможность правильно классифицировать гомеоморфные таксоны [такие как, например, роды *Gryphaea* (*Gryphaeidae*, *Gryphaeinae*) и *Sokolowia* (*Ostreidae*, *Ostreinae*) или роды *Lopha* (*Ostreidae*, *Lophinae*) и *Hyotissa* (*Gryphaeidae*, *Pseudodonteinae*)]. Стензель подразделил надсемейство *Ostreioidea* на два семейства: *Gryphaeidae* Vialov, 1936 (с подсемействами *Gryphaeinae*, *Pseudodonteinae* Stenzel, 1959 и *Exogyrinae*) и *Ostreidae* Vialov, 1936 (с подсемействами *Ostreinae* и *Lophinae*). В подсемейство *Lophinae* были включены мезозойские и кайнозойские устрицы с радиальными ребрами или складками, выраженными на обеих створках. Стензель включил следующие роды в подсемейство *Lophinae*: *Lopha* Röding, 1798 [с под родами *Lopha* s. str., *L. (Abruptolopha)* и *L. (Actinostreon)* Bayle, 1878], *Agerostrea*, *Alectryonella* Sacco in Bellardi et Sacco, 1897, *Cameleolopha*, *Nicaisolopha* и *Rastellum* Faujas-Saint-Fond, 1799 [с под родами *Rastellum* s. str. и *R. (Arctostrea)*].

В первой половине 1980-х гг. вышли две работы Вялова, посвященные классификации устриц (Вялов, 1983, 1984). В этих работах Вялов подверг критике принципы классификации устриц, предложенные Стензелем (Stenzel, 1971), поднял ранг таксонов из ранее предложенной им системы (Вялов, 1936) и ввел несколько новых таксонов

надродового ранга (Вялов, 1983, 1984). Ранее выделенное подсемейство *Lophinae* было поднято до ранга семейства, которое, в свою очередь, подразделено на подсемейства *Lophinae* Vialov, 1936 и *Arctostreinae* Vialov, 1983. В семейство *Lophidae* были объединены устрицы, обе створки которых обладают радиальной скульптурой, а смычной край обеих створок складчатый или волнистый. Основные признаки, заложенные в деление на подсемейства, — очертания раковины и особенности скульптуры. Подсемейство *Lophinae* объединило устриц с широкими, прямыми или очень слабоизогнутыми раковинами с ребрами, расходящимися от макушки, а подсемейство *Arctostreinae* — устриц с узкими, сильноизогнутыми раковинами с ребрами, расходящимися от срединной линии или срединного гладкого поля. В подсемейство *Lophinae* были включены роды *Lopha*, *Alectryonia* Sacco, 1897, *Actinostreon*, *Abruptolopha*, *Nicaisolopha* (с под родом *Beylopha* Vialov, 1983) и род *Ostreola*. В подсемейство *Arctostreinae* были включены роды *Arctostrea* (с под родом *Falcostrea* Vialov, 1983), *Rastellum* и *Agerostrea*.

В 1985 г. вышла крупная сводка по систематике современных устриц (Harry, 1985). В ней автор пересмотрел систематику современных устриц, опираясь на комплекс признаков, включающий в себя как морфологические признаки раковины и ее микроструктуру, так и строение мягкого тела, особенности размножения и онтогенеза, недоступные на ископаемом материале. Устрицы были разделены на два семейства — *Gryphaeidae* и *Ostreidae*, в состав которого вошло и подсемейство *Lophinae*. Подсемейство *Lophinae*, в свою очередь, подразделено на трибу *Lophini* Vialov, 1936 с родами *Lopha*, *Alectryonella* и *Dendostrea* Swainson, 1835 и трибу *Myrakeenini* Harry, 1985 с родами *Myrakeena* Harry, 1985 и *Anomiostrea* Habe et Kosuge, 1966. В диагнозе подсемейства *Lophinae* Г. Гарри отметил наличие хомат (лофиновых или устричных), пустых камер в микроструктуре раковины (заполнение камер мелоподобным веществом не характерно), а также наличие общих признаков как с представителями *Pseudodonteinae*, так и с другими *Ostreidae* (Harry, 1985).

Значительный вклад в систематику мезозойских устриц внес Н. Мальхус (Malchus, 1990). Он использовал комплексный подход к классификации устриц, впервые предложенный Стензелем, уделив особое внимание микроструктуре раковины. На основании различий в микроструктуре раковины Мальхус показал, что мезозойские лофоподобные устрицы отличаются от кайнозойских представителей *Lophinae*². Главным отличием яв-

¹ Позднее авторство родового названия *Lopha* было закреплено за Рёдингом (Stenzel, 1971). В более поздних работах Вялов также указывал авторство Рёдинга (Вялов, 1983, 1984).

² Типовым родом подсемейства *Lophinae* является род *Lopha* Röding, 1798, типовым видом которого, в свою очередь, является современный вид *Mytilus* [= *Lopha*] *cristagalli* L., 1758 (Stenzel, 1971, с. N1157).

ляется характерная для мезозойских лофоподобных устриц простая листоватая микроструктура раковины с многочисленными камерами, часто заполненными мелоподобным веществом (Malchus, 1990; Aqgrabawi, 1993). На основании этого мезозойские лофоподобные устрицы были выделены в новое семейство *Palaeolophidae* Malchus, 1990 с единственным подсемейством *Palaeolophinae* Malchus, 1990, в составе которого выделено две трибы: *Palaeolophini* Malchus, 1990 (с единственным родом *Palaeolopha* Malchus, 1990) и *Oscillophini* Malchus, 1990 (с родами *Actinostreon*, *Rastellum* и *Oscillopfa* Malchus, 1990). Другие мезозойские лофоподобные устрицы (такие как, например, *Nicaisolopha* и *Agerostrea*) были отнесены к другим семействам на основании различий в микроструктуре раковины с палеолофидами.

В классификации двустворчатых моллюсков, предложенной Дж. Картером и др. (Carter et al., 2011), выделяется семейство *Arctostreidae* Vialov, 1983 с двумя подсемействами *Arctostreinae* Vialov, 1983 и *Palaeolophinae* Malchus, 1990. По сути, это измененная классификация Мальхуса (Malchus, 1990) с трибами, повышенными до ранга подсемейств, и с учетом того, что *Palaeolophidae* является младшим субъективным синонимом *Arctostreidae*. В этой же работе подсемейство *Lophinae* рассматривается в составе семейства *Ostreidae* (Carter et al., 2011).

В последней крупной российской сводке по двустворчатым моллюскам фанерозоя России и сопредельных стран (Невесская и др., 2013) надсемейство *Ostreioidea* разделено на два семейства: *Ostreidae* и *Gryphaeidae* без деления на подсемейства. Систематика, принятая в этой работе, во многом повторяет систематику, принятую Стензелем (Stenzel, 1971): роды, отнесенные Стензелем к подсемействам *Ostreinae* и *Lophinae*, рассматриваются в составе семейства *Ostreidae*, а роды, отнесенные к подсемействам *Gryphaeinae*, *Rusnodonteinae* и *Echogrinae*, – в составе семейства *Gryphaeidae*. Такой подход к систематике устриц, на наш взгляд, является архаичным и не учитывает успехи в классификации устриц, достигнутые за последние более чем 40 лет.

В данной работе мы принимаем точку зрения Картера и др. (Carter et al., 2011) на систематику надсемейства *Ostreioidea* и считаем необходимым выделение мезозойских лофоподобных устриц в отдельное семейство *Arctostreidae*. Эту точку зрения подтверждают и генетические исследования современных устриц, которые показали, что современные виды подсемейства *Lophinae* являются сестринскими таксонами по отношению к видам подсемейства *Ostreinae*, либо должны быть включены в состав *Ostreinae*, но не являются базальными по отношению к ним (Ó Foighil, Taylor, 2000; Giribet, Distel, 2003). Это предполагает, что

сходство между мезозойскими лофоподобными устрицами и представителями подсемейства *Lophinae* объясняется конвергенцией, и делает необходимым их выделение в отдельное семейство.

О РОДОВОМ СОСТАВЕ СЕМЕЙСТВА ARCTOSTREIDAE

Родовой состав семейства *Arctostreidae* также остается не до конца ясным. Мальхус (Malchus, 1990), рассматривая состав семейства *Palaeolophidae* [= *Arctostreidae*], включал в него три рода из трибы *Oscillophini*: *Actinostreon*, *Rastellum* и *Oscillopfa*, и род *Palaeolopha* монотипической трибы *Palaeolophini*. Под *Rastellum* он подразделял на подроды *Rastellum* s. str. и *Rastellum* (*Arctostrea*). М. Акрабави (Aqgrabawi, 1993) сократил число родов в трибе *Oscillophini* до двух – *Oscillopfa* и *Rastellum*. При этом он отнес к роду *Oscillopfa* юрские виды *O. gregarea* (Sowerby, 1815) и *O. solitaria* (Sowerby, 1824). Последний вид является типовым видом рода *Actinostreon* (Stenzel, 1971). Стоит отметить, что между родами *Oscillopfa* и *Actinostreon* действительно наблюдается внешнее сходство в очертаниях раковины (вытянутые в высоту овальные раковины) и характере радиальной скульптуры. Различия между этими родами заключаются в первую очередь в диапазонах стратиграфического распространения: род *Actinostreon* наиболее широко распространен в юре³, а род *Oscillopfa* (в понимании Мальхуса) – в верхнем мелу. При этом для большей части нижнего мела характерны преимущественно виды рода *Rastellum*, при отсутствии представителей родов *Actinostreon* и *Oscillopfa*. Еще одним отличием является форма отпечатка мускула-замыкателя: для *Actinostreon* характерна округлая форма со слегка вогнутым или прямым дорсальным краем (Корпка, 2015, табл. 16, фиг. 5b, 6a, 6d; табл. 17, фиг. 1b, 1d, 3b, 3c, 4a; табл. 18, фиг. 3b), а для *Oscillopfa* характерна субтреугольная форма (Malchus, 1990, табл. 1, фиг. 6, 7, 9). Перечисленные выше различия говорят о необходимости разграничения родов *Oscillopfa* и *Actinostreon*.

Необходимость деления рода *Rastellum* на подроды *Rastellum* s. str. и *Rastellum* (*Arctostrea*) также не до конца ясна. Главные различия между этими двумя подродами следующие: для *Arctostrea* характерны серповидные раковины с параллельными краями и сильно выраженным зигзагообразным смычным краем, в то время как для *Rastellum* s. str. характерны более треугольные очертания раковин, часто с крыловидным расширением и менее выраженным волнообразным смычным краем (Stenzel, 1971). При этом Стензель (Stenzel, 1971) указывал на то, что различия между подро-

³ Стензель указывал, что *Actinostreon* распространен в юре и мелу (Stenzel, 1971, с. N1158).

дом *Rastellum* s. str. и *Rastellum* (*Arctostrea*) неочевидны. М. Купер (Cooper, 2002) рассматривал *Arctostrea* в качестве младшего синонима *Rastellum*. В то же время Мальхус (Malchus, 1990) выделял *Arctostrea* в качестве подрода рода *Rastellum*.

Наши наблюдения над крупными выборками устриц рода *Rastellum*, относящихся к одному виду и происходящих из одного стратиграфического уровня (средний апт, зона *Parahoplites melchioris*), показывают, что для них характерна широкая внутривидовая изменчивость (табл. I, фиг. 5; табл. II, фиг. 1–6; см. вклейку). Изменчивости подвержены очертания раковины, характер волнистости смычного края и форма замочной площадки. Присутствуют как вытянутые в высоту овальные раковины (напоминающие раковины родов *Oscillophra* и *Actinostreon*), так и сильно изогнутые серповидные. Степень волнистости смычного края также меняется от сильно выраженной зигзагообразной до слабо выраженной, практически гладкой. Исходя из этого, мы считаем, что необходимость подразделения рода *Rastellum* на подроды отсутствует, и рассматриваем *Arctostrea* как младший субъективный синоним рода *Rastellum*.

Сильно отличаются и представления разных авторов о стратиграфическом диапазоне распространения рода *Rastellum*. Ряд авторов рассматривает род *Rastellum* как типично меловой, ограничивая его распространение альбом–маастрихтом (Malchus, 1990; Agrabawi, 1993). В то же время, Стензель (Stenzel, 1971) указывал на то, что род *Rastellum* распространен от средней юры до верхнего мела (келловей–маастрихт). Г. Пугачевска в работе по юрским устрицам Польши приводит описание и изображения вида *Arctostrea hastellata* (Schlotheim, 1820) из оксфорда Польши (Pugaczewska, 1971, с. 240, табл. VII, фиг. 4, 8–11; табл. X, фиг. 4). На наш взгляд, эти устрицы являются типичными представителями рода *Rastellum*. Кроме того, Пугачевска (Pugaczewska, 1971) выдвинула гипотезу происхождения рода *Arctostrea* [= *Rastellum*] от удлинённых представителей видов, в настоящее время рассматриваемых в составе рода *Actinostreon*: *A. rastellaris* (Münster, 1833) или *A. gregarea* (Sowerby, 1815), которую мы полностью поддерживаем.

Таким образом, мы рассматриваем семейство *Arctostreidae* в составе двух подсемейств – *Palaeolophinae* (включает в себя единственный род *Palaeolophina*) и *Arctostreinae*. Подсемейство *Arctostreinae* включает в свой состав роды *Actinostreon*, *Rastellum* [= *Arctostrea*] и *Oscillophra*. Род *Rastellum* произошел от удлинённых представителей рода *Actinostreon* в конце средней юры, а род *Oscillophra* – от вытянутых в высоту овальных представителей рода *Rastellum* в конце раннего мела. Необходимость исключения рода *Agerostrea* из семей-

ства *Arctostreidae*, на наш взгляд, требует дополнительного изучения.

ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ

НАД СЕМЕЙСТВО OSTREOIDEA

RAFINESQUE, 1815

СЕМЕЙСТВО ARCTOSTREIDAE VIALOV, 1983

Д и а г н о з. Обе створки ребристые или складчатые, форма и число ребер разнообразны. Лигamentная площадка более высокая, чем широкая. Хоматы обычно отсутствуют, но у некоторых юрских и меловых представителей могут присутствовать прямые хоматы. Отпечаток мускула-замыкателя округлый, субтреугольный или в форме запятой. Микроструктура обеих створок простая листоватая с пустыми или заполненными мелоподобным веществом камерами.

С о с т а в. Подсемейства *Arctostreinae* Vialov, 1983 и *Palaeolophinae* Malchus, 1990.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний триас–верхний мел; повсеместно, кроме арктических бассейнов.

ПОДСЕМЕЙСТВО ARCTOSTREINAE VIALOV, 1983

Д и а г н о з. В микроструктуре раковины большое количество пустых или заполненных мелоподобным веществом камер.

С о с т а в. Роды *Actinostreon* Bayle, 1878, *Rastellum* Faujas-Saint-Fond, 1799 [= *Arctostrea* Pervinquier, 1910] и *Oscillophra* Malchus, 1990.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Юра–мел; повсеместно, кроме арктических бассейнов.

Род *Oscillophra* Malchus, 1990

Oscillophra: Malchus, 1990, с. 103; Agrabawi, 1993, с. 58; Záruba, 1996, с. 30.

Т и п о в о й в и д – *Ostrea dichotoma* Bayle, 1849, коньяк Алжира.

Д и а г н о з. Раковины маленького, среднего и крупного размера, практически равностворчатые. Обе створки радиально-ребристые, ребра могут быть острыми или тупыми, могут образовывать полые складки или шипы. Лигamentная площадка более высокая, чем широкая, прямая или изогнутая. Смычный край слабоскладчатый. Хоматы обычно отсутствуют. Примакушечная полость отсутствует или может присутствовать. Отпечаток мускула-замыкателя от субтреугольной и серповидной формы до формы в виде запятой. Микроструктура раковины простая листоватая с многочисленными крупными пустыми или заполненными мелоподобным веществом камерами.

В и д о в о й с о с т а в. Апт–маастрихтские *O. eos* (Coquand, 1869), *O. dichotoma* (Bayle, 1849),

O. syphax (Coquand, 1862), *O. figari* (Fourtau, 1904), *O. wala Agrabawi*, 1993, *O. porpenei* Squires, 2017; род наиболее распространен в Северной Африке, на Ближнем Востоке и в Средней Азии, встречается также в Европе; один вид известен из сантона Северной Калифорнии (Squires, 2017).

Oscillopha eos (Coquand, 1869)

Табл. I, фиг. 1–4

Lopha eos: Coquand, 1869, с. 166, табл. 74, фиг. 6–13; Виокурова, 1963, с. 240, табл. V, фиг. 1–5, 9.

Lopha multicostata: Миркамалов, 1971, с. 123, табл. II, фиг. 1–13.

Лектотип (выбран авторами) — экз. *Oscillopha eos*, изображенный в работе Э. Кокана (Coquand, 1869, с. 166, табл. 74, фиг. 6); Франция, Марсель; нижний мел, апт.

Описание. Раковина маленьких размеров (высота от 13 до 23 мм, среднее значение 20.1 мм; длина от 9 до 19 мм, среднее значение 14.9 мм), почти равносторончатая и равносторонняя, вытянутая в высоту (В/Д от 1.06 до 1.73; среднее 1.36), треугольно-овального очертания, уплощенная.

Левая створка слабовыпуклая, почти плоская, треугольно-овального очертания с расширением к нижнему краю. Макушка необособленная, очень маленькая, несколько загнута назад. Лигamentная площадка устричного типа. Имеется примакушечная полость. Хоматы отсутствуют. Правая створка плоская, повторяет очертания левой створки.

Поверхность обеих створок покрыта резкими, радиально отходящими от макушки складками, иногда дихотомизирующими в нижней части. Складки одной створки соответствуют промежуткам между складками на другой створке. Ближе к макушке ребра на правой створке выполаживаются, иногда образуя округлую область, лишенную радиальной скульптуры. Многие раковины искажены площадкой прирастания.

Размеры в мм и отношения

№ экз.	В	Д	Вып	В/Д	Вып/Д
2105/307	19	18	7	1.06	0.39
2105/338	22	15.5	8	1.42	0.52
2105/341	23	19	9	1.21	0.47
2105/346	13	9	6	1.44	0.67
2105/361	22	15.5	10	1.42	0.65
2105/362	20	15	7	1.33	0.47
2105/385	23	18	7	1.28	0.39
2105/388	22	15	7	1.47	0.47
2105/391	14	13	5	1.08	0.38
2105/477	21	14	6	1.50	0.43
2105/484	14	12	5	1.17	0.42
2105/485	20.5	15.5	4.5	1.32	0.29

№ экз.	В	Д	Вып	В/Д	Вып/Д
2105/486	18	13	6	1.38	0.46
2105/487	20	15	7.5	1.33	0.50
2105/488	20	14	7	1.43	0.50
2105/491	23	19	7	1.21	0.37
2105/493	22.5	13	7	1.73	0.54
2105/494	22	16	8	1.38	0.50
2105/495	20	14	8	1.43	0.57
2105/496	23	15	7.5	1.53	0.50

Изменчивость. Изменчивости подвержены главным образом очертания раковины, которые варьируют в выборках раковин из одного слоя от треугольно-овальных до полукруглых.

Сравнение. От *O. dichotoma* (Bayle, 1849) отличается меньшими размерами раковины, меньшей вытянутостью в высоту и наличием примакушечной полости.

Замечания. Х.Х. Миркамалов (1971, с. 123) описал новый вид *Lopha multicostata* по материалу из кундалянгтауской свиты. При сравнении с *Oscillopha eos* он указывал на следующие различия: больший размер раковины, большую вытянутость раковины в высоту, суженную макушечную часть. Большая часть изученных нами экземпляров *O. eos* также происходит из кундалянгтауской свиты. При этом диапазон изменчивости видоспецифических по Миркамалову признаков таков, что он охватывает как типичных представителей *O. multicostata*, так и типичных *O. eos*. В связи с этим мы не считаем *O. multicostata* (Mirkamalov, 1971) отдельным видом и включаем его в синонимику вида *O. eos*.

Распространение. Апт–альб юго-западных отрогов Гиссарского хребта, апт Северной Африки.

Материал. 29 целых раковин и 10 левых створок из кундалянгтауской свиты (четыре раковины и шесть левых створок из Кампрекского ущелья, 16 раковин и четыре левые створки из Кундалянгтау, девять раковин из Гаурдака), одна целая раковина из каламазарской свиты (Кампрекское ущелье), 20 целых раковин и пять левых створок из лучакской свиты (Кундалянгтау).

Oscillopha dichotoma (Bayle, 1849)

Табл. I, фиг. 6

Ostrea dichotoma: Bayle, 1849, с. 365, табл. 18, фиг. 17–18; Coquand, 1862, с. 233, табл. 23, фиг. 1–2.

Ostrea acanthonata: Coquand, 1869, с. 103, табл. XXXVIII, фиг. 1–4.

Lopha dichotoma: Abbass, 1962, с. 81, табл. XI, фиг. 2.

Oscillopha dichotoma: Malchus, 1990, с. 103, табл. 1, фиг. 5–9; Agrabawi, 1993, с. 90, рис. 46a–c; Záruba, 2003, с. 71, табл. I, фиг. 1–9.

Лектотип (выбран Мальхусом: Malchus, 1990, с. 103) — Горная школа факультета наук Лионского ун-та (École des Mines, Faculté des Sciences, Université de Lyon), колл. № 341; Алжир, Нзабен-Мессаи, к югу от Батны; коньяк.

Описание. Раковина крупная (высота от 59 до 134 мм, среднее значение 105.4 мм; длина от 41 до 77 мм, среднее значение 63.5 мм), сильно вытянутая в высоту (В/Д от 1.44 до 2.13; среднее 1.65), субпрямоугольной формы, уплощенная. Наружная поверхность покрыта грубыми радиальными складками и грубыми чешуями роста. Лигаментная площадка устричного типа. Примакушечная полость отсутствует. Макушка небольшая, несколько загнута назад. Отпечаток мускула-замыкателя в форме запятой, смещен к задненижнему краю. Правая створка повторяет очертания левой. Наружная поверхность покрыта грубыми радиальными складками и концентрическими чешуями роста.

Размеры в мм и отношения

№ экз.	В	Д	Вып	В/Д	Вып/Д
2105/635	134	63	21	2.13	0.33
2105/636	134	77	25	1.74	0.32
2105/637	91	53	17	1.72	0.32
2105/638	107	65	30	1.65	0.46
2105/640	102	66	27	1.55	0.41
2105/641	113	74	27	1.53	0.36
2105/642	103	69	27	1.49	0.39
2105/643	59	41	8	1.44	0.20

Сравнение. От *O. eos* отличается большими размерами, отсутствием примакушечной полости, большей вытянутостью раковины в высоту.

Распространение. Сеноман юго-западных отрогов Гиссарского хребта, верхний мел Северной Африки, Ближнего Востока, Ирана, Европы.

Материал. Одна целая раковина, шесть левых и три правые створки из тубегатанской свиты (одна целая раковина, три левые и одна правая створка из Гаурдака, три левые и две правые створки из Кампрекского ущелья).

Авторы благодарны Т.Н. Богдановой за переданную для изучения коллекцию устриц, а также за полезные советы и помощь в подборе литературы, А.В. Гужову и С.В. Попову — за рецензирование рукописи.

Исследование выполнено при поддержке Минобрнауки России (проект № FWZZ-2022-0004). Выводы по систематике лофоподобных устриц являются вкладом в проект № 42150610484

Национального фонда естественных наук Китая и в проект UNESCO-IUGS IGCP 679.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Винокурова Е.Г.* Меловые двустворчатые и головоногие моллюски из юго-западных отрогов Гиссарского хребта // Стратиграфия и палеонтология Узбекистана и сопредельных районов. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1963. С. 233–262.
- Вялов О.С.* О классификации устриц // Докл. АН СССР. 1936. Т. 4. № 1. С. 19–22.
- Вялов О.С.* Общая классификация устриц // Докл. АН УССР. Сер. Б. Геол., хим. и биол. науки. 1983. № 11. С. 6–8.
- Вялов О.С.* Классификация устриц // Палеонтол. сборн. 1984. № 21. С. 31–36.
- Косенко И.Н., Метелкин Е.К.* Апт-альбские устрицы юго-западных отрогов Гиссарского хребта. Статья 2. Роды *Ceratostreon* Bayle, *Pseudogyra* Mirkamalov и *Costagyra* Vialov // Палеонтол. журн. 2022. № 6. С. 3–13.
- Метелкин Е.К., Косенко И.Н.* Апт-альбские устрицы юго-западных отрогов Гиссарского хребта. Статья 1: Род *Amphidonte* Fischer de Waldheim // Палеонтол. журн. 2021. № 6. С. 24–32.
- Миркамалов Х.Х.* Устрицы окузбулакской свиты (баррем) юго-западных отрогов Гиссарского хребта // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1971. Т. 46. № 1. С. 114–123.
- Невесская Л.С., Попов С.В., Гончарова И.А. и др.* Двустворчатые моллюски России и сопредельных стран в фанерозое // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 2013. Т. 294. 524 с.
- Abbass H.L.* A monograph on the Egyptian Cretaceous pelecypods // Geol. Surv. Miner. Res. Dept. Paleontol. Cairo. Ser. 1. 1962. V. 9–12. P. 1–224.
- Aqrabawi M.* Oysters (Bivalvia—Pteriomorpha) of the Upper Cretaceous rocks in Jordan. Paleontology, stratigraphy and comparison with the Upper Cretaceous oysters of Northwest Europe // Mitt. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Hamburg. 1993. Bd 75. P. 1–135.
- Bayle E.* Sur quelques fossiles de la Province de Constantine // Richesse minérale de l'Algérie. P., 1849. P. 359–379.
- Carter J.G., Altaba C.R., Anderson L.C. et al.* Synoptical classification of the Bivalvia (Mollusca) // Paleontol. Contrib. 2011. № 4. P. 1–47.
- Cooper M.R.* Palaeolophid and liostreine oysters (Bivalvia: Ostreidae) from the Cretaceous of southeast Africa, with comments on oyster biostratigraphy and biofacies // Durban Mus. Novit. 2002. V. 27. P. 28–60.
- Coquand H.* Géologie et paléontologie de la région sud de la province de Constantine. Atlas. Marseille: Arnaud et C^{ie}, 1862. 320 p.
- Coquand H.* Monographie du genre *Ostrea*. Terrain crétacé. Marseille: H. Seren, 1869. 215 p.
- Giribet G., Distel D.* Bivalve phylogeny and molecular data // Molecular systematics and phylogeography of molluscs. Washington: Smithsonian Books, 2003. P. 45–90.

Harry H.W. Synopsis of the supraspecific classification of living oysters (Bivalvia: Gryphaeidae and Ostreidae) // The Veliger. 1985. V. 28. P. 121–158.

Koppka J. Revision of the Bivalvia from the Upper Jurassic Reuchenette Formation, Northwest Switzerland — Ostreoidea // Zootaxa. 2015. V. 3927. P. 1–117.

Malchus N. Revision der Kreide-Austern (Bivalvia: Pteriomorpha) Ägyptens (Biostratigraphie, Systematik) // Berlin. Geowiss. Abh. Reihe A. 1990. Bd 125. S. 1–231.

Ó Foighil D., Taylor D. Evolution of parental care and ovulation behavior in oysters // Mol. Phylog. Evol. 2000. V. 15. № 2. P. 301–313.

Pugaczewska H. Jurassic Ostreidae of Poland // Acta Palaeontol. Pol. 1971. V. 16. № 3. P. 193–311.

Squires R.L. Late Cretaceous oysters from the Pacific Slope of North America: revision of named species and discovery of new species // Contrib. in Sci. 2017. № 525. P. 25–53.

Stenzel H.B. Oysters // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N. Mollusca 6 (Bivalvia). V. 3 / Ed. Moore R.C. Boulder: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1971. P. N953–N1224.

Záruba B. Oysters. Catalogue of the supraspecific taxa of the suborder Ostreina (Bivalvia). Prague: Vesmir, 1996. 58 p.

Záruba B. Variability of the Senonian species *Oscillophra dichotoma* (Bayle, 1849) // J. Nat. Mus., Natur. Hist. Ser. 2003. V. 172. № 1–4. P. 71–74.

Объяснения к таблице I

Фиг. 1–4. *Oscillophra eos* (Coquand): 1 — экз. № 2105/392, целая раковина: 1а — вид с внешней стороны левой створки, 1б — вид с внешней стороны правой створки; Кампрекское ущелье, нижний апт, кундалянктауская свита; 2 — экз. № 2105/307, целая раковина: 2а — вид с внешней стороны левой створки, 2б — вид с внешней стороны правой створки; Кундалянктау, нижний апт, кундалянктауская свита; 3 — экз. № 2105/491, целая раковина: 3а — вид с внешней стороны левой створки, 3б — вид с внешней стороны правой створки; Кундалянктау, средний альб, лучакская свита; 4 — экз. № 2105/391, целая раковина: 4а — вид с внешней стороны левой створки, 4б — вид с внешней стороны правой створки; местонахождение и возраст см. фиг. 1.

Фиг. 5. *Rastellum milletiana* (d'Orbigny), экз. № 2105/925, левая створка: 5а — вид с внутренней стороны, 5б — вид с внешней стороны, 5в — вид со стороны смычного края; Геокдере, средний апт, зона *Parahoplites melchioris*.

Фиг. 6. *Oscillophra dichotoma* (Bayle), экз. № 2105/636, левая створка: 6а — вид с внешней стороны, 6б — вид с внутренней стороны; Кампрекское ущелье, сеноман, тубегатанская свита.

Объяснения к таблице II

Фиг. 1–6. *Rastellum milletiana* (d'Orbigny): 1 — экз. № 2105/940, левая створка: 1а — вид с внешней стороны, 1б — вид с внутренней стороны; 2 — экз. № 2105/930, левая створка: 2а — вид с внешней стороны, 2б — вид с внутренней стороны; 3 — экз. № 2105/922, правая створка, вид с внутренней стороны; 4 — экз. № 2105/924, левая створка, вид с внутренней стороны; 5 — экз. № 2105/942, левая створка, вид с внутренней стороны; 6 — экз. № 2105/943, левая створка: 6а — вид с внешней стороны, 6б — вид со стороны смычного края, 6в — вид с внутренней стороны; Геокдере, средний апт, зона *Parahoplites melchioris*.

Aptian–Albian Oysters from the Southwestern Spurs of the Gissar Ridge. Part 3. Genus *Oscillophra* Malchus

E. K. Metelkin^{1, 2}, I. N. Kosenko^{1, 2}

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

²Novosibirsk State University, Novosibirsk, 630090 Russia

Representatives of the genus *Oscillophra* Malchus, 1990 from the Aptian, Albian and Cenomanian of the southwestern spurs of the Gissar Ridge (southeastern Turkmenistan) are revised. Questions of taxonomy of Mesozoic *Lopha*-like oysters are discussed. The diagnoses and composition of the family Arctostreidae Vialov, 1983, the subfamily Arctostreinae Vialov, 1983 and the genus *Oscillophra* Malchus, 1990 are specified. In the Aptian and Albian, the genus *Oscillophra* is represented by the species *O. eos* (Coquand, 1869) and in the Cenomanian—by the species *O. dichotoma* (Bayle, 1849).

Keywords: Bivalvia, oysters, taxonomy, Aptian, Albian, Cenomanian, Gissar Ridge, *Oscillophra*, Arctostreidae

УДК 564.52:551.736.1(470.5)

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РОДЕ SHIKHANONAUTILUS (LIROCERATIDAE, NAUTILIDA) ИЗ РАННЕПЕРМСКОГО РИФА ШАХТАУ

© 2023 г. А. Ю. Щедухин*

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

*e-mail: d_alsch2017@mail.ru

Поступила в редакцию 15.02.2023 г.

После доработки 03.03.2023 г.

Принята к публикации 06.03.2023 г.

Кратко обсуждается история изменения взглядов на состав и положение в системе наутилид семейства *Liroceratidae* Miller et Youngquist, 1949. На основе исследования нового материала из ассельско-сакмарских отложений карьера Шахтау уточнен диагноз рода *Shikhanonautilus* Leonova et Shchedukhin, описан новый вид *S. compressus* и дана более подробная характеристика типового вида *S. siphonoventralis* Leonova et Shchedukhin.

Ключевые слова: Nautilida, *Liroceratidae*, нижняя пермь, ассельский ярус, сакмарский ярус, Южный Урал, Шахтау

DOI: 10.31857/S0031031X23050082, **EDN:** OYPAQO

ВВЕДЕНИЕ

В настоящей статье мы продолжаем публиковать результаты изучения коллекций неаммонидных цефалопод из раннепермских рифовых карбонатов карьера Шахтау. В наших материалах, собранных за восемь лет, присутствует большое число обломков раковин, которые можно отнести к семейству *Liroceratidae* Miller et Youngquist, 1949. К сожалению, из-за плохой сохранности их изучение продвигается очень медленно. Ранее нами был выделен эндемичный род *Shikhanonautilus* Leonova et Shchedukhin, 2020, который мы включили в состав лироцератид (Leonova, Shchedukhin, 2020). Сборы последних лет позволили получить более качественный материал для нового шага в исследовании этой группы наутилид.

Автор благодарен А.В. Мазаеву за организацию полевых работ; М.С. Бойко и А.В. Мазаеву за предоставленный для изучения материал; Т.Б. Леоновой и С.В. Николаевой за ценные замечания к рукописи. Работа поддержана грантом РНФ № 22-24-00099 “Эволюция сообществ моллюсков раннепермского рифа Шахтау”.

МАТЕРИАЛ

Лироцератиды происходят из ассельско–сакмарского интервала разных частей карьера Шахтау, они были собраны в разное время сотрудниками лаб. моллюсков Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН). Возраст вмещающих отложений был установлен по геоло-

гическим профилям (Mazaev, 2019). Было изучено 116 раковин сборов 2015–2019, 2021 и 2022 гг. Из них 111 относятся к *S. siphonoventralis* Leonova et Shchedukhin, 2020, а пять — к *S. compressus* sp. nov. Несколько экземпляров располагалось в породе спорадически, без какой-либо закономерности в их распределении. Однако значительная часть раковин, относимых к *S. siphonoventralis*, происходит из скопления, обнаруженного на северо-востоке карьера. Раковины залегают в линзе около двух метров в длину и трех метров в ширину, с максимальной мощностью до 40 см. Согласно геологическим профилям (Mazaev, 2019), эта часть разреза относится к сакмарскому ярусу. На квадратный метр поверхности линзы приходится до 25 особей. Большинство раковин лежит на латеральных сторонах по напластованию, многие вдавлены одна в другую. Вмещающей породой заполнена только жилая камера, а фрагмокон сохранился за счет инкрустации кальцитовыми корками, из-за чего легко разламывается на многочисленные фрагменты. По этой же причине сохранность внутренних структур плохая, к тому же в них зачастую присутствует битум. Большинство экземпляров представлено поврежденными раковинами, но некоторые сохраняются с устьевым краем. Из этого местонахождения происходят 103 раковины *S. siphonoventralis*.

Материал хранится в лаб. моллюсков ПИН РАН, колл. № 5668. В таблицах измерений приняты следующие сокращения: Д — диаметр рако-

вины, В — высота оборота, Ш — ширина оборота, Ду — диаметр умбилика.

ОБСУЖДЕНИЕ

Представители *Liroceratidae* имеют широкое географическое и стратиграфическое распространение. Они известны с раннего карбона до позднего триаса, были наиболее широко распространены в позднем палеозое (Соболев, 1989; Barskov et al., 2014). Это семейство впервые было описано А. Миллером и У. Янгквистом (Miller, Youngquist, 1949). Наряду с типовым родом *Liroceras* Teichert, 1940, в новое семейство были включены роды *Peripetoceras* Hyatt, 1894, *Condraoceras* Miller, Lane et Unklesbay, 1947, *Coelogasteroceras* Hyatt, 1893 и *Acanthonautilus* Foord, 1896 из пермских отложений Северной Америки. Последний из них предлагался как синоним *Permonautilus* Kruglov, 1933. Позднее Р. Флауэр и Б. Каммел (Flower, Kummel, 1950) отнесли *Acanthonautilus* к семейству *Solenochilidae* Hyatt, 1893. Они признали самостоятельность *Permonautilus* М.В. Круглова (1933) и включили его в состав семейства *Liroceratidae*. К этому же семейству был отнесен род *Hemiliroceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954 из пермских отложений Южного Урала (Руженцев, Шиманский, 1954). В 1960-х гг. были опубликованы две точки зрения на ранг семейства *Liroceratidae*. В.Н. Шиманский (1962) значительно повысил его, установив подотряд *Liroceratina* Shimansky, 1962, в котором выделил два надсемейства: *Lirocerataceae* Miller et Youngquist, 1949 и *Clydonautilaceae* Hyatt, 1900. В состав первого надсемейства было помещено четыре семейства — *Liroceratidae*, *Ephippioceratidae* Miller et Youngquist, 1949, *Koninckioceratidae* Hyatt, 1893 и *Paranautilidae* Kummel, 1950. Семейство *Liroceratidae* в этой работе пополнилось еще тремя родами: *Potoceras* Hyatt, 1894, *Stearoceras* Hyatt, 1893 и *Leuroceras* Hyatt, 1893. Последний из них в более поздней работе (Шиманский, 1967) был исключен из семейства и переведен в состав семейства *Phacoceratidae* Shimansky, 1962. В этой же монографии Шиманского (1967) семейство *Liroceratidae* значительно увеличилось за счет включения в его состав пяти позднепалеозойских и триасовых родов: *Bistrialites* Turner, 1954, *Paranautilus* Mojsisovics, 1902, *Indonautilus* Mojsisovics, 1902 и *Sybillonautilus* Dierner, 1915.

Американскими исследователями (Kummel, 1964) подотряд *Liroceratina* и его разделение на надсемейства признаны не были, вместо этого было предложено включить семейство *Liroceratidae* в состав надсемейства *Clydonautilaceae*. Такой же точки зрения придерживаются до сих пор другие специалисты (Niko, Mapes, 2016), которые сравнительно недавно переописали вид *Liroceras reticulatum* (Miller et Owen, 1937) и ввели его в со-

став рода *Hemiliroceras*. В наших работах мы продолжаем придерживаться взглядов Шиманского (Руженцев, Шиманский 1954; Шиманский, 1967), с актуализацией системы по А.А. Шевыреву (2006).

Из среднепермских отложений Центральной России (Barskov et al., 2014) в составе *Liroceratidae* был описан *Paraliroceras* Barskov et Shilovsky, 2014, а род *Permonautilus* переведен в новое семейство *Permonautilidae* Barskov et Shilovsky, 2014. Триасовые представители семейства были описаны из Азии и Центрального Перу (Соболев, 1989; Crick, Sobolev, 1994), это роды *Tomponautilus* Sobolev, 1989 и *Perunautilus* Crick et Sobolev, 1994.

К настоящему времени из ассельско—сакмарских и верхнеартинских отложений Шахтау нами описано (Leonova, Shchedukhin, 2020; Shchedukhin, Leonova, 2020) пять видов и пять родов семейства *Liroceratidae*, в т.ч. новые роды и виды: *Leniceras ovale* Leonova et Shchedukhin, 2020 и *Shikhanonautilus siphonoventralis*. Род *Shikhanonautilus* первоначально был описан по небольшому материалу, представленному фрагментами четырех раковин. Недавние сборы, включающие в себя находку массового скопления представителей *S. siphonoventralis*, позволили существенно дополнить его характеристику. В частности, не были известны строение устья, очертания перегородочной линии и положение сифона во взрослом состоянии. Как было установлено, в процессе онтогенеза сифон от краевого вентрального положения перемещается по направлению к центру примерно на четверть высоты оборота (рис. 1, а). На многих экземплярах сохранилось устье (рис. 1, в), детали строения и его форма впервые описываются для этого рода. Новый вид, *S. compressus* sp. nov., по очертаниям перегородочной линии и положению сифона очень близок к типовому виду.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ПОДКЛАСС NAUTILOIDEA

О Т Р Я Д NAUTILIDA

ПОДОТ Р Я Д LIROCERINA

НА Д С Е М Е Й С Т В О LIROCERATOIDEA MILLER ET YOUNGQUIST, 1949

СЕМЕЙСТВО LIROCERATIDAE MILLER ET YOUNGQUIST, 1949

Род *Shikhanonautilus* Leonova et Shchedukhin, 2020

Shikhanonautilus: Leonova, Shchedukhin, 2020, с. 1126.

Типовой вид — *Shikhanonautilus siphonoventralis* Leonova et Shchedukhin, 2020; Башкортостан, шихан Шахтау; нижняя пермь, верхнеассельский подъярус.

Д и а г н о з. Раковина крупная, пахионовая, инволютная, состоит из трех оборотов. Жилая камера занимает половину оборота. Каждый оборот полностью объемлет предыдущий. Поперечное

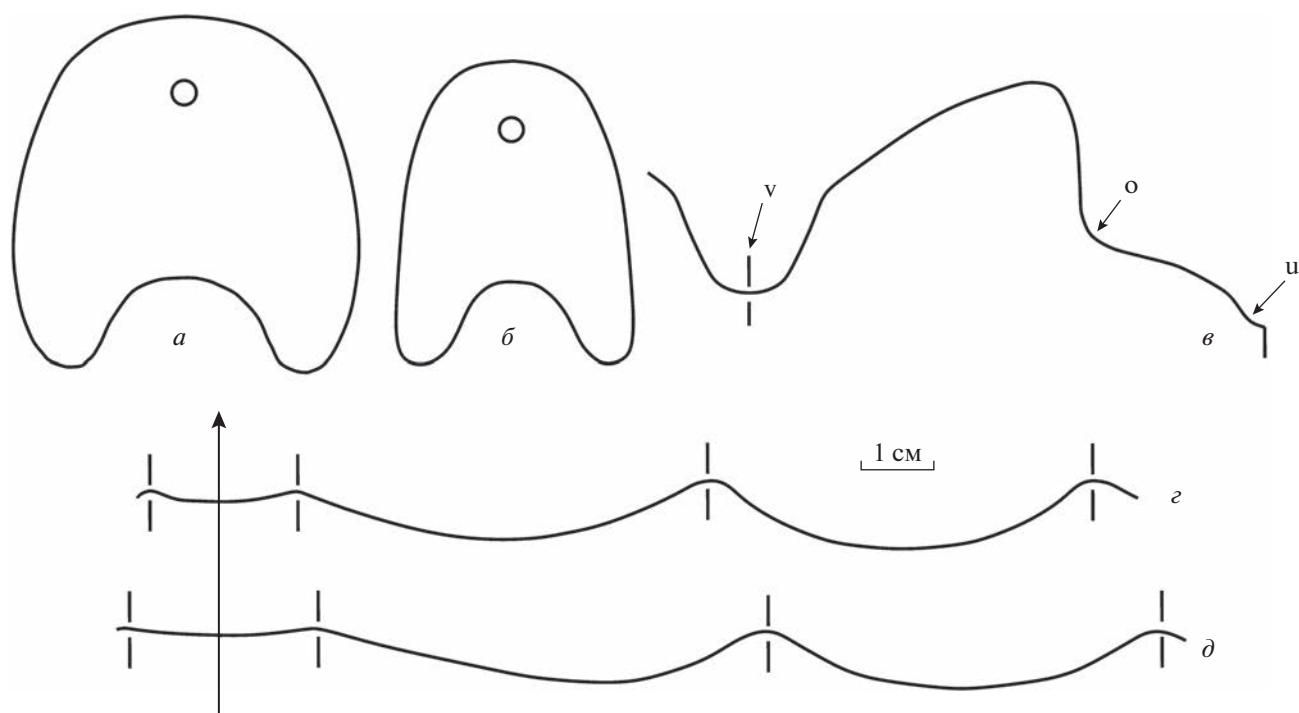


Рис. 1. Поперечное сечение, форма устья и лопастная линия *Shikhanonautilus*: а — поперечное сечение *S. siphonovernalis* Leonova et Shchedukhin, 2020, экз. ПИН, № 5668/197; б — поперечное сечение *S. compressus* sp. nov., экз. ПИН, № 5668/220; в — форма устья *S. siphonovernalis*, экз. ПИН, № 5668/198; г — перегородочная линия *S. compressus* sp. nov., экз. ПИН, № 5668/220; д — перегородочная линия *S. siphonovernalis*, экз. ПИН, № 5668/197. Обозначения: о — окулярный синус, v — вентральный (гипономический) синус, u — умбиликальный синус.

сечение от овального на начальных стадиях развития до округло-трапецевидного во взрослом состоянии. Вентральная сторона с уплощенной средней частью; латеральные стороны также уплощенные в средней части, слабовыпуклые. Вентральные перегибы нечеткие. Умбиликальная стенка широкая, с плавным перегибом между ней и латеральной стороной. Дорсальная сторона сильновогнутая. Умбилик на ядре узкий, глубокий, воронковидный, на сохранившейся раковине закрытый. Сифон узкий, краевой, на протяжении первого оборота расположен очень близко к вентральной стороне. В онтогенезе положение сифона изменяется от краевого вентрального до отстоящего от вентральной стороны на 0.20–0.25 высоты оборота. Перегородочная линия слабоизвилистая. Вентральная лопасть мелкая, очень широкая. Седло, расположенное на вентролатеральном перегибе, узкое и низкое. Латеральная лопасть широкая и глубокая, слегка асимметричная. Седло на умбиликальном крае низкое, узко-округленное. Дорсальная лопасть широкая и глубокая, U-образная.

Видовой состав. *S. siphonovernalis* Leonova et Shchedukhin, 2020 и *S. compressus* sp. nov. из ассельских и сакмарских отложений Южного Урала.

С р а в н е н и е. От наиболее близких родов отличается: от *Liroceras* Teichert — пахиоконовой, а не близкой к сфероконовой формой раковины; от *Hemiliroceras* Ruzhencev et Shimansky — более крупной раковины и U-образной формой дорсальной части перегородки; от *Peripetoceras* Hyatt и *Coelogasteroceras* Hyatt — более извилистой перегородочной линией и отсутствием вдавленности на вентральной и латеральных сторонах. Отличие от среднепермского *Paraliroceras* Barskov et Shilovsky выражено в большем возрастании оборотов в высоту, чем в ширину. От всех родов семейства *Liroceratidae* отличается вентральным или близким к нему положением сифона.

***Shikhanonautilus compressus* Shchedukhin, sp. nov.**

Табл. III, фиг. 1

На з в а н и е вида *compressus* лат. — сжатый.

Голотип — ПИН, № 5668/221; Башкортостан, шихан Шахтау; пограничные ассельско-сакмарские отложения.

О п и с а н и е (рис. 1, б, г). **Форма.** Раковина крупная, пахиоконовая, инволютная. Состоит из 2.5–3 оборотов. Жилая камера занимает половину оборота. Первый оборот размером около 22 мм, в поперечном сечении округлый. Начиная со второго оборота, сечение приобретает овальную

форму, уплощенную с латеральных сторон. Во взрослом состоянии поперечное сечение трапециевидное, латерально сжатое (рис. 1, б); отношение ширины к высоте составляет 0.7–0.8. Вентральная сторона узкая, уплощенная. Вентро-латеральный перегиб хорошо выражен. Латеральные стороны уплощенные, очень слабовыпуклые. Умбиликальный перегиб четкий, округленный. Дорсальная стенка вогнута примерно на треть высоты оборота. Умбилик при сохранившейся раковине закрытый, на ядре узко-воронковидный.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/220	104*	60.4	51*	4.7*	0.58	0.49	0.04	0.84
Голотип 5668/221	101*	65.1	47.2	4.5*	0.64	0.46	0.04	0.72
5668/222	88.1	53.8	36.5	3*	0.61	0.41	0.03	0.67

* Размеры приблизительные.

Перегородки вогнуты примерно на одну камеру, камеры низкие.

Скульптура не сохранилась, ядро гладкое.

Сифон узкий, на первом и первой половине второго оборота приближен к вентральной стороне. Начиная со второй половины второго оборота, происходит его смещение к центру, в результате которого на последнем обороте он расположен на 0.21 высоты от вентральной стенки раковины.

Перегородочная линия (рис. 1, г) на вентральной стороне с широкой и мелкой лопастью. На вентральном крае расположено широкое седло с приостренной вершиной, которое на латеральной стороне переходит в широкую и глубокую, практически симметричную лопасть округлой формы. На умбиликальном перегибе расположено широко-округленное седло, на дорсальной стороне переходящее в широкую и глубокую U-образную лопасть.

Сравнение. От типового вида отличается, прежде всего, формой поперечного сечения, значительно сжатого латерально ($Ш/В=0.7–0.8$), большей степенью инволютности и более узкой вентральной стороной.

Распространение. Нижняя пермь, ассельский и сакмарский ярусы Южного Урала.

Материал. 5 экз. из пограничных ассельско–сакмарских отложений Шахтау.

Shikhanonutilus siphonoventralis Leonova et Shchedukhin, 2020

Табл. IV, фиг. 1

Shikhanonutilus siphonoventralis: Leonova, Shchedukhin, 2020, с. 1126, табл. 9, фиг. 1, 2.

Голотип — ПИН, № 5668/56; Башкортостан, шихан Шахтау; верхнеассельские отложения.

Описание (рис. 1, а, в, д). *Форма.* Раковина крупная (110–150 мм), пахиконовая, инволютная. Состоит из трех оборотов. Жилая камера занимает половину оборота. Первый оборот в диаметре достигает 20 мм, в поперечном сечении округлый. Со второго оборота поперечное сечение становится овальным. На последнем обороте поперечное сечение округло-трапециевидное, с отношением ширины к высоте примерно равном единице (рис. 1, а). Каждый оборот полностью объемлет предыдущий. Вентральная сторона уплощенная, на некоторых экземплярах с сохранившейся жилой камерой ее центральная часть слабовогнутая. Вентро-латеральный перегиб слабо выраженный, широко-округленный. Латеральные стороны уплощенные, слабовыпуклые. Умбиликальная стенка узкая, перегиб между ней и латеральной стороной практически отсутствует. Дорсальная стенка вогнута примерно на 1/4 высоты оборота. Умбилик очень узкий и глубокий, при сохранившейся раковине совершенно закрытый. Умбиликальное отверстие 4–4.5 мм, его можно наблюдать на ядре раковины. Устье на поздних стадиях развития слегка суженое с латеральных сторон. Форма устья описана по струйкам нарастания при описании скульптуры.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
Голотип 5668/56	89*	54.4	53.7	7.1	0.61	0.60	0.08	0.99
5668/57	—	58.9	63.9	—	—	—	—	1.08
5668/199	115	70.2	64.5	—	—	—	—	0.91
5668/198	151	77.3	78.3	9.7	0.51	0.51	0.06	1.01
5668/197	—	61.4	62*	—	—	—	—	1

* Размеры приблизительные.

Скульптура представлена только тонкими струйками роста. На вентральной стороне струйки образуют глубокий, U-образный гипонимический синус (рис. 1, в: v). На вентро-латеральном перегибе начинается изгиб вперед, продолжающийся до середины латеральной стороны. На внутренней половине латеральной стороны наблюдается резкий изгиб назад, переходящий в широкий окулярный синус (рис. 1, в: o); в приумбиликальной зоне струйки изогнуты вперед. В районе умбилика расположен узкий и неглубокий синус (рис. 1, в: u).

Перегородки вогнуты примерно на одну камеру, камеры низкие. На ширину оборота приходится четыре–пять камер. Во взрослой раковине насчитывается около 40 камер.

Перегородочная линия (рис. 1, д) на вентральной стороне с очень широкой и мелкой лопастью. На вентро-латеральном перегибе перегородка образует широкое седло с приостренной вершиной. На латеральной стороне расположена широкая и

глубокая, округленная асимметричная лопасть. На умбиликальном шве расположено широко-округленное седло, на дорсальной стороне переходящее в протяженную и глубокую U-образную лопасть.

Сифон узкий, смещен к вентральной стороне, но не прилегает к ней. На последнем обороте он находится на 0.23 высоты оборота от вентральной стороны.

С р а в н е н и е. Отличия *S. siphonoventralis* от нового вида приведены в описании последнего.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижняя пермь, ассельский и сакмарский ярусы Южного Урала.

М а т е р и а л. 111 экз. из ассельских и сакмарских отложений шихана Шахтау, Башкортостан.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Соболев Е.С.* Триасовые наutilusы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука СО АН СССР, 1989. 193 с.
- Круглов М.В.* Верхнепермские наutilusы бассейна рек Пинеги и Кулоя // Тр. Геол. ин-та АН СССР. 1933. Т. 3. С. 185–208.
- Руженцев В.Е., Шиманский В.Н.* Нижнепермские свернутые и согнутые наutilusоидеи Южного Урала. М.: Наука, 1954. С. 1–150 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 50).
- Шевырев А.А.* Макросистема цефалопод: исторический обзор, современное состояние и основные проблемы. 2. Классификация наutilusоидных цефалопод // Палеонтол. журн. 2006. № 1. С. 43–52.
- Шиманский В.Н.* Отряд Nautilida // Основы палеонтологии. Моллюски—головоногие. I / Ред. Руженцев В.Е. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 115–154.
- Шиманский В.Н.* Каменноугольные Nautilida. М.: Наука, 1967. 258 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 115).
- Barskov I.S., Leonova T.B., Shilovsky O.P.* Middle Permian cephalopods of the Volga-Ural region // Paleontol. J. 2014. V. 48. № 13. P. 1331–1414.
- Crick R.E., Sobolev E.S.* *Perunautilus quadratus* n. gen. et sp. (Cephalopoda, Nautilida) from the Triassic (Norian) of Central Peru // Palaeontogr. Abt. A. 1994. Bd 233. P. 161–167.
- Flower R.H., Kummel B.* A Classification of the Nautiloidea // J. Paleontol. 1950. V. 24. № 5. P. 604–616.
- 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.* Asselian-Sakmarian nautiloids of the Shakh-Tau reef (Bashkortostan) // Paleontol. J. 2020. V. 54. № 10. P. 1113–1134.
- Mazaev A.V.* Lower Permian gastropods of Shakhtau (Asselian-Sakmarian boundary beds, Southern Cisuralia) // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 12. P. 1237–1345.
- Miller A.K., Youngquist W.* American Permian nautiloids // Mem. Geol. Soc. Amer. 1949. № 41. P. 33–34.
- 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. 73–79.
- Shchedukhin A. Yu., Leonova T.B.* Late Artinskian nautiloids of the Shakh-Tau reef (Bashkortostan) // Paleontol. J. 2020. V. 54. № 10. P. 1135–1151.

Объяснение к таблице III

Фиг. 1. *Shikhanonautilus compressus* sp. nov., голотип ПИН, №5668/221: 1а — со стороны устья, 1б — с вентральной стороны, 1в — сбоку; Башкортостан, Шахтау; нижняя пермь, сакмарские отложения.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1. *Shikhanonautilus siphonoventralis* Leonova et Shchedukhin, 2020, экз. ПИН, № 5668/199 (×0.7): 1а — сбоку, 1б — со стороны устья, 1в — с вентральной стороны; Башкортостан, Шахтау; нижняя пермь, сакмарские отложения.

New Data on the Genus *Shikhanonautilus* (Liroceratidae, Nautilida) from the Early Permian Shakhtau Reef

A. Yu. Shchedukhin

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

The history of changing views on the taxonomy and classification of nautilids of the family Liroceratidae Miller et Youngquist, 1949 is briefly discussed. Based on a study of new material from the Asselian-Sakmarian deposits in the Shakhtau quarry, the diagnosis of the genus *Shikhanonautilus* Leonova et Shchedukhin is emended. A new species *S. compressus* is described and a more detailed characterization of the type species *S. siphonoventralis* Leonova et Shchedukhin is given.

Keywords: Nautilida, Liroceratida, Lower Permian, Asselian, Sakmarian, South Urals, Shakhtau

УДК 564.53:551.736

ОНТОГЕНЕЗ ФОРМЫ РАКОВИНЫ ТИПОВОГО ВИДА РОДА NEOUDDENITES (AMMONOIDEA, MEDLICOTTIIDAE) ИЗ КУНГУРСКОГО ЯРУСА ЗАПАДНОГО ВЕРХОЯНЬЯ

© 2023 г. Р. В. Кутыгин*

Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск, 677000 Россия

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

Поступила в редакцию 03.02.2023 г.

После доработки 09.02.2023 г.

Принята к публикации 09.02.2023 г.

Реконструкция поперечных сечений двух экземпляров типового вида *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev из кунгурского яруса Западного Верхоянья позволила установить особенности онтогенетического развития формы раковины изученного таксона. Для вида характерно медленное растяжение медиальной спирали, которое прекращается лишь на последнем обороте. Форма раковины непрерывно изменяется от очень широкой на первом обороте до очень узкой на последнем. Умбо в начале индивидуального развития незначительно расширяется, благодаря чему раковина становится эволютной. Затем умбо сильно сужается, и на последних оборотах раковина приобретает совершенно инволютную форму. В онтогенезе наблюдаются существенные изменения формы поперечного сечения оборота, позволяющие обособить четыре последовательных стадии, обозначенные как “*Eocanites*”, “*Pronorites*”, “*Prouddenites*” и “*Neouddenites*”. Выявлено отсутствие у *N. andrianovi* боковых борозд и вентролатеральных валиков, ранее относившихся к диагностическим признакам рода *Neouddenites*.

Ключевые слова: аммоноидеи, пролеканиты, *Neouddenites*, онтогенез, морфология, пермская система, Верхоянье

DOI: 10.31857/S0031031X23050033, **EDN:** XIBOXM

ВВЕДЕНИЕ

Изучая коллекцию аммоноидей, собранную В.Н. Андриановым в перми Западного Верхоянья, В.Е. Руженцев (1961) обратил внимание на примитивные для пермского уровня формы медликоттиид, которые были отнесены к новому роду *Neouddenites*. Согласно современным стратиграфическим построениям (Решения..., 2009; Budnikov et al., 2020), обнаруженные Андриановым неоуддениты происходят из нижнетумаринского подгоризонта, уверенно относимого к кунгурскому ярусу по присутствию в нем орольского и такамкытского комплексов аммоноидей (Андрианов, 1985; Kutugin, 2006). Находка обсуждаемых удденитин в верхней части нижней перми стала неожиданной, поскольку их боковая лопасть по морфогенетической организации занимает промежуточное положение между позднекаменноугольными родами *Uddenites* и *Uddenoceras*, а наличие огромного геохронологического разрыва между удденитами и неоудденитами серьезно затруднило выяснение их филогенетических связей (Leonova, 2002). Однако недавно было установлено присутствие в пограничных ка-

менноугольно-пермских отложениях Западного Верхоянья продвинутого вида рода *Prouddenites* (Кутыгин, 2020), от которого, вероятно, и отделился род *Neouddenites*, приобретший широкое географическое распространение в кунгурском веке. В составе рода выделены пять раннепермских видовых таксонов, характеризующих территории разных палеобиогеографических провинций: Верхоянье (Руженцев, 1961; Кутыгин, 2020), Омогонский массив (Андрианов, 1985), Монголия (Богословская, 1991) и Северо-Западная Канада (Nassichuk et al., 1965). Известны неоуддениты и в роудском ярусе средней перми Волго-Уральского региона (Barskov et al., 2014). Однако филогенетические связи установленных таксонов до сих пор не выяснены. Практически отсутствует информация об онтогенезе, являющемся основным ключом к познанию эволюции аммоноидей (Руженцев, 1960; Леонова, 2012). До недавнего времени для рода *Neouddenites* не было известно ни одного поперечного сечения раковины, что не позволяло понять, каким образом изменяется форма в процессе индивидуального развития. Для восполнения этого пробела впервые

изучен онтогенез формы раковины типового вида *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev, 1961.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

При выяснении особенностей онтогенетического развития формы раковины существуют два основных подхода. Согласно первому, проводится последовательное (оборот за оборотом) наращивание раковины от жилой камеры до протоконха. При этом выполняется серия изображений сечений оборотов для разных стадий онтогенеза (Михайлова, 1982), или реконструируется поперечное сечение всей раковины (Кутыгин, Князев, 2016). Другим способом является выяснение онтогенеза формы раковины по поперечным сечениям. Качественно выполненное сечение позволяет установить характер изменения основных параметров раковины в процессе индивидуального развития моллюска (Кутыгин, 2006а), а также форму медиальной спирали (Кутыгин, 2009). Для наиболее полной информации об онтогенезе и изменчивости формы раковины конкретного вида желательны серии поперечных и продольных сечений, а также “развернутые” экземпляры, для чего требуется достаточно представительный материал.

Неоуддениты являются редкой группой аммоноидей — во всем мире известно немногим более двух десятков их экземпляров, из которых 12 найдены в Западном Верхоянье. Коллекции *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev из кунгурского яруса Западного Верхоянья содержат восемь экз.: три хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН, Москва (ПИН РАН), колл. № 1802, а пять — в Ин-те геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск (ИГАБМ СО РАН), колл. № 55. Все они были собраны Андриановым в 60-х гг. прошлого века (Андрианов, 1966, 1985). Мною были отобраны два наиболее пригодных для онтогенетических исследований экземпляры (ИГАБМ, № 55/249а и ИГАБМ, № 55/629), механическая обработка которых не должна была привести к серьезной порче самих раковин. Эти два экз. были шлифованы с использованием абразивных порошков до центра протоконха по срезу поперек плоскости навивания. После полировки поверхность сечения фотографировалась под бинокулярным микроскопом Leica MZ6, оснащенным цифровой фотонасадкой. Прорисовка и измерения поперечных сечений проводились по фотоизображениям (рис. 1) на компьютере в графическом редакторе. Поскольку у рассматриваемого вида даже при наибольшей выраженности срединной борозды разница между диаметрами, измеряемыми по медиальной плоскости (“малый” диаметр) и по вентролатеральному валику (“большой” диаметр), несущественна, все вычисления, приводимые ниже, касаются только медиального диаметра.

Целесообразность в дополнительных расчетах для “большого” диаметра отсутствует.

Первый экземпляр, ИГАБМ, № 55/249а, происходит из основания орольской свиты (слои с *Tumaceras yakutorum*) р. Дьеленджа (верховья р. Тумара). Он представлен обломком внешнего оборота относительно крупного фрагмокона и частично сохранившимися внутренними оборотами. Часть внутренних оборотов была спилена для исследования онтогенеза лопастной линии (Кутыгин, 2020, рис. 6, в, г). У оставшегося фрагмента сделано поперечное сечение. Экземпляр характеризуется единой цветовой тональностью раковинного вещества и вмещающей породы, поэтому для выделения контура раковины поверхность шлифовки протравливалась слабым раствором соляной кислоты.

Второй экз., ИГАБМ, № 55/629, был обнаружен в орольской свите р. Эндыбал (верховья р. Дулгалах). Он сохранился лишь в виде разрозненных обломков фрагмокона и гипсового слепка жилой камеры (Кутыгин, 2020, табл. III, фиг. 8), выполненного Андриановым по сохранившемуся в породе отпечатку. Судя по всему, большая часть экземпляра была выщелочена, однако из обломков мне удалось собрать внутреннюю часть раковины, а рыхлую поверхность закрепить цианакрилатным клеем, что предотвратило дальнейшее разрушение образца. Благодаря резкому контрасту между раковинным веществом и вмещающей породой, использование кислоты на поверхности шлифовки не требовалось.

РЕКОНСТРУКЦИЯ ПОПЕРЕЧНОГО СЕЧЕНИЯ

Поперечные сечения обоих экземпляров являются фрагментарными (рис. 1), что несколько усложнило выяснение онтогенетического изменения основных признаков (относительные ширина и высота оборотов, размер умбо). Однако форма спирали аммоноидей обладает закономерностями, позволяющими рассчитать диаметр раковины по сохранившемуся фрагменту. В середине XIX в. особенностям спирального навивания раковин беспозвоночных большое внимание уделяли Г. Мозли (Moseley, 1838) и, в особенности, К. Науманн (Naumann, 1840, 1846 и др.). Они доказали, что раковины сворачиваются не по логарифмической спирали, а по кривой особой формы, названной Науманном конхоспиралью. Для изучения конхоспирали Науманн предлагал очень трудоемкий способ, который у современных исследователей признания не нашел. Однако метод Мозли и Науманна, заключающийся в определении приращения медиальной высоты за полный оборот, может успешно применяться при расчете диаметра раковины без сохранившихся частей, как в нашем случае с неоудденитами.

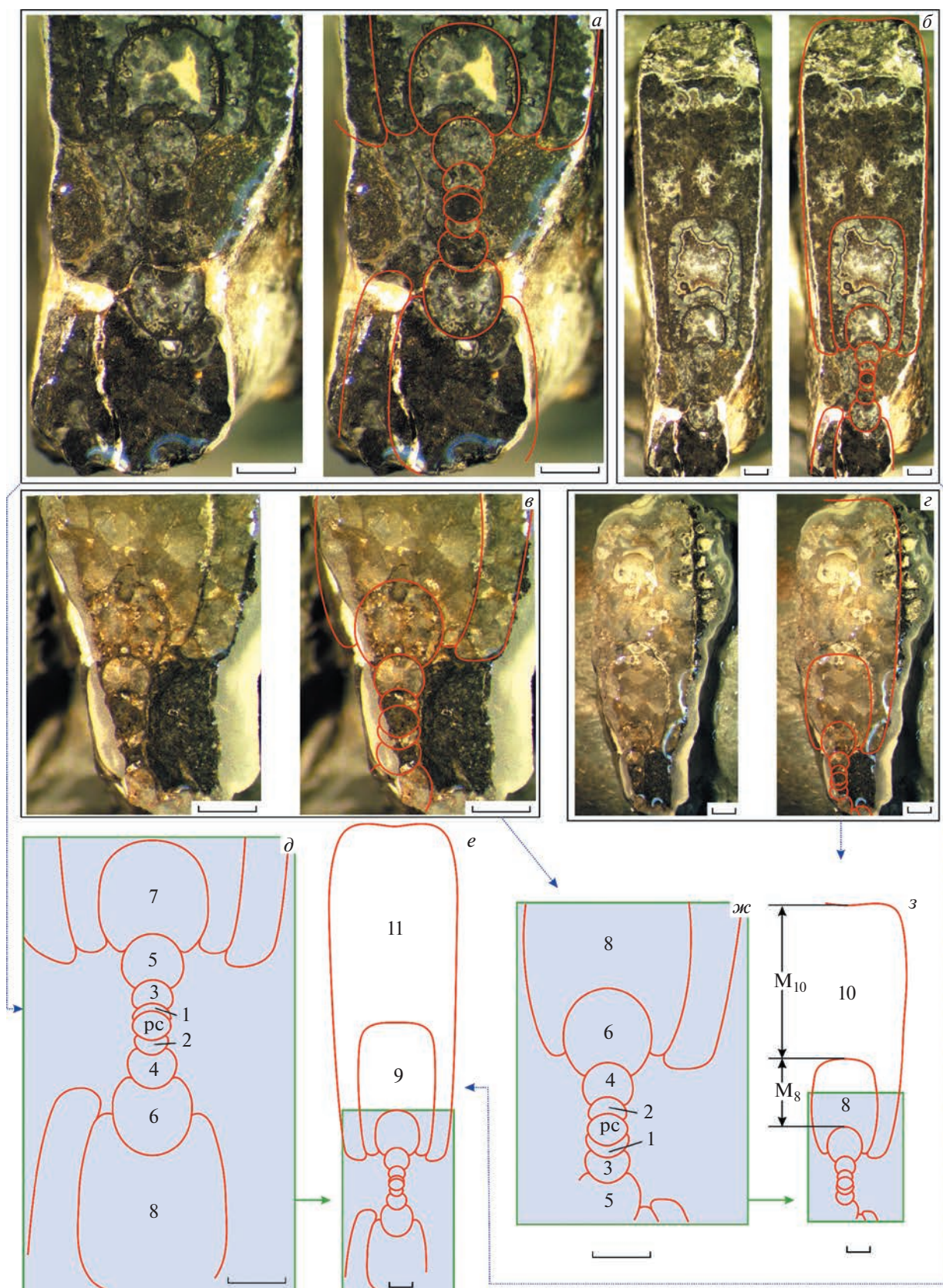


Рис. 1. Реконструкции поперечных сечений раковин *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev, 1961: *a, б, д, е* – экз. ИГАБМ, № 55/249а; *в, г, ж, з* – экз. ИГАБМ, № 55/629. Обозначения: *pc* – протоконх, числа на поперечных сечениях – номера полуоборотов, *M8* и *M10* – медиальная высота восьмого и десятого полуоборотов. Длина масштабных отрезков 1 мм.

Особое значение Науманном придавалось выяснению изменения в онтогенезе показателя спирали p , равного отношению двух последовательных медиальных высот оборотов, что по нашей системе обозначений будет выглядеть: $p_n = M_n/M_{n-2}$, где n — порядковый номер полуоборота с ведением счета от протоконха к жилой камере моллюска. В случае логарифмической формы спирали значение p для всех оборотов раковины должно быть постоянным, однако у аммоидей этот показатель меняется, образуя экзо- и эндостенные части спирали (Шульга-Нестеренко, 1925). При

нормальном навивании изменение показателя p в онтогенезе происходит однонаправленно на протяжении оборота и более. Эксцентричность в навивании приводит к резким разнонаправленным изменениям показателя p и M/D в поперечном сечении через каждый полуоборот. Удденитины заметной эксцентричностью навивания не отличаются, поэтому, используя методику Мозли-Науманна, можно восстановить размеры отсутствующих полуоборотов.

Размеры в мм и отношения

Экз. №	n	D	M	W	H	U	p	M/D	WER	W/D	H/D	U/D	W/H
55/249a	pc	0.51		0.66						1.294			
	1	0.67	0.16	0.66	0.28			0.239		0.985	0.418		2.357
	2	0.92	0.25	0.58	0.33	0.31		0.272	1.885	0.630	0.359	0.337	1.758
	3	1.30	0.38	0.71	0.50	0.47		0.292	1.997	0.546	0.385	0.362	1.420
	4	1.85	0.55	0.85	0.70	0.65	2.200	0.297	2.025	0.459	0.378	0.351	1.214
	5	2.64	0.79	1.07	0.94	1.00	2.079	0.299	2.036	0.405	0.356	0.379	1.138
	6	3.79	1.15	1.38	1.35	1.50	2.091	0.303	2.061	0.364	0.356	0.396	1.022
	7	5.48	1.69	1.90	1.93	2.20	2.139	0.308	2.091	0.347	0.352	0.401	0.984
	8	8.00***	2.52**	2.50	3.20	2.87	2.194*	0.315	2.133	0.313	0.400	0.359	0.781
	9	11.80***	3.80	3.34	5.77	2.83	2.249	0.322	2.175	0.283	0.489	0.240	0.579
	10	17.49***	5.69**	4.50	9.25	2.48	2.256*	0.325	2.197	0.257	0.529	0.142	0.486
55/629	pc	0.54		0.69						1.278			
	1	0.74	0.20	0.74	0.40			0.270		1.000	0.541		1.850
	2	1.03	0.29	0.66	0.39	0.24		0.282	1.937	0.641	0.379	0.233	1.692
	3	1.45	0.42	0.77	0.56	0.50		0.290	1.982	0.531	0.386	0.345	1.375
	4	2.06	0.61	0.87	0.74	0.76	2.103	0.296	2.018	0.422	0.359	0.369	1.176
	5	2.96***	0.90**	1.13	1.05	1.17	2.134*	0.303	2.059	0.382	0.355	0.395	1.076
	6	4.28***	1.32	1.53	1.51	1.72	2.164	0.309	2.092	0.357	0.353	0.402	1.013
	7	6.24***	1.96**	2.10	2.30	2.43	2.188*	0.314	2.127	0.337	0.369	0.389	0.913
	8	9.16***	2.92	2.90	4.10	2.76	2.212	0.319	2.156	0.317	0.448	0.301	0.707
	9	13.56***	4.40**	3.90	6.90	2.60	2.243*	0.324	2.191	0.287	0.507	0.191	0.565
	10	20.20***	6.64	5.29	11.00	2.30	2.274	0.329	2.220	0.262	0.545	0.114	0.481
Модель	$n-1$	37.50		8.30	21.33	2.40			2.232	0.221	0.569	0.064	0.389
	n	56.00		11.50	32.30	2.40			2.230	0.205	0.577	0.043	0.356
	пк	0.50		0.66						1.320			
	1	0.65	0.15	0.69	0.31			0.231		1.062	0.477		2.226
	2	0.89	0.24	0.66	0.33	0.25		0.270	1.878	0.742	0.371	0.281	2.000
	3	1.25	0.36	0.71	0.48	0.44	2.393	0.288	1.972	0.568	0.384	0.352	1.479
	4	1.77	0.52	0.83	0.66	0.63	2.175	0.295	2.012	0.469	0.373	0.356	1.258
	5	2.53	0.76	1.02	0.90	0.97	2.106	0.299	2.037	0.403	0.356	0.383	1.133
	6	3.63	1.11	1.33	1.28	1.45	2.117	0.304	2.067	0.366	0.353	0.399	1.039
	7	5.26	1.63	1.81	1.87	2.11	2.156	0.310	2.100	0.344	0.356	0.401	0.968
	8	7.69	2.43	2.46	3.06	2.76	2.199	0.316	2.137	0.320	0.398	0.359	0.804
	9	11.30	3.65	3.31	5.40	2.84	2.239	0.322	2.175	0.293	0.478	0.251	0.613
	10	16.80	5.49	4.45	8.81	2.59	2.259	0.326	2.203	0.265	0.524	0.154	0.505
	11	25.10	8.27	5.92	13.77	2.52	2.266	0.329	2.224	0.236	0.549	0.100	0.430
	12	37.50	12.40	8.12	21.32	2.41	2.259	0.331	2.232	0.217	0.569	0.064	0.381
	13	56.00	18.50	11.50	32.31	2.37	2.237	0.330	2.230	0.205	0.577	0.042	0.356

n — порядковый номер полуоборота от протоконха (pc), p — показатель спирали Мозли-Науманна (M_n/M_{n-2}), WER — скорость возрастания оборотов $(D/(D-M))^2$.

* расчет по формуле $p_n = (p_{n-1} + p_{n+1})/2$.

** расчет по формуле $M_n = (p_{n-1} + p_{n+1})/2$.

*** расчет по формуле $D_n = D_{n-1} + M_n$.

Сечения несохранившихся оборотов (рис. 2, а, б) были реконструированы посредством интерполяции основных значений (ширина и высота оборотов) и наложением поперечных сечений предыдущего и последующего оборотов, растянутых под рассчитанные значения. Поперечное сечение внешнего оборота было реконструировано по гипсовому слепку и сохранившимся в породе отпечаткам экз. № 55/629 (рис. 2, в). На основе средних значений и с помощью наложения сечений оборотов обоих экземпляров составлена модель поперечного сечения (рис. 2, г), форма которого является промежуточной между изученными образцами, а форма внешнего оборота заимствована у экз. № 55/629. Подобная модель поперечного сечения необходима для визуализации изменения формы раковины в онтогенезе.

ОНТОГЕНЕЗ

Первым шагом в реконструкции онтогенетического развития формы раковины является изучение медиальной спирали. Наиболее эффективный индикатор формы спирали — это относительная медиальная высота (M/D), онтогенетическое изменение которой может свидетельствовать о тенденциях сжатия или растяжения в навивании оборотов (Кутыгин, Князев, 2017). В западной литературе большое внимание уделяется скорости навивания (возрастания) оборотов WER (whorl expansion rate), равной квадрату отношения диаметра раковины к диаметру предыдущего полуоборота: $WER = (D/(D - M))^2$. Этот показатель предложен Д. Корном (Korn, 2000; Klug, 2001) взамен ранее использовавшегося под аналогичным названием показателя Д. Раупа, равного отношению квадратов большого и малого радиусов раковины за полуоборот (Raup, 1966). Нетрудно заметить, что диаграммы изменения в онтогенезе M/D и WER являются идентичными (рис. 3) и фактически дублируют друг друга. Возникает сомнение в целесообразности использования более громоздкого для вычисления показателя WER, поскольку процедура возведения в квадрат отношения двух смежных диаметров не имеет практического смысла. Судя по двум изученным сечениям, для вида *Neouddenites andrianovi* в онтогенезе характерен плавный рост M/D от 0.27 до 0.33 (растяжение спирали), который ослабевает и полностью прекращается на последнем обороте.

Протоконх *Neouddenites andrianovi* по отношению ширины к диаметру (Кутыгин, 2006б) скорее валиковидный, чем шаровидный. Его диаметр в поперечных сечениях составляет 0.51–0.54 мм, что существенно больше, чем у раннепермских мелликогитид Южного Урала (Захаров, 1984). Первый полуоборот очень низкий, облегающий почти половину протоконха. Второй полуоборот

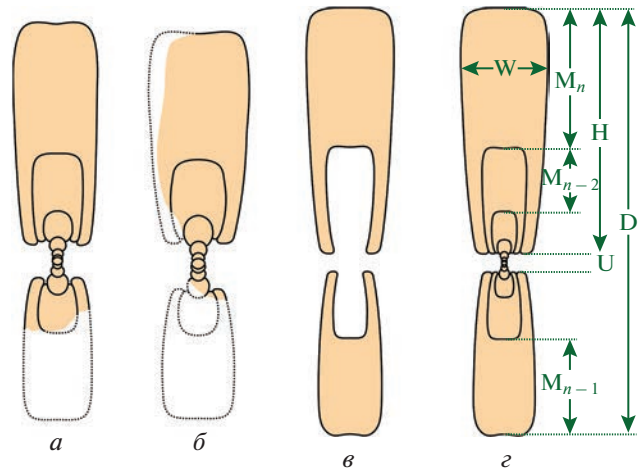


Рис. 2. Реконструкции поперечного сечения раковин *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev и основные измерения: а — экз. ИГАБМ, № 55/249а при $D = 26.0$ мм ($\times 2.0$); б — экз. ИГАБМ, № 55/629 при $D = 20.2$ мм ($\times 2.5$); в — внешний оборот экз. ИГАБМ, № 55/629, реконструированный по гипсовому слепку и отпечаткам раковины при $D = 56.0$ мм ($\times 1.0$); г — поперечное сечение (модель) при $D = 56.0$ мм ($\times 1.0$), построенное на основе расчетов средних значений и совмещения поперечных сечений экз. ИГАБМ, № 55/249а и ИГАБМ, № 55/629. Обозначения: D — диаметр раковины, W и H — ширина и высота оборота, U — диаметр умбо, M_n , M_{n-1} и M_{n-2} — медиальные высоты полуоборотов n , $n-1$ и $n-2$.

резко сужается и возрастает в высоту, приобретая широкоовальную форму и формируя умбо среднего размера.

На протяжении первых шести полуоборотов наблюдается сильное сужение раковины (уменьшение W/D от 1.0 до 0.36) и не столь значительное расширение умбо (от 0.23–0.34 до 0.4) (рис. 4). При этом на протяжении пятого и шестого полуоборотов (D 2.5–4.8 мм) раковина становится узкой и эволютной, с относительно широким и крайне неглубоким умбо. Сами обороты слабо объемлющие, их поперечное сечение имеет круглую форму. Аналогичные сечения характерны для рода *Eocanites* (Vöhringer, 1960; Korn, 1994), считающегося исходным таксоном в эволюционном развитии отряда Prolecanitida (Furnish et al., 2009). Пятый и шестой полуобороты, отнесенные в онтогенезе *N. andrianovi* к стадии «*Eocanites*» (рис. 5), по своей форме обособляются от менее эволютных и существенно более широких предыдущих полуоборотов. К концу стадии сечение оборота заметно вытягивается вдоль плоскости навивания, становясь высокоовальным.

Важное преобразование в форме раковины начинается с седьмого полуоборота (D ок. 5 мм): вентральная и боковые стороны уплощаются, а поперечное сечение оборота приобретает высокопрямоугольную форму. Сужение раковины за-

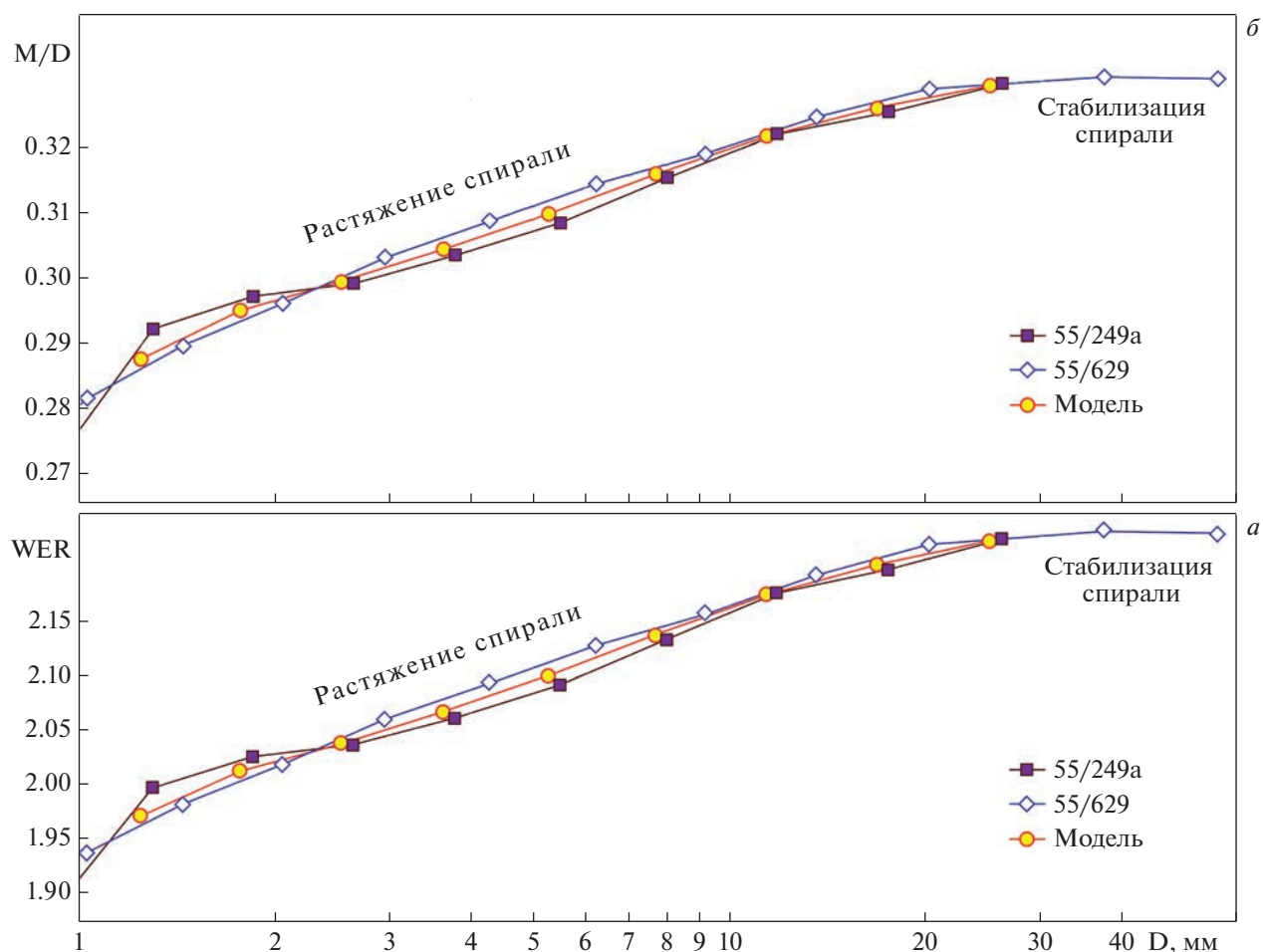


Рис. 3. Диаграммы изменения WER (a) и M/D (б) в онтогенезе *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev.

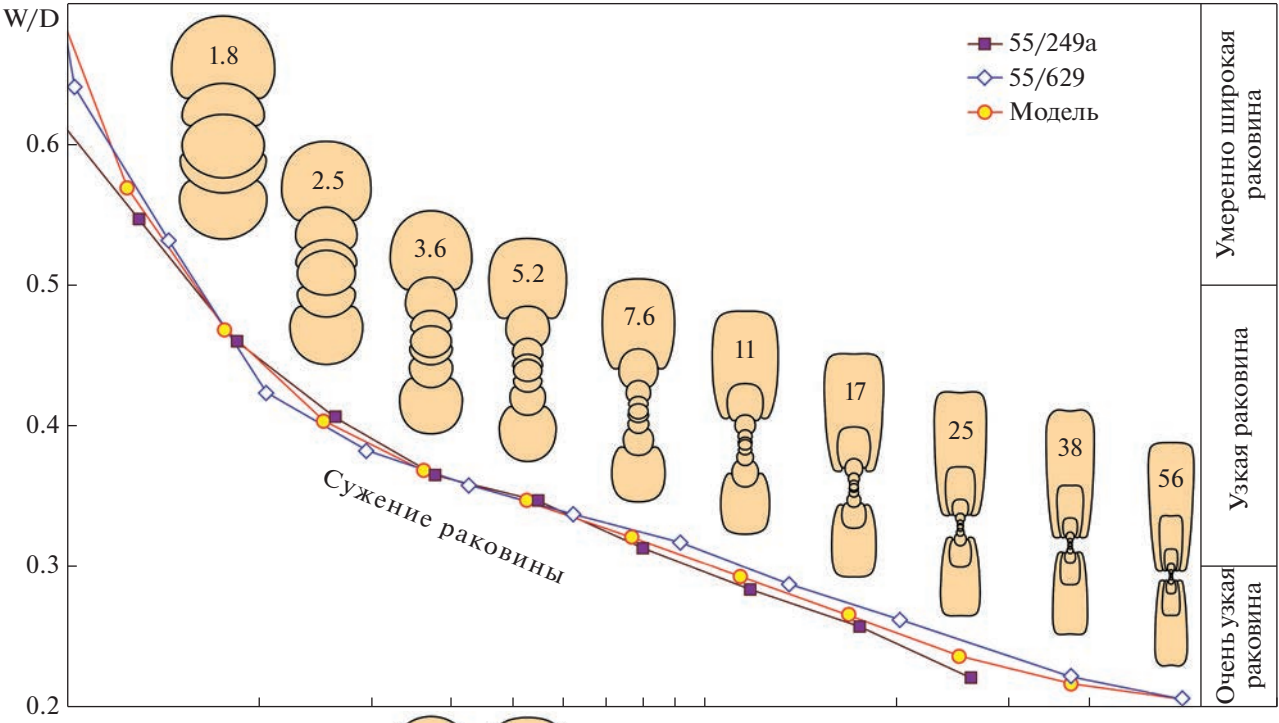
медляется, а расширение умбо сменяется сужением. Форма раковины на седьмом и в первой половине восьмого полуоборотов (D 5–8.5) в общих чертах близка к таковой типичного *Pronorites* (Nikolaeva, 2008, табл. 1, фиг. 5), с которым условно связывается новая стадия онтогенетического развития. Помимо общности в форме раковины с древними проноритами, у верхоянских неоудденитов проявляется отличительная черта — сжатость раковины в приумбональной части.

Со второй половины восьмого до начала десятого полуоборотов (D 9–18 мм) значительно усиливается объемлемость оборотов за счет сужения умбо: новый оборот закрывает предшествующий вначале наполовину, затем полностью, а в конце стадии нависает ниже умбонального шва предыдущего оборота. Платиконовая форма раковины в начале стадии близка к наиболее древнему виду рода *Prouddenites* — *P. primus* Miller из касимовского яруса Техаса (Руженцев, 1949, рис. 44, а). Подобно техасскому проуддениту, верхоянский неоудденит умеренно эволютный с сильно объ-

емлющими оборотами и слегка выпуклой уплощенной вентральной стороной. В середине девятого полуоборота вентральная сторона становится вогнутой, как у более молодых проудденитов (*P. terminalis*) из гжельских отложений Южного Урала (Руженцев, 1950, табл. II, фиг. 3, 4).

Завершающая стадия онтогенеза, приходящаяся на полуобороты 10–13 (D 19–56 мм), связана с формированием формы раковины, характерной для типового вида рода *Neouddenites*. Платиконовая раковина продолжает медленно сужаться, а умбо становится очень узким, приобретая цилиндрическую форму, поскольку его диаметр на последних оборотах почти не меняется. В начале стадии на относительно широкой вентральной стороне формируется неглубокая срединная борозда, которая к завершающей части онтогенеза (на последнем полуобороте) исчезает. Поперечное сечение на всей стадии, обозначенной как “*Neouddenites*” (см. рис. 5), имеет трапециевидную форму, сильно вытянутую в высоту, с наибольшей шириной возле вентролатерального

б



а

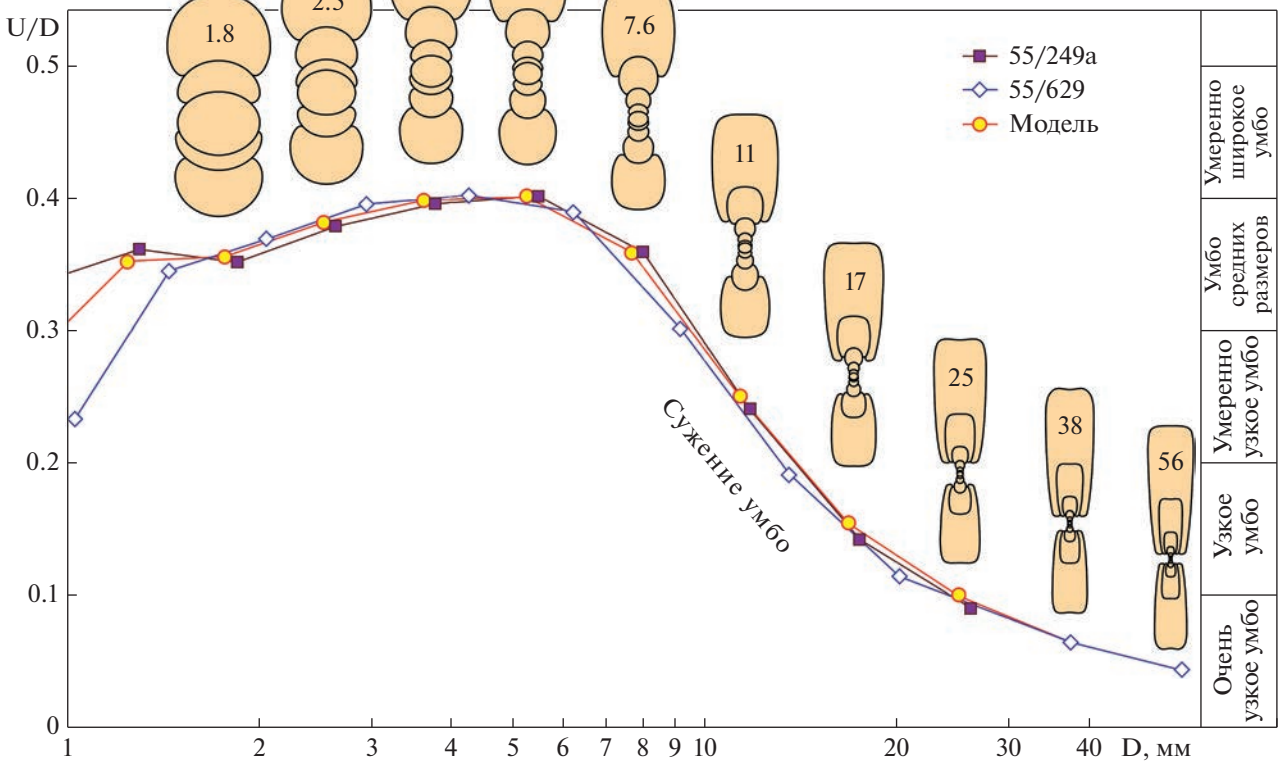


Рис. 4. Диаграммы изменения U/D (а) и W/D (б) в онтогенезе Neouddenites andrianovi Ruzhencev.

края. Здесь необходимо отметить, что форма сечения оборота типового вида Neouddenites для остальных раннепермских неоудденитов неха-

рактерна, поскольку их внешние обороты имеют отчетливые срединную и боковые борозды, разделенные хорошо выраженными вентролатераль-

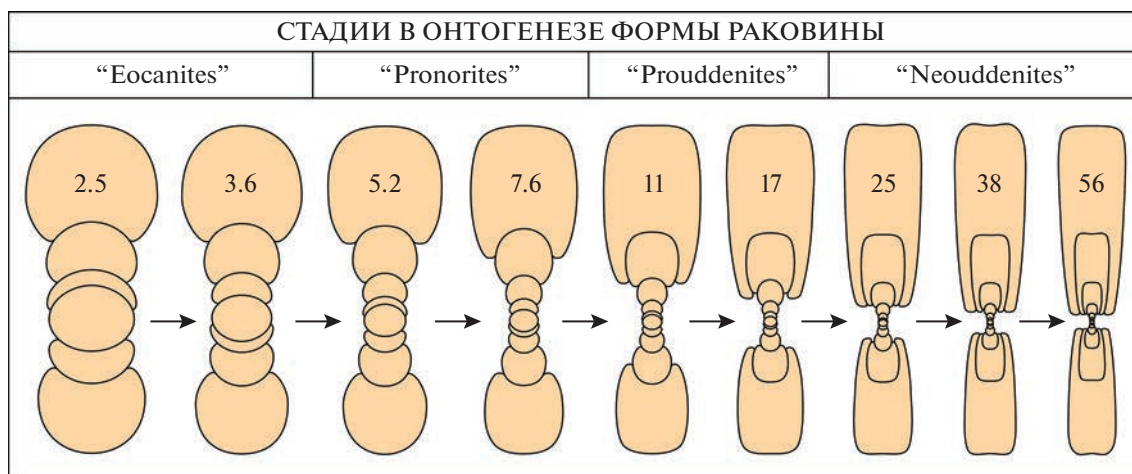


Рис. 5. Изменение поперечного сечения *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev в онтогенезе и стадии развития формы раковины. На сечениях показан диаметр раковины в мм.

ными валиками, подобно *Uddenites convexus* Ruzhencev из верхнего карбона Южного Урала (Руженцев, 1949, рис. 51).

ОБСУЖДЕНИЕ

Существуют резкие морфологические отличия *Neouddenites andrianovi* от всех остальных раннепермских представителей рода, в т.ч. и от *N. echien-sis* из артинского яруса Западного Верхоянья (Кутыгин, 2020), что требует отдельных объяснений.

Род *Neouddenites* в артинско–кунгурское время пережил хабахский кризис, приведший к почти полному исчезновению морских биот Верхоянского бассейна (Кутыгин, Рожин, 2015). С началом раннетумаринской трансгрессии, сменившей хабахскую регрессию, произошло восстановление верхоянского сообщества аммоноидей, которое сохранило лишь местные (арктические) таксоны парагастриоцератид (*Tumaroceras* и *Paratumaroceras*) и удденитин (*Neouddenites*) (Kutygin, 2006). В то время сообщество пополнилось лишь одним экзотическим элементом — монголоцератидами рода *Biarmiceras* (Леонова и др., 2005). Не исключено, что именно “хабахский стресс” привел к существенному упрощению формы раковины верхоянских неоудденитов — утрате боковых борозд и вентролатеральных валиков.

Возникает парадокс, касающийся таксономических признаков рода. Принято считать, что важной характерной чертой неоудденитов является сложное поперечное сечение внешних оборотов со срединной и боковыми бороздами и выдающимися вентролатеральными валиками (Furnish et al., 2009). Это неудивительно, поскольку такую форму имеют все известные неоуддениты из нижней перми Монголии, Оломонского массива, Северной Америки и артинского яруса Вер-

хоянья. *Neouddenites andrianovi* этим признаком не обладает ни на внешних оборотах, ни на более ранних стадиях онтогенеза. Если отталкиваться от характеристики типового вида, то в качестве диагноза рода *Neouddenites* приоритетной должна быть простая форма раковины с трапециевидным, сильно вытянутым вверх поперечным сечением с наибольшей шириной в вентролатеральной части. Возможно, неоудденитов с боковыми бороздами и вентролатеральными валиками, напоминающих позднекаменноугольного *Uddenites convexus* Ruzhencev, следует рассматривать в качестве отдельного рода или подрода, но для этого требуется гораздо больше материала лучшей сохранности.

Интересно отметить, что среднепермские *Neouddenites*, известные только в казанских отложениях Волго-Уральского региона (Barskov et al., 2014, табл. 1, фиг. 1, 2), также обладают простой трапециевидной формой сечения оборота без отчетливых боковых борозд и вентролатеральных валиков. Поскольку среди кунгурских неоудденитов подобное сечение оборота характерно лишь для верхоянского *N. andrianovi*, можно предположить, что последний вид являлся предковым для волго-уральских неоудденитов.

ВЫВОДЫ

Реконструкция поперечных сечений двух экземпляров типового вида *Neouddenites andrianovi* Ruzhencev, 1961 из кунгурского яруса Западного Верхоянья позволила выявить особенности онтогенетического развития его формы раковины. Для него характерно медленное растяжение медиальной спирали (M/D увеличивается от 0.27 до 0.33), которое прекращается лишь на последнем обороте. Раковина в онтогенезе изменяется от

очень широкой на первом обороте до очень узкой на последнем (непрерывно уменьшается W/D). Умбо в начале индивидуального развития моллюска незначительно расширяется, благодаря чему раковина становится эволютной. В дальнейшем умбо интенсивно сужается, и на последних оборотах раковина становится совершенно инволютной. В онтогенезе наблюдаются существенные изменения в форме поперечного сечения оборотов, а также степени объемлемости, что позволяет для полуоборотов 5–13 выделить четыре последовательных стадии развития: “Eo-canites” → “Pronorites” → “Prouddenites” → → “Neouddenites”, каждая из которых обладает специфическими особенностями формы раковины.

Выражаю искреннюю благодарность Т.Б. Леоновой и С.В. Николаевой (ПИН РАН) за ценные замечания. Палеонтологические исследования выполнены по госзаданию ИГАБМ СО РАН (FUEM-2019-0002); биостратиграфическое обоснование проведено за счет гранта Российского научного фонда № 22-77-10028, <https://rscf.ru/project/22-77-10028/>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреанов В.Н. Верхнепалеозойские отложения Западного Верхоянья. М.: Наука, 1966. 133 с.
- Андреанов В.Н. Пермские и некоторые каменноугольные аммоноидеи северо-востока Азии. Новосибирск: Наука, 1985. 180 с.
- Богословская М.Ф. Класс Cephalopoda // Пермские беспозвоночные Южной Монголии. М.: Наука, 1991. С. 139–141.
- Захаров Ю.Д. Онтогенез пермских Pronoritidae и Medlicottiidae и проблема происхождения цератитов // Систематика и эволюция беспозвоночных Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 23–40.
- Кутигин Р.В. Методика изучения формы раковин аммоноидей на примере пермских гониатитов северо-востока Азии // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. М.: ПИН РАН, 2006а. С. 96–98.
- Кутигин Р.В. Особенности внешней формы протоконов и аммонителл пермских гониатитов Северо-Востока Азии // Отечеств. геология. 2006б. № 5. С. 105–109.
- Кутигин Р.В. Методика изучения формы медиальной спирали аммоноидей // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Вып. 2. М.: ПИН РАН, 2009. С. 127–130.
- Кутигин Р.В. Пермские аммоноидеи семейства Medlicottiidae в Верхоянье // Палеонтол. журн. 2020. № 6. С. 13–25.
- Кутигин Р.В., Князев В.Г. Об онтогенезе позднеокеанского вида аммонитов *Amoeboeceras transitorium* Spath, 1935 // Золотой век российской малакологии. Сб. трудов Всеросс. науч. конф. М., Саратов: ПИН РАН, СГТУ, “Кузница рекламы”, 2016. С. 153–158.
- Кутигин Р.В., Князев В.Г. Особенности онтогенетического развития формы раковин ранних представителей позднеюрского рода *Amoeboeceras* (Ammonoidea) // Наука и образование. 2017. № 1. С. 20–28.
- Кутигин Р.В., Рожин С.С. Основные этапы и события в истории развития биот Верхоянского бассейна пермского периода // Разведка и охрана недр. 2015. № 11. С. 9–12.
- Леонова Т.Б. Онтофилогенетические исследования палеозойских аммоноидей // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. № 2. С. 237–248.
- Леонова Т.Б., Кутигин Р.В., Шиловский О.П. Новые данные о составе и развитии пермского надсемейства *Poranocerataceae* (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2005. № 5. С. 20–29.
- Михайлова И.А. Методика онтогенетического изучения аммоноидей // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1982. Т. 57. Вып. 3. С. 107–114.
- Решения Третьего межведомственного регионального стратиграфического совещания по докембрию, палеозою и мезозою северо-востока России / Ред. Корень Т.Н., Котляр Г.В. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2009. 268 с.
- Руженцев В.Е. Систематика и эволюция семейств *Pronoritidae* Frech и *Medlicottiidae* Karpinsky. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 206 с.
- Руженцев В.Е. Верхнекаменноугольные аммониты Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 220 с.
- Руженцев В.Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 331 с.
- Руженцев В.Е. Первые аммоноидеи из пермских отложений Верхоянья // Палеонтол. журн. 1961. № 2. С. 50–63.
- Шульга-Нестеренко М.И. О спиралях артинских аммонитов // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1925. Т. 3. № 1–2. С. 124–146.
- Barskov I.S., Leonova T.B., Shilovsky O.P. Middle Permian cephalopods of the Volga–Ural Region // Paleontol. J. 2014. V. 48. № 13. P. 1331–1414.
- Budnikov I.V., Kutygin R.V., Shi G.R. et al. Permian stratigraphy and paleogeography of Central Siberia (Angaraland) – A review // J. Asian Earth Sci. 2020. V. 196. P. 1–21.
- Furnish W.M., Glenister B.F., Kullmann J., Zhou Z. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt L. Mollusca 4. Revised. V. 2. Carboniferous and Permian Ammonoidea (Goniatitida and Prolecanitida). Lawrence, Kansas: Univ. Kansas, Paleontol. Inst., 2009. 258 p.
- Klug C. Life-cycles of some Devonian ammonoids // Lethaia. 2001. V. 34. № 3. P. 215–233.
- Korn D. Devonische und karbonische Prionoceraten (Cephalopoda, Ammonoidea) aus dem Rheinischen Schiefergebirge // Geol. und Paläontol. in Westfalen. 1994. Bd 30. S. 1–85.
- Korn D. Morphospace occupation of ammonoids over the Devonian–Carboniferous boundary // Paläontol. Z. 2000. V. 74. № 3. P. 247–257.
- Kutygin R.V. Permian ammonoid associations of the Verkhoyansk Region, Northeast Russia // J. Asian Earth Sci. 2006. V. 26. № 3–4. P. 243–257.

Leonova T.B. Permian ammonoids: Classification and phylogeny // *Paleontol. J.* 2002. V. 36. Suppl. 1. P. S1–S114.

Moseley H. On the geometrical forms of turbinated and discoid shells // *Phil. Trans. R. Soc. London.* 1838. Pt 2. P. 351–370.

Nassichuk W.W., Furnish W.M., Glenister B.F. The Permian ammonoids of Arctic Canada // *Geol. Surv. Canada.* 1965. Bull. 131. P. 1–56.

Naumann C.F. Ueber die Spiralen der Ammoniten // *Annalen der Physik.* 1840. Bd 60. № 10. S. 245–259.

Naumann C.F. Ueber die Spiralen der Conchylien // *Abh. bei Begründ. d. Kön. Sächs. Gesell. d. Wiss. Leipzig,* 1846. S. 151–196.

Nikolaeva S.V. The Carboniferous ammonoids from the Gilbertson Collection described by John Phillips // *Palaeontogr. Soc. Monogr.* 2008. Publ. № 626. P. 1–70.

Raup D.M. Geometric analysis of shell coiling: General problems // *J. Paleontol.* 1966. V. 40. № 5. P. 1178–1190.

Vöhringer E. Die Goniatiten der unterkarbonischen Gattendorfia-Stufe im Hönnetal (Sauerland) // *Fortschr. Geol. Rheinland und Westfalen.* 1960. Bd 3. № 1. S. 107–196.

Shell Ontogeny of the Type Species of the Genus *Neouddenites* (Ammonoidea, Medlicottiidae) from the Kungurian of Western Verkhoyanie

R. V. Kutugin

Diamond and Precious Metal Geology Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677000 Russia

Reconstructions of the cross sections of two specimens of the type species of *Neouddenites*, *N. andrianovi* Ruzhencev from the Kungurian of Western Verkhoyanie revealed features of its ontogenetic development. The species is characterized by slow extension of the medial spiral, which only stops at the last whorl. The shell shape continuously changes from very wide at the first whorl to very narrow at the last whorl. The umbilicus at the beginning of ontogeny expands slightly, making the shell evolute. The umbilicus then strongly narrows, and at the last whorls the shell acquires a completely involute shape. Significant changes in the shape of the whorl cross section are observed throughout ontogeny allowing recognition of four successive stages, designated as “*Eocanites*”, “*Pronorites*”, “*Prouddenites*”, and “*Neouddenites*”. *Neouddenites andrianovi* was found to lack lateral grooves and ventrolateral ridges, previously considered to be diagnostic characters of the genus *Neouddenites*.

Keywords: ammonoids, prolecanitids, *Neouddenites*, ontogeny, morphology, Permian, Verkhoyanie

УДК 56.016:565.32:551.761.1(470.56)

ПЕРВАЯ НАХОДКА СЛЕДОВ АРТРОПОД В НИЖНЕМ ТРИАСЕ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ (НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ МАНСУРОВО, ОРЕНБУРГСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2023 г. А. В. Ульяхин^а, *, А. Г. Сенников^а, **, И. В. Новиков^а, ***

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

*e-mail: ulyakhin@paleo.ru

**e-mail: sennikov@paleo.ru

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

Поступила в редакцию 29.12.2022 г.

После доработки 03.04.2023 г.

Принята к публикации 03.04.2023 г.

Приводится описание следовых дорожек из гостевской свиты нижнего триаса местонахождения Мансурово Оренбургской обл., представленных противоотпечатками на подошве песчаника с рябью течения. Ихнологическая характеристика треков и отдельных отпечатков демонстрирует их сходство с ихновидом *Diplichnites triassicus* (Link, 1943), широко распространенным в речных и озерных отложениях карбона–триаса Европы и Северной Америки. Для *D. triassicus* наиболее вероятен передвигавшийся в водной среде слеодообразователь из группы жаброногих артропод *Notostraca*. В качестве слеконосителя, скорее всего, выступал микробиальный мат, развитый на поверхности песчаного субстрата, а последующее сохранение и захоронение следов артропод происходило при непосредственном участии микробиального сообщества.

Ключевые слова: членистоногие, *Notostraca*, нижний триас, Общий Сырт, ихнофоссилии, следовые дорожки, микробиальный мат

DOI: 10.31857/S0031031X23050100, **EDN:** IFQLRC

ВВЕДЕНИЕ

Нижнетриасовые отложения Восточной Европы представлены преимущественно континентальными фациями, хорошо охарактеризованными остатками рыб, тетрапод, конхостраками, остракодами и спорово-пыльцевыми комплексами. Ведущую роль при расчленении, корреляции и датировке этих отложений играют остатки наземных позвоночных (прежде всего, темносpondильных амфибий). Они позволяют непосредственно сопоставить вмещающие отложения со стандартной (морской) стратиграфической шкалой, благодаря присутствию отдельных характерных родов амфибий в прибрежно-морских отложениях других регионов совместно с фауной аммонитов (Shishkin et al., 2000; Новиков, 2018). Так, данные по раннетриасовым позвоночным позволили выделить в нижнем триасе Восточно-Европейской платформы семь последовательных горизонтов (снизу вверх): вохминский, заплавненский, рыббинский, слудкинский, устьмыльский, федоровский и гамский, при этом вохминский горизонт сопоставляется с нижним индом, заплавненский — с верхним индом, рыббинский, слудкинский и устьмыльский горизонты — с ниж-

ним оленеком, а федоровский и гамский — с верхним оленеком (Новиков, 2018).

Гостевская свита Общего Сырта (нижнеолёкский подъярус, устьмыльский горизонт) характеризуется своеобразной литологией. Тетраподное сообщество времени ее формирования представляет собой важный этап в развитии фауны амфибий и рептилий в раннем триасе. Поскольку нам известно лишь небольшое число обнажений этой свиты, открытие новых местонахождений позвоночных, приуроченных к ней, имеет большое значение.

Так, в 2016 г. новое местонахождение раннетриасовых тетрапод было открыто в Первомайском р-не Оренбургской обл. у пос. Мансурово палеонтологом-любителем из г. Бузулук В.В. Константиновым, о чем он сообщил сотрудникам лаборатории палеогерпетологии Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН). В 2017 г. это местонахождение вместе с его первооткрывателем посетили сотрудники ПИН РАН А.Г. Сенников и И.В. Новиков, которые, помимо остатков тетрапод, обнаружили здесь многочисленные ихнофоссилии и начали детальные исследования. Данный случай — один из ярких примеров

плодотворного взаимодействия и сотрудничества любителей и специалистов-палеонтологов, когда новая ценная информация и новые уникальные палеонтологические образцы сохраняются и становятся достоянием науки. С этого времени местонахождение Мансурово интенсивно изучалось регулярными экспедициями ПИН РАН, в т.ч. совместно с членами Самарского палеонтологического общества. Результатом этих исследований явилось открытие здесь в 2021 г. следов артропод, описываемых ниже.

Местонахождение Мансурово расположено в карьере в 1.5 км на север-северо-восток от одноименного поселка. Вскрытые здесь отложения относятся к гостевской свите устьмыльского горизонта и по своей литологии типичны для данной свиты. В местонахождении обнаружены элементы характерного для этого горизонта комплекса тетрапод (группировки *Wetlugasaurus malachovi* фауны *Wetlugasaurus*): темносpondильные амфибии *Wetlugasaurus cf. malachovi* и *Angusaurus sp.*, текодонт *Tsylmosuchus sp.* и пролацертилия *Microcnemus sp.*, приуроченные к песчанникам и конгломератам.

В пермских и триасовых континентальных отложениях Европейской России ихнофоссилии редки и до сих пор недостаточно изучены. Поэтому наиболее интересная, уникальная особенность рассматриваемого местонахождения — присутствие большого их числа. В первую очередь следует отметить открытие следов архозавроморф — *Rhynchosauroides isp.* и следов хиротериид, впервые найденных в Восточной Европе. Обнаруженные ихнофоссилии представлены как следами хождения, так и следами плавания. Среди следов беспозвоночных, помимо следовых дорожек артропод, также обнаружены следы ползания и зарывания, в том числе *Taenidium isp.*, *Rhizocorallium isp.* и другие.

Мы выражаем искреннюю признательность и благодарность В.В. Константинову, первооткрывателю местонахождения Мансурово, а также Е.А. Сенниковой, благодаря работе которой по координации связей любителей и специалистов на форуме сайта ПИН РАН данное открытие стало достоянием науки. Мы также благодарим Р.А. Гунчина, Ю.В. Зенину и других членов Самарского палеонтологического об-ва за участие и помощь в изучении данного местонахождения. Особую благодарность приносим “Оренбург-энерго”, благодаря технической и организационной поддержке которого стало возможным проведение экспедиций для исследования местонахождения Мансурово. Авторы благодарны сотрудникам ПИН РАН В.К. Голубеву, А.Г. Пономаренко, А.П. Расницыну, Д.Е. Щербакову, Д.С. Копылову, Д.В. Василенко, А.С. Башкуеву за консультации при подготовке работы,

А.С. Фелькер за фотосъемку материала, а также сотруднику каф. литологии РГУ нефти и газа им. И.М. Губкина (РГУНиГ) А.С. Рахматуллиной за предоставление доступа к микроскопному оборудованию.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-05-00092.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили ихнофоссилии, обнаруженные на подошве крупного блока песчаника из отвалов местонахождения Мансурово. Два небольших фрагмента породы с противоотпечатками следов артропод наилучшей сохранности были исследованы в ПИН РАН (экз. ПИН, №№ 5880/1, 2). Для описания морфологии ихнофоссилий оценивалась форма отдельно взятых противоотпечатков, а также морфология треков. Для рассмотрения морфологии отдельных противоотпечатков и состоящих из них треков по оригинальному материалу (треки №№ 1, 2, 7–9) были использованы следующие морфометрические параметры (рис. 1): длина отдельного противоотпечатка по длинной оси (L1), длина противоотпечатка по короткой оси (L2), расстояние между центрами соседних противоотпечатков по оси трека (L3), максимальное (L4) и минимальное (L5) расстояние между отдельными противоотпечатками соседних (параллельных) треков, высота отдельного противоотпечатка (H). Процентное соотношение типов отпечатков также учтено для оригинального материала. В целях установления геометрических особенностей парных треков и их сопоставления между собой строились линейные модели — расположенные друг напротив друга отдельные противоотпечатки соединялись отрезками, последовательность из которых оценивалась по изменению их длины, а также параллельности. Для уточнения литотипа породы с ихнофоссилиями и ее генезиса проводилось как литологическое макроописание породы, так и описание специально изготовленного петрографического шлифа.

Ихнофоссилии изучались с использованием стереоскопического микроскопа Микромед МС-4-ZOOM LED. Петрографический шлиф изучался на каф. литологии РГУНиГ в поляризованном свете с использованием оптического микроскопа Axio Imager.A2m. Общие изображения ихнофоссилий, а также отдельных треков были получены с помощью камер CanonEOS 77D и Leica DFC425, изображения шлифа — с помощью камеры AxioCam HRc. Обработка изображений осуществлялась с применением программного обеспечения Corel DRAW.

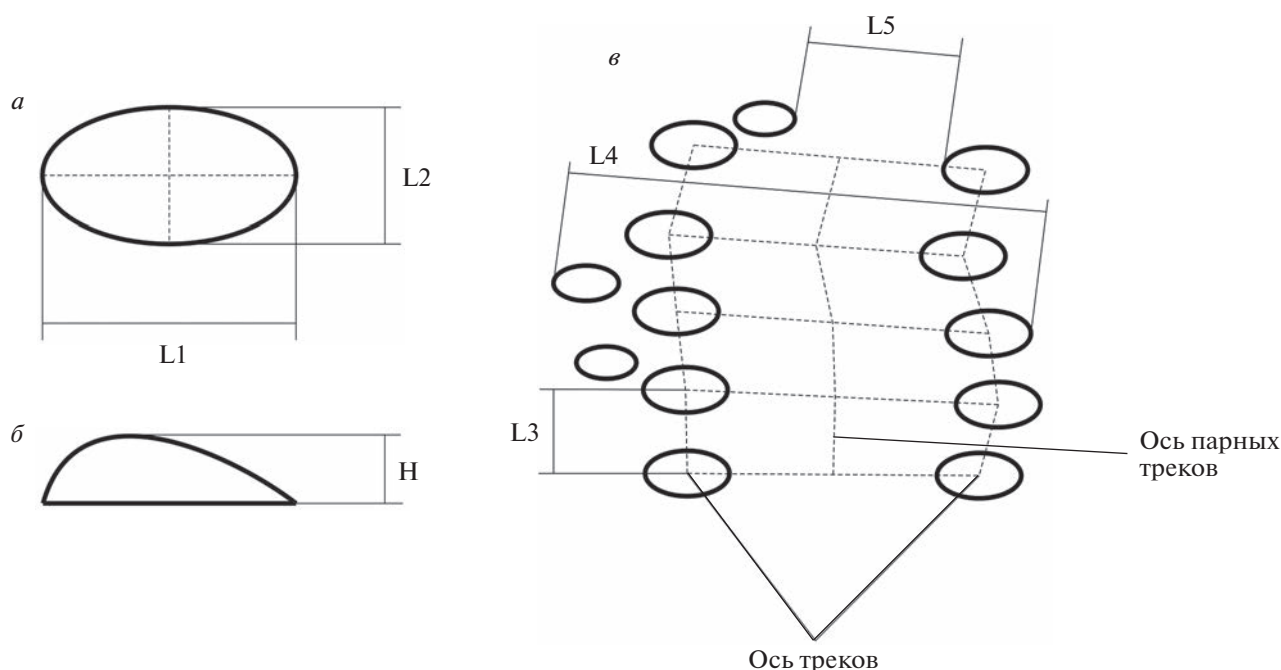


Рис. 1. Основные морфометрические показатели отдельных отпечатков при виде сверху (а) и виде сбоку (б), а также трек (в).

ГЕОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Общая характеристика разреза. В разрезе Мансурово выделяются три различающиеся по литологии пачки (снизу вверх) (рис. 2):

1) Красновато-бурые алевроитистые глины с прослоями зеленовато-серых и голубовато-серых рыхлых алевролитов и песчаников (видимая мощность до 6 м).

2) Светло-серые и желтовато-серые рыхлые горизонтально-слоистые, косослоистые, полого-волнисто-слоистые и неясно-слоистые песчаники с редкими прослоями серых глин, линзами конгломератов невыдержанной мощности до 0.5–1 м, приуроченных по мощности к центральной и подошвенной частям песчаного тела, с уплощенной глинистой и песчанистой галькой и прослоями более плотных песчаников; нижняя граница четкая неровная (мощностью до 9 м).

3) Желтовато-серые, серые и пестрые рыхлые глины и алевролиты, местами песчанистые (видимая мощность до 3 м).

Первая и третья пачки имеют, вероятно, пойменный генезис, в то время как вторая — русловой и, отчасти, местами, прирусловой.

Литологическая характеристика породы с ихнофоссилиями. На гладкой подошве крупного блока песчаника с редкими железистыми включениями в виде уплощенных округлых бляшек диаметром до 15 мм выделены напластовые текстуры, представленные знаками ряби (рис. 3, а). Для ряби характерны простые формы с округлыми сглаженными вершинами валиков. Валики слабоизогну-

тые, широкие и асимметричные. Расстояние между вершинами соседних валиков (впадины на подошве слоя) составляет 160–170 мм, высота валиков 15–17 мм, индекс высоты ряби равен 10, индекс асимметрии валиков — 5.5. Азимутальное направление потока ввиду не инсита залегания установить невозможно. Местами валики в центральной и краевой частях осложнены морщинистой текстурой (рис. 3, б).

В шлифе (рис. 3, в–е) обломочная часть занимает около 60% от площади шлифа. Распределение обломков равномерное. Размер обломков — 0.05–0.15 мм; преобладание — 0.1 мм. Обломки преимущественно удлиненной, реже изометричной и резкоудлиненной формы; по степени окатанности — большей частью полуокатанные, в меньшей степени — окатанные и угловатые, хорошо отсортированные. По минеральному составу обломочная часть представлена в основном кварцем и реже слюдами. Слюдистый материал представлен зернами длиной 0.1–0.5 мм, составляет около 5% от площади шлифа, распределен неравномерно, ориентирован преимущественно в одном направлении, формирует волнистую неясную микрослоистость (рис. 3, в).

Форменные элементы представлены микробиальными образованиями карбонатными, микророзернистыми, сгустково-комковатой структуры, без выраженной микрослоистости: фрагмент пленки длиной 6 мм и толщиной 0.2 мм (рис. 3, в), лента на поверхности напластования (подошва слоя) толщиной до 0.8 мм (рис. 3, д). Микробиальная лента осложнена углеродистыми включе-

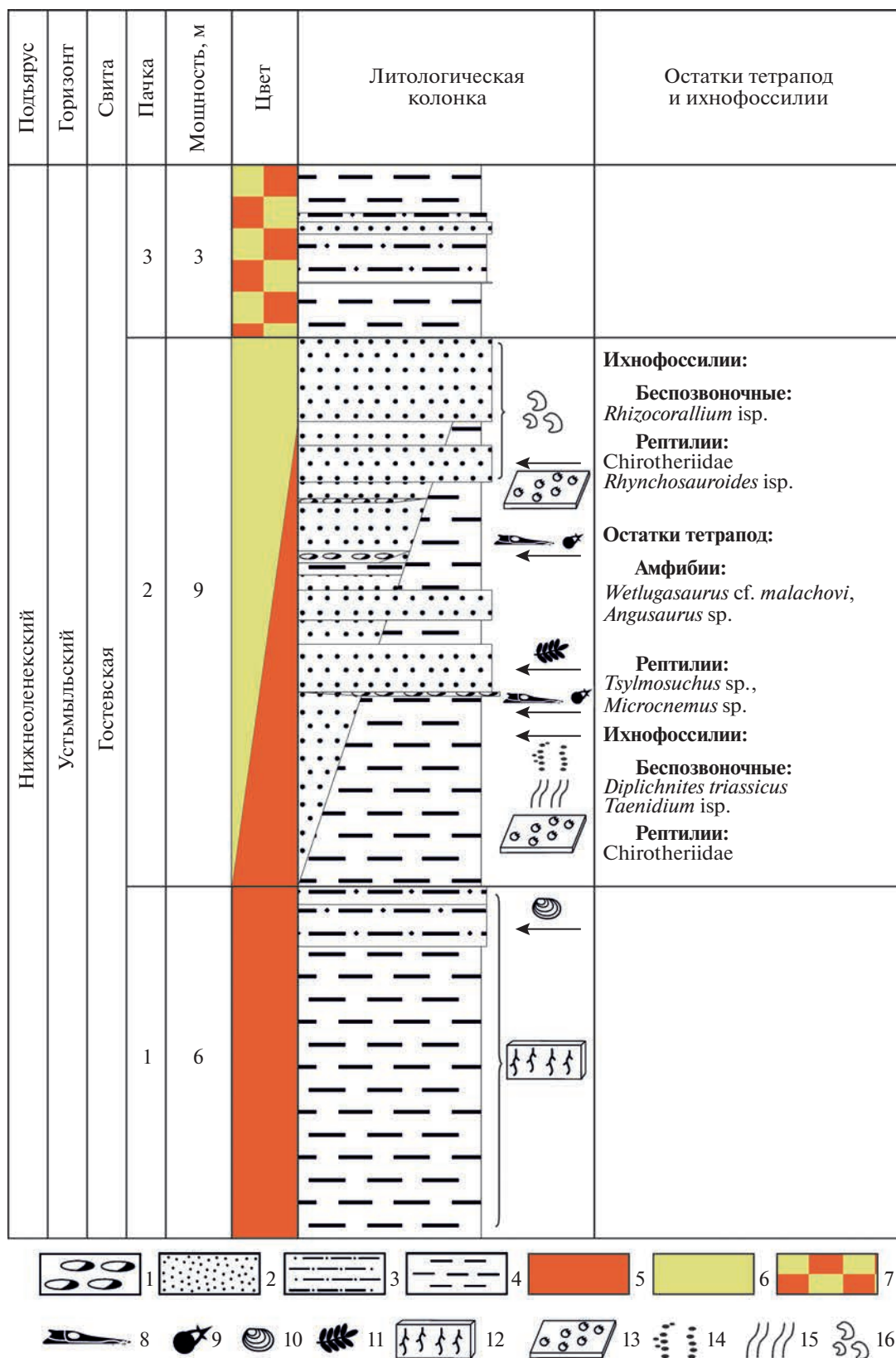


Рис. 2. Сводная литолого-стратиграфическая колонка разреза Мансурово. Обозначения: 1 — конгломерат; 2 — песчаник; 3 — алевролит; 4 — глина; 5 — красновато-бурые, зеленовато- и голубовато-серые породы; 6 — светло- и желтовато-серые породы; 7 — желтовато-серые, серые и пестрые породы; 8 — остатки амфибий; 9 — остатки рептилий; 10 — остатки конхострак; 11 — остатки растений; 12 — остатки корней; 13 — следы *Chirotheriidae* и *Rhynchosauroides* isp.; 14 — следы *Diplichnites triassicus*; 15 — следы *Taenidium* isp.; 16 — следы *Rhizocorallium* isp.

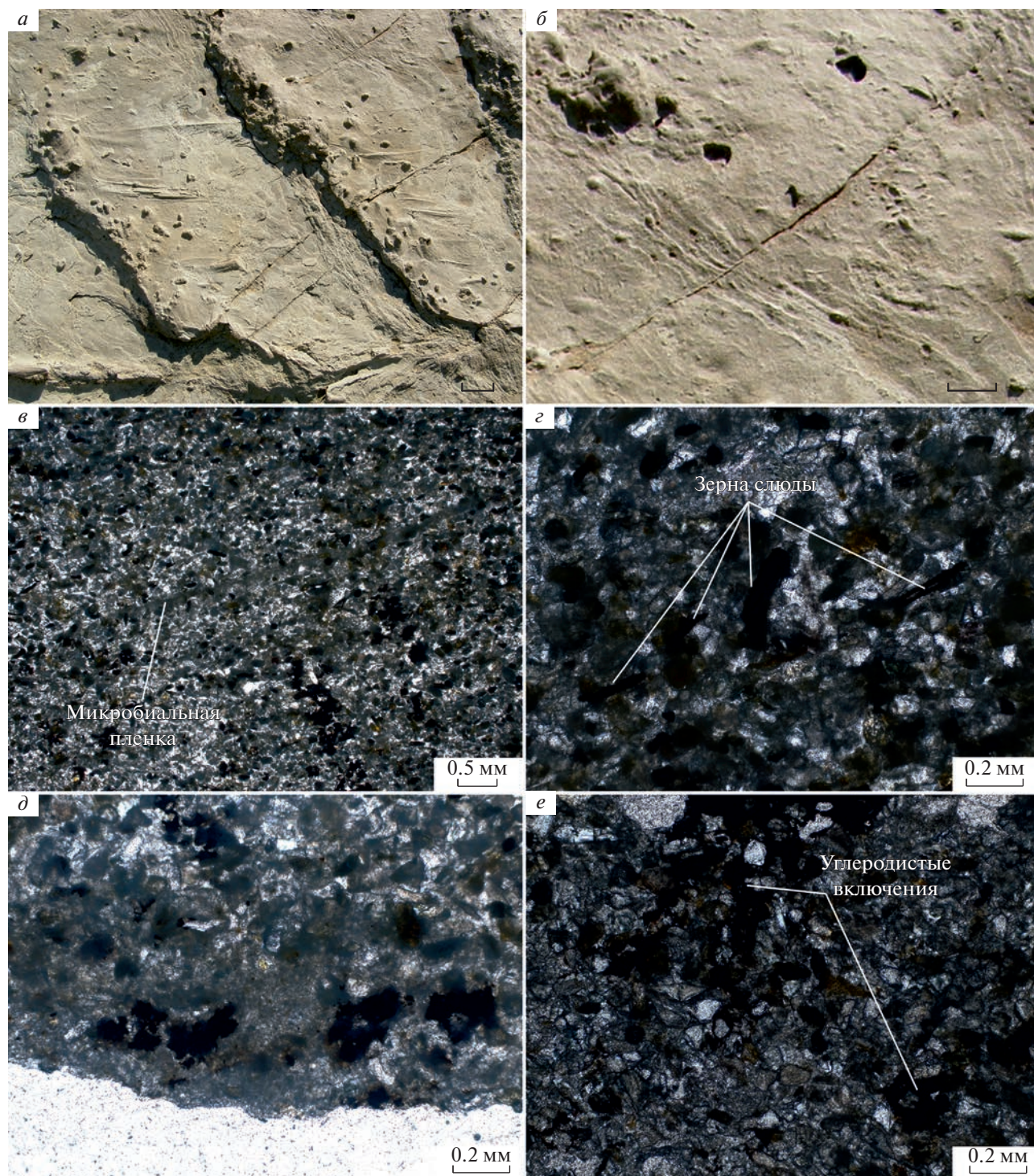


Рис. 3. Макро- и микролитологические особенности песчаника со следами артропод: *a* — знаки ряби течения с треками артропод, бугорками (следы питания или зарывания беспозвоночных), следами плавания хиротериид и морщинистыми микробными структурами; *б* — морщинистая микробная структура с расположенными рядом треками артропод; *в* — фото шлифа (без анализатора) с увеличением 2.5×; *г* — фото шлифа (без анализатора) с увеличением 10×; *д* — фрагмент микробной пленки на подошве песчаника (без анализатора); *е* — углеродистые микробные включения в песчанике (без анализатора). Длина масштабной линейки для фиг. *a* — 20 мм, *б* — 10 мм.

ниями сложной формы, размером до 0.2 мм. Также углеродистые включения размером до 5 мм встречаются в обломочной части у подошвы слоя,

где они занимают поровое пространство с формированием каемок вокруг кварцевых зерен (рис. 3, *е*). Цементирующая часть составляет око-

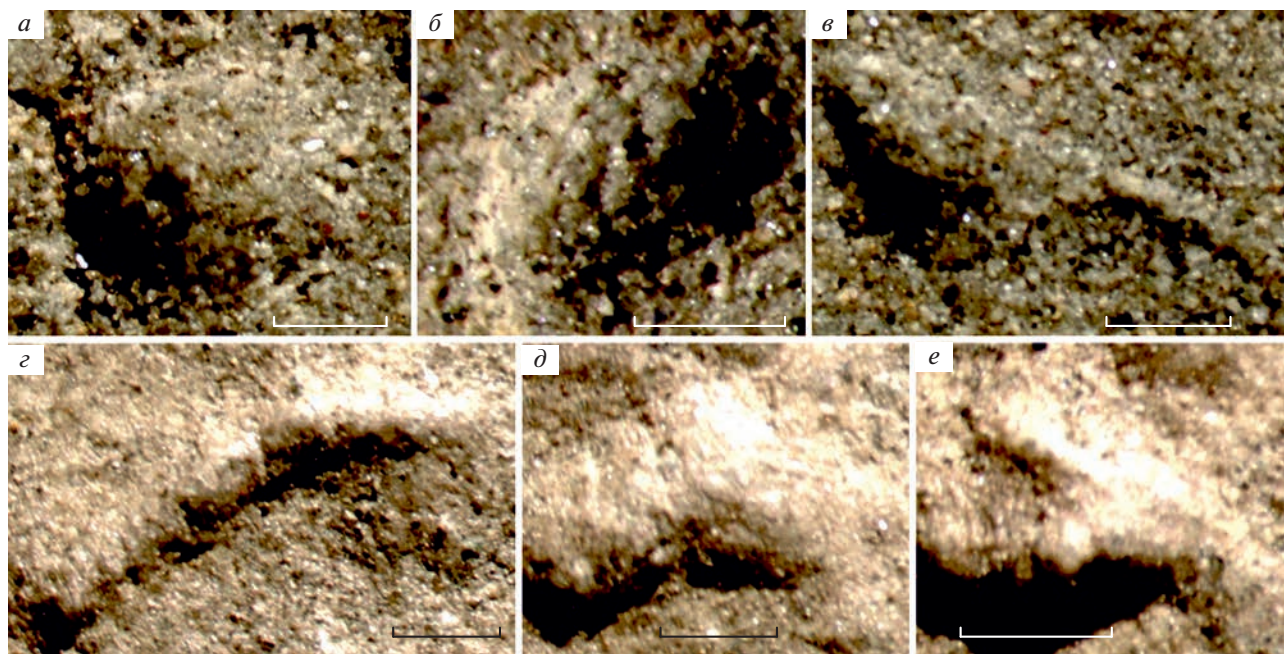


Рис. 4. Морфотипы отдельных отпечатков следовых дорожек *Diplichnites triassicus*: *a* — округлые, *б* — овальные, *в* — овальные с дугообразным продолжением, *г* — дугообразные, *д* — топовидные, *е* — двучленистые. Длина масштабной линейки 1 мм.

ло 40% площади шлифа. Цемент базальный и поровый, равномерный, сплошной микрозернистой структуры. По минеральному составу преобладает кальцитовый цемент.

С учетом микролитологической характеристики порода с ихнофоссилиями представлена песчаником мелкозернистым, олигомиктовым, с карбонатным цементом базального и порового типа микрозернистой структуры.

Положение породы с ихнофоссилиями в разрезе. Обнаруженный блок песчаника со следами артропод находился на подстилающих желтовато-серых песчаниках, среднезернистых, косослоистых, малой крепости, с глинистой галькой желтовато-бурой, уплотненной. Рассматриваемые породы соответствуют нижней части второй, “песчаной” пачки. Высокое содержание в образце породы с ихнофоссилиями слюдястого материала с учетом ее структурно-текстурных особенностей соответствует практически основанию упомянутой пачки.

ОПИСАНИЕ ИХНОФОССИЛИЙ

На описываемом блоке песчаника присутствуют в виде противоотпечатков следовые дорожки артропод, продольные линейные противоотпечатки пальцев плывущего хиротериида (которым будет посвящена следующая статья), а также многочисленные небольшие бугорки — противоотпечатки следов питания или зарывания беспозвоночных.

Отдельные противоотпечатки конечностей артропод. Единичные противоотпечатки размером 1.5–5 мм (чаще 2 мм) по длинной оси (L1) и 0.5–2 мм (чаще 1 мм) по короткой оси (L2), имеющие в большинстве случаев форму нормального овала. Высота противоотпечатков (H) не превышает 1/3 длины по длинной оси. Всего было выделено шесть морфотипов противоотпечатков (рис. 4): 1) округлые (составляющие 20% от всех найденных отпечатков) (рис. 4, *a*); 2) овальные (в т.ч. сильно вытянутые) — 55% (рис. 4, *б*); 3) овальные с дугообразным продолжением — 2% (рис. 4, *в*); 4) дугообразные — 13% (рис. 4, *г*); 5) топовидные — 8% (рис. 4, *д*); 6) двучленистые — 2% (рис. 4, *е*).

Треки артропод. Выделенные треки (рис. 5, *в–д*; 6) числом 11 довольно короткие, длиной от 7 до 45 мм. Треки прямые или слабоизогнутые, как единичные, так и двойные (параллельны друг другу). Отдельные противоотпечатки в пределах трека/парных треков образуют ряд с числом от 5 до 16 (5 — 2 шт., 6 — 2 шт., 8 — 3 шт., 10 — 2 шт., 12 — 1 шт., 16 — 1 шт.), выстраиваются в прямую, дугообразную или волнистую линию. Стоит отметить, что некоторые треки осложнены дополнительными противоотпечатками, обычно меньшего размера, расположенными чаще на одной линии вместе с парными противоотпечатками. Единичные вытянутые противоотпечатки ориентированы по основной осью в основном субперпендикулярно по отношению к оси трека. Расстояние между соседними противоотпечатками (L3) составляет 1.5–5.5 мм, 78% измеренных $L3 \leq 3$ мм, среднее

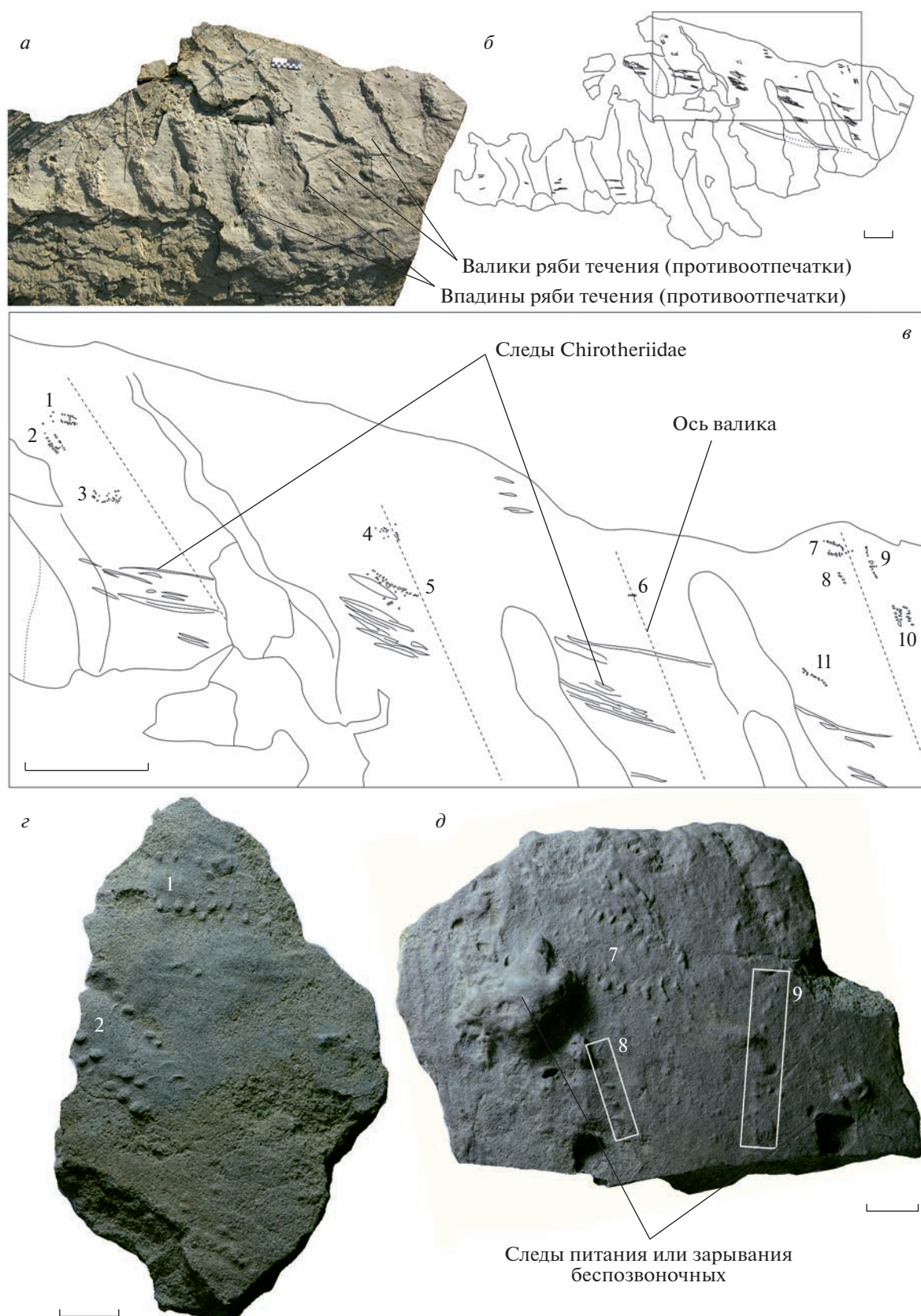


Рис. 5. Ихнофоссилии местонахождения Мансурово: а — блок песчаника из отвалов местонахождения Мансурово; б — прорисовка сохранившихся участков подошвы; в — увеличенный фрагмент подошвы песчаника с указанием всех обнаруженных трек артропод (№№ 1–11), а также следов плавания хиротерида в виде параллельной штриховки; г — фото трек №№ 1 и 2 (экз. ПИН, № 5880/1); д — фото трек №№ 7–9 (экз. ПИН, № 5880/2). Длина масштабной линейки для фиг. а–в — 10 см, для фиг. г, д — 1 см.

значение с учетом всех L3 — 3 мм. Максимальное расстояние между параллельными треками (L4) составляет 10–15 мм с максимальной разницей в 5 мм, а минимальное (L5) — 5–6 с максимальной разницей в 1 мм. Примечательно, что линии, соединяющие положение двух единичных противоотпечатков, расположенных один напротив другого, параллельны практически по всей длине треков, проявляя закономерность их расположения. В пяти случаях крайние пары 1–2 треков 1, 2, 3 и 10 (рис. 6) имеют заметно большее расстояние между собой, чем последующие. Краевые противоотпечатки треков чаще всего более вытянутые и менее высокие, чем в центральной части. Противоотпечатки парных треков ориентированы приотстренной частью (если она выражена) внутрь. Ось парных треков чаще относительно прямая, и гораздо реже — изогнутая.

Следы питания или зарывания беспозвоночных. На подошве блока песчаника расположены многочисленные бугорки (рис. 5, д), представляющие собой заполнение ямок на поверхности нижележащего слоя. Бугорки невысокие, имеют не совсем правильную округлую, овальную, реже удлиненную или более сложную форму. Их линейные размеры от 5 до 13 мм, чаще — около 10 мм. Расположение бугорков закономерно. На валиках ряби течения они относительно редки, располагаются на минимальном расстоянии до 20 мм друг от друга. Но в узких продольных углублениях вдоль валиков, особенно в их самой глубокой части, бугорки весьма многочисленны, образуют сплошные скопления из многих десятков экземпляров, касаясь или даже перекрывая друг друга.

ОБСУЖДЕНИЕ

На природу изученных противоотпечатков как ихнофоссилий указывает следующее:

- 1) Схожие размер и морфология отдельных противоотпечатков для всех треков;
- 2) Закономерное расположение многочисленных отдельных противоотпечатков друг относительно друга, наблюдаемое у всех выявленных треков: относительно выдержанное расстояние между отдельными противоотпечатками в пределах одного трека и между парой отдельных противоотпечатков у парных треков, а также закономерное отстояние крайней пары противоотпечатков у всех парных треков относительно других пар;
- 3) Приуроченность треков к возвышенным участкам валиков (вершина, пологий склон) ряби течения.

Установленная закономерность и отсутствие выраженной хаотичности соответствует не литологической, а биологической природе отпечатков. То же относится к многочисленным бугоркам на поверхности слоя, представляющим собой противоотпечатки ямок, как возможных следов

питания, расположение и форма которых весьма закономерны.

Принадлежность отпечатков. Морфология противоотпечатка типа 3 (рис. 4, в) указывает на наличие у слеодообразователя приотстренного конца конечности, а морфология противоотпечатка типа 6 (рис. 4, е) — на раздвоенный конец. Присутствие парных треков свидетельствует о явной билатеральности, а короткие треки с серией следов числом до восьми в наибольшем числе случаев указывают на многосегментное тело с числом пар конечностей до восьми. С учетом длины шага слеодообразователя и максимального расстояния между парными треками, его тело было относительно коротким, с длиной не меньше 24–26 мм, шириной — 10–15 мм, и с расстоянием между парами конечностей — около 3 мм.

По размеру и морфологии отдельных противоотпечатков, треков ихнофоссилий из местонахождения Мансурово имеют сходство с *Diplichnites*: два простых параллельных ряда отдельных точечных и регулярных отпечатков, расположенных близко друг к другу, удлиненных перпендикулярно к оси трека (Häntzschel, 1975; Briggs et al., 1979; Fillion, Pickerill, 1990). Ихнород *Diplichnites* с характерными следами в виде четких отпечатков и царапин, оставленными двигательными придатками членистоногих, известен с кембрия из отложений как морского, так и континентального генезиса (Fillion, Pickerill, 1984; Davies et al., 2006; Gand et al., 2008; Briggs et al., 2010; Collette et al., 2012; Gouramanis, McLoughlin, 2016; Toom et al., 2019; Zachos, Platt, 2019; Verde et al., 2022). Внешнее сходство рассматриваемых ихнофоссилий обнаруживается с ихновидом *D. triassicus* (Linck, 1943; Machalski, Machalska, 1994) — треки с максимальной шириной между отдельными отпечатками 7–11 мм, прямые или извилистые, часто прерывистые; при этом участки могут быть разноориентированными, отпечатки как четкие, так и нечеткие, в некоторых случаях отмечается только один ряд отпечатков; морфология отдельных отпечатков очень изменчива (овальные, эллипсовидные, серповидные, в форме “запятой”). Важным диагностическим признаком *D. triassicus* является хорошо распознаваемая серия из семи–девяти отпечатков в треке (Pollard, 1985; Buatois et al., 1998). Однако девять отпечатков могут наблюдаться и у *D. gouldi* (Smith et al., 2003). Короткие (до 30 мм) или протяженные следовые дорожки шириной до 11 мм сравнимого ихновида известны из каменноугольных и триасовых отложений Канады, США, Великобритании, Германии и Польши, в основном речного (мелководные и активные русла), но также озерного генезиса (Pickerill, 1992; Machalski, Machalska, 1994; Keighley, Pickerill, 1998; Knaust, Hauschke, 2005; Lucas et al., 2006; Pollard et al., 2008; Gand et al., 2008). Находка *D. triassicus* в нижнетриасовых отложениях Центральной Польши

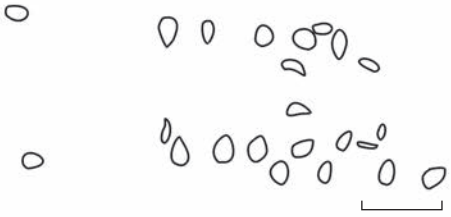
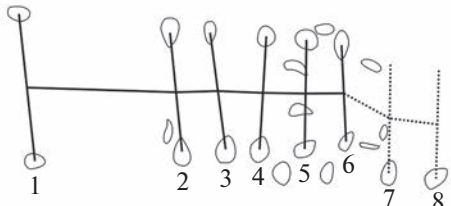
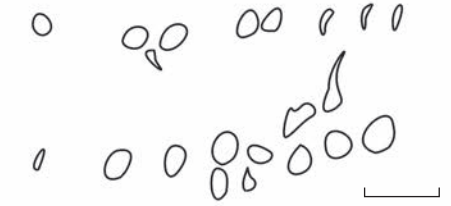
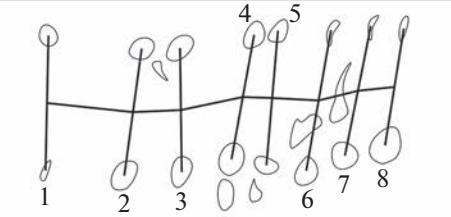
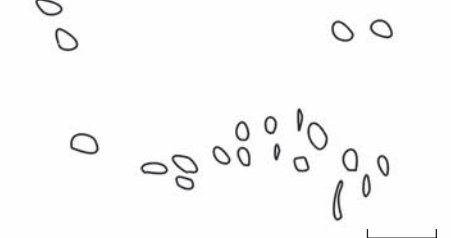
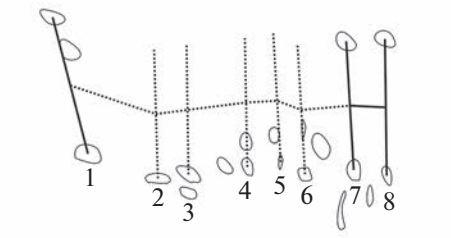
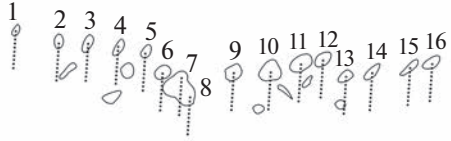
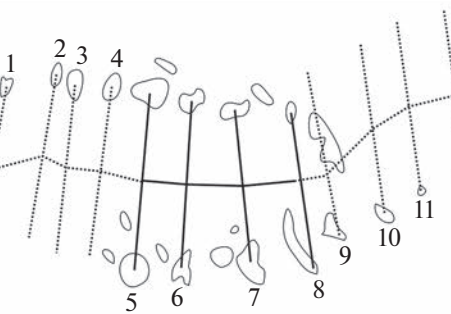
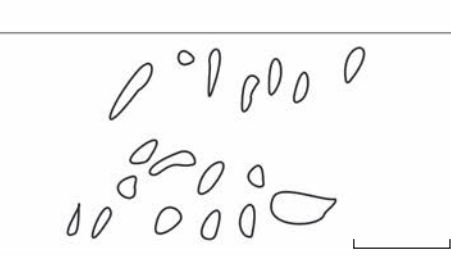
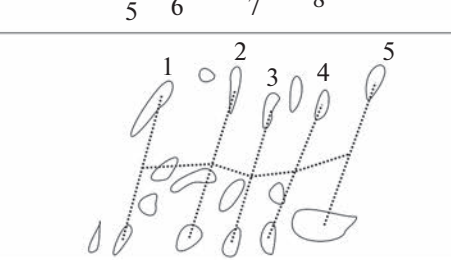
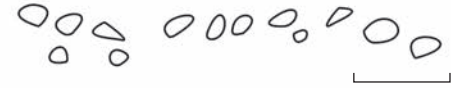
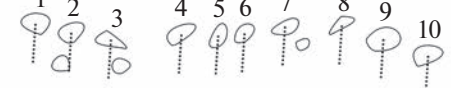
№ треков	Морфология треков	Линейная модель треков
1		
2		
3		
5		
7		
10		
11		

Рис. 6. Морфологические вариации треков *Diplichnites triassicus* и соответствующие им линейные модели (№№ 1–3, 5, 7, 10, 11).

(Machalski, Machalska, 1994) была до настоящего момента наиболее восточной.

Исходя из описания исследуемого материала и его морфологического сходства с *D. triassicus*, можно предполагать, что слеодообразователь был представителем членистоногих, возможно, близким к жаброногим *Notostraca*. На это указывают соотносимый размер с ископаемыми и современными представителями рассматриваемой группы членистоногих, регулярность отдельных отпечатков, расположенных примерно на одном расстоянии друг от друга в ряду, вытянутых перпендикулярно оси трека, с приостренными внутренними концами в парных треках; наличие раздвоенного конца; прерывистость треков; сужение парных треков на одном из концов (Knaust, Hauschke, 2005; Lucas et al., 2006; Gand et al., 2008). В некоторых исследованиях *Diplichnites* относят к *Myriapoda* (Verde et al., 2022) и, в частности, к *Arthropleuridea* (Walter, Gaitzsch, 1988; Lucas et al., 2005; Gand et al., 2008). Принадлежность отпечатков из местонахождения Мансурово к многоножкам кажется маловероятной по причине того, что: 1) треки сформировались в субаквальной обстановке речного русла (см. тафономия), 2) число отдельных отпечатков в семи треках из 11 не превышает восьми, 3) треки располагаются разнонаправленно и очень хаотично друг относительно друга в пределах локальных участков, 4) треки приурочены к возвышенным участкам ряби течения, при этом по направлению движения они должны были заходить и в понижения, в случае многочленистого слеодообразователя с длинным телом, как у *Myriapoda*.

Характер локомоции. Отпечатки морфотипа 1 (рис. 4, а) были оставлены на следоносителе при вертикальном надавливании и резком поднятии, морфотипа 2 (рис. 4, б) — при надавливании под небольшим углом к вертикальной оси и резком поднятии, морфотипа 3 (рис. 4, в) — при надавливании под небольшим углом к вертикальной оси и резком поднятии с проскальзыванием конца конечности в субвертикальной плоскости по поверхности следоносителя в направлении острого окончания, морфотипа 4 (рис. 4, г) — при проскальзывании конца конечности в субвертикальной плоскости по поверхности следоносителя в направлении острого окончания, морфотипа 5 (рис. 4, д) — при проскальзывании конца конечности в субгоризонтальной плоскости по поверхности следоносителя, морфотипа 6 (рис. 4, е) — при надавливании под небольшим углом и спокойном поднятии. О резком поднятии конечностей при оставлении отпечатков морфотипов 1 и 2 свидетельствует отсутствие раздвоения, как в случае единственного примера морфотипа 6. Это можно объяснить локальным взмучиванием следоносителя в пределах оставленного отпечатка при уменьшении его детализации и угловатости при условии, что до момента захоронения не про-

исходило нарушения поверхности дна с учетом биологического и геологического факторов. Наличие овальных противоотпечатков парных треков (55% от общего числа) с зауженными частями, ориентированных внутрь следовой дорожки, свидетельствует о не строго вертикальной постановке конечностей. Число отпечатков в коротких треках в основном до восьми (рис. 6) указывает на то, что слеодообразователь садился на субстрат без перемещения по нему. Присутствие дополнительных отпечатков в пределах основных треков указывает на перебирание конечностями находящегося в полувзвешенном состоянии слеодообразователя, что возможно в субаквальной обстановке. Треки тяготеют к возвышенным частям валиков, при этом ориентированы как вдоль, так и поперек них. Прерывистость треков может быть обусловлена волнообразной морфологией дна, с учетом того, что слеодообразователь перемещался в основном не как подвижный бентос, а как нектон, без существенного изменения глубины. Соприкосновение конечностей с поверхностью субстрата происходило только на валиках ряби течения, а не в наиболее низких частях между ними. Примечательно, что схожим образом расположены лезвиевидные отпечатки пальцев от плавания архозавроморф — хиротериид (рис. 5, в), также оставленные на возвышенных участках валиков. Все треки артропод расположены довольно хаотично друг относительно друга, но при этом вдоль одной субперпендикулярной валикам ряби течения полосы. Треки образуют четыре группы отпечатков числом один, два, три и пять, соответственно. Все треки в группах могли быть оставлены одним слеодообразователем. Из 11 треков шесть ориентированы вдоль валиков (треки 2, 4, 8–11) и пять — субперпендикулярно (треки 1, 3, 5–7). В процессе передвижения слеодообразователь перемещался, меняя направление движения (в пределах группирования треков), при этом мог поворачиваться под углом 45°, оставаясь практически на месте (треки 1 и 2) (рис. 5, г). Примечательно, что субперпендикулярные треки артропод ориентированы так же, как и следы плавания хиротериид. Возможно, это связано с перемещением по течению.

В целом, можно предположить, что слеодообразователи передвигались и плавали у дна, временами немного всплывая над его поверхностью, временами опускаясь вниз и садясь на грунт. Отсутствие длинных, непрерывных, однонаправленных треков говорит о том, что в данном случае не происходило хождение по дну.

Закономерное расположение ямок на дне, очевидно, связано с тем, что в продольных углублениях вдоль валиков ряби течения в условиях относительно спокойной гидродинамической обстановки скапливалось наибольшее количество органического вещества — детрита. В местах концентрации органики могли обитать небольшие

беспозвоночные, питавшиеся детритом. Поэтому одна из возможных интерпретаций генезиса этих ямок — следы неглубокого зарывания беспозвоночных. Другая, на наш взгляд, более вероятная, — это следы питания животных, плавающих у дна и подбирающих с поверхности грунта детрит, фрагменты растений или мелких животных. Это соответствует образу жизни щитней (Бирштейн, Заренков, 1988; Gand et al., 2008), которые могли быть слеодообразователями отпечатков, противотпечатки которых обнаружены на описываемом песчанике. Кроме того, подобные ихнофоссилии интерпретируются именно как следы питания щитней у поверхности дна (Gand et al., 2008). Поэтому можно предположить, что эти ямки — следы питания тех же щитней, что оставили отпечатки конечностей.

Тафономия. Сохранение следов, оставленных живыми организмами, зависит от происходящих тафономических процессов (Cohen et al., 1991). Наличие песчаного субстрата, выступающего в качестве следоносителя, косвенно подтверждается морфологией и текстурными особенностями ряби течения в виде ее противотпечатка. Рябь, которая характеризует отсутствующие подстилающие отложения, была сформирована в пределах обводненного участка в процессе течения в условиях умеренной и сильной ветровой активности в мелководной (отмельной) зоне (Reineck, Singh, 1975; Vaas et al., 2013). В обстановках прирусловой отмели с умеренной гидродинамикой при существующем течении накопление илистого материала с образованием слоя выдержанной по простиранию мощности маловероятно. Также стоит отметить, что в нижней части песчаной пачки, откуда происходят следы артропод, в пределах ее видимой доступности в разных точках карьера отсутствуют слои глин и алевролитов. Мелкий размер, хорошая сортировка и преимущественная полуокатанность зерен перекрывающего песчаника псаммитовой структуры также указывают на прирусловую отмель. Таким образом, условия формирования подстилающего и перекрывающего слоев были схожи. Прерывистость треков и наличие отпечатков скольжения, оставленных плывущим по поверхности воды хиротериидом, касавшимся придонного грунта только когтями, может свидетельствовать о глубине не менее одного метра. Наличие морфологических деталей, таких как приостренные части отдельных противотпечатков (рис. 4, в), свидетельствует о спокойном гидродинамическом режиме. Отсутствие в некоторых местах парных треков может объясняться нарушением поверхности субстрата в ре-

зультате воздействия различных деструктивных процессов, в частности, связанных с влиянием других организмов до момента захоронения. Так, вдоль наиболее протяженного трека 5 (рис. 5, в), на том расстоянии, где должна быть однотипная параллельно идущая дорожка следов, обнаруживается размытый след плавания хиротериида. При этом отсутствие следов артропод в пределах наиболее пониженных участков ряби течения не связано с биотурбацией. В рассматриваемой области выделенные следы питания довольно разрежены, без существенного преобразования придонного осадка. Образовавшиеся следы, оставленные открытыми, в основном быстро разрушаются и имеют крайне низкую вероятность сохранения. При этом промежуток времени между образованием следов и их захоронением непосредственно влияет на потенциал сохранения (Laporte, Behngensmeier, 1980). Важным условием сохранения мелкоразмерных следов артропод в ископаемом состоянии является развитие микробиальных матов (Seilacher, 2008). Жизнедеятельность микробиальных сообществ способствует связыванию (закреплению) и стабилизации осадка в условиях легко разбалансированной водной среды. Быстрое закрепление следов в условиях консолидации микробиального мата имеет решающее значение для предотвращения деструкции до момента захоронения, во время него или уже после (Phillips et al., 2007). При этом важно, чтобы обитающая на субстрате колония быстро погибла и уплотнилась вскоре после образования следов, с последующим покрытием поверхности следоносителя осадком до момента начала развития новой колонии (Marty et al., 2009). Оценивая максимальную глубину отпечатков из местонахождения Мансурово, которая равна 1/3 длины по длинной оси, и реконструкцию небольшой величины организма и его приблизительной массы с учетом нахождения в водной среде, можно сделать вывод, что придонный субстрат был не сильно уплотненным, о чем также свидетельствует преобладание отпечатков с закругленными и неугловатыми краями, оставленных приостренным концом конечности. Литологические особенности песчаника с ихнофоссилиями, такие как: 1) гладкая поверхность следоносителя, который, вероятнее всего, подстилался породой псаммитовой структуры (рис. 5, г, д), 2) наличие морщинистых прямых образований (рис. 3, б) в центральных и краевых частях валиков ряби течения микробиальной структуры (Kumar, Ahmad, 2014; Sarkar et al., 2020), 3) фрагменты микробиальных пленок (рис. 3, в, д) среди кварцевых зерен (Cuadrado, 2020; McMahon et al., 2021), 4) углеродистые включения (рис. 3, д, е) (Sarkar et al., 2016; Votrářková et al., 2018) указывают на его вероятную микробиальную природу. Формирование бактериальных пленок на поверхности субстрата в речных условиях свидетельствует об изменении

гидродинамического режима в сторону замедления скорости течения и уменьшения его турбулентности. На поверхности субстрата в момент воздействия на него слеодообразователя был развит микробный мат, на котором произошла фиксация следов артропод с их последующим сохранением и захоронением.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установленный по серии следовых дорожек *Diplichnites triassicus* дополняет фаунистический комплекс местонахождения Мансурово, представленный в основном ассоциацией наземных тетрапод, представителями пресноводных беспозвоночных. На сегодняшний день находка *D. triassicus* в раннеоленинских отложениях Общего Сырта является наиболее восточной из известных, расширяя палеогеографическое распространение рассматриваемого ихновида в раннем триасе. После проведенного морфологического анализа ихнофоссилий (треков и их отдельных отпечатков), а также предполагаемого литотипа породы слеконосителя, можно утверждать, что следы были оставлены в мелководной обстановке речного русла слеодообразователем, вероятнее всего, близким к членистоногим из группы *Notostraca*. Особенности расположения коротких следовых дорожек на подошве мелкозернистого песчаника со следами ряби течения позволяет предположить характер локомоции животного, которое садилось на дно без перемещения по нему. Все это существенно дополняет описание *D. triassicus* не только деталями морфологии следовых дорожек, но и особенностями передвижения в конкретной среде обитания для более точного установления принадлежности слеодообразователя. Слеодообразователь оставил следы на слеконосителе, представленном, вероятнее всего, песчаным субстратом с развитием на его поверхности микробного мата, способствовавшего сохранению отпечатков до и в процессе захоронения. Таким образом, проведенное изучение местонахождения Мансурово, его комплекса ихнофоссилий помимо фауны тетрапод, позволило более полно охарактеризовать биотические и абиотические условия конца раннего оленека на территории Общего Сырта.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бирштейн Я.А., Заренков Н.А. Подотряд Щитни (*Notostraca*) // Жизнь животных. Т. 2: Моллюски. Иглокожие. Погонофоры. Щетинкочелюстные. Полухордовые. Хордовые. Членистоногие. Ракообразные / Ред. Пастернак Р.К. М.: Просвещение, 1988. С. 300–303.

Новиков И.В. Раннетриасовые амфибии Восточной Европы: эволюция доминантных групп и особенности смены сообществ. М.: РАН, 2018. 358 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 296).

Baas J.H., Davies A.G., Malarkey J. Bedform development in mixed sand-mud: The contrasting role of cohesive forces in flow and bed // *Geomorphology*. 2013. V. 182. P. 19–32.

Briggs D.E.G., Miller M.F., Isbell J.L., Sidor C.A. Permo-Triassic arthropod trace fossils from the Beardmore Glacier area, central Transantarctic Mountains, Antarctica // *Antarctic Sci.* 2010. V. 22. P. 185–192.

Briggs D.E.G., Rolfe W.D.I., Brannan J. A giant myriapod trail from the Namurian of Arran, Scotland // *Palaeontology*. 1979. V. 22. P. 273–291.

Buatois L.A., Mángano M.G., Maples C.G., Lanier W.P. Ich-nology of an Upper Carboniferous fluvio-estuarine parry-ovalley — The Tonganoxie Sandstone, Buildex Quarry, eastern Kansas // *J. Paleontol.* 1998. V. 72. P. 152–180.

Cohen A., Lockley M., Halfpenny J., Michel A.E. Modern vertebrate track taphonomy at Lake Manyara, Tanzania // *Palaios*. 1991. V. 6. № 4. P. 371–389.

Collette J., Gass K., Hagadorn J. Protichnites eremita un-shelled? Experimental model-based neoichnology and new evidence for a euthycarcinoid affinity for this ichnospecies // *J. Paleontol.* 2012. V. 86. № 3. P. 442–454.

Cuadrado D.G. Geobiological model of ripple genesis and preservation in a heterolithic sedimentary sequence for a supratidal area // *Sedimentology*. 2020. V. 67. № 5. P. 2747–2763.

Davies N.S., Sansom I.J., Turner P. Trace fossils and paleoenvironments of a Late Silurian marginal-marine/alluvial system: the Ringerike Group (Lower Old Red Sandstone), Oslo Region, Norway // *Palaios*. 2006. V. 21. № 1. P. 46–62.

Fillion D., Pickerill R.K. Systematic ichnology of the Middle Ordovician Trenton Group, St Lawrence Lowland, eastern Canada // *Atlantic Geol.* 1984. V. 20. № 1. P. 1–41.

Fillion D., Pickerill R.K. Ichnology of the Upper Cambrian? to Lower Ordovician Bell Island and Wabana groups of Eastern Newfoundland, Canada // *Palaeontogr. Canad.* 1990. V. 7. P. 1–83.

Gand G., Garrie J., Schneider J. et al. Notostraca trackways in Permian playa environments of the Lodeve basin (France) // *J. Iberian Geol.* 2008. V. 34. P. 73–108.

Gouramanis C., McLoughlin S. Siluro-Devonian trace fossils from the Mereenie Sandstone, Kings Canyon, Watarrka National Park, Amadeus Basin, Northern Territory, Australia // *Alcheringa. Australas. J. Palaeontol.* 2016. V. 40. № 1. P. 118–128.

Häntzschel W. Trace fossils and problematica // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt. W, Miscellaneous. Suppl. 1. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1975. P. W3–W269.

Keighley D.G., Pickerill R.K. Systematic ichnology of the Mabou and Cumberland groups (Carboniferous) of western Cape Breton Island, eastern Canada, 2: surface markings // *Atlantic Geol.* 1998. V. 34. № 2. P. 83–112.

Knaust D., Hauschke N. Living conditions in a Lower Triassic playa system of Central Germany: evidence from ichnofauna and body fossils // *Hallesches Jb. Geowiss., Reihe B*. 2005. Bd 19. P. 95–108.

Kumar S., Ahmad S. Microbially induced sedimentary structures (MISS) from the Ediacaran Jodhpur Sandstone, Marwar Supergroup, Western Rajasthan // *J. Asian Earth Sci.* 2014. V. 91. P. 352–361.

Laporte L.F., Behrensmeyer A.K. Tracks and substrate reworking by terrestrial vertebrates in Quaternary sediments of Kenya // *J. Sediment Petrol.* 1980. V. 50. P. 1337–1346.

- Linck O. Die Buntsandstein-Kleinfährten von Nagold. (*Limuludichnulus nagoldensis* n.g. n.sp. *Merostomichnites triassicus* n.sp.) // N. Jb. Miner. Geol. Paläontol. Monats. Abt. B. 1943. S. 9–27.
- Lucas S.G., Lerner A.J., Spielmann J.A., Hunt A.P. Invertebrate ichnofossils from the Upper Triassic Bull Canyon Formation, east-central New Mexico // The Triassic–Jurassic Terrestrial Transition / Eds. Harris J.D., Lucas S.G., Spielmann J.A. et al. Albuquerque, 2006. P. 118–121 (Bull. New Mexico Mus. Nature and Sci. V. 37).
- Lucas S.G., Minter N.J., Spielmann J.A. et al. Early Permian ichnofossils from the northern Caballo Mountains, Sierra County, New Mexico // The Permian of Central New Mexico / Eds. Lucas S.G., Zeigler K.E., Spielmann J.A. Albuquerque, 2005. P. 151–162 (Bull. New Mexico Mus. Nature and Sci. V. 31).
- Machalski M., Machalska K. Arthropod trackways, “Diplichnites” triassicus (Linck, 1943), from the Lower Triassic (Buntsandstein) fluvial deposits of the Holy Cross Mts, Central Poland // Acta Geol. Pol. 1994. V. 44. P. 267–275.
- Marty D., Strasser A., Meyer C.A. Formation and taphonomy of human footprints in microbial mats of present-day tidal-flat environments: implications for the study of fossil footprints // Ichnos. 2009. V. 16. P. 127–142.
- McMahon S., Matthews J.J., Brasier A., Still J. Late Ediacaran life onland: desiccated microbial mats and large biofilm streamers // Proc. R. Soc. B. 2021. V. 288. P. 1–10.
- Pickerrill R.K. Carboniferous nonmarine invertebrate ichno-coenoses from southern New Brunswick, eastern Canada // Ichnos. 1992. V. 2. P. 21–35.
- Phillips E.R., Merritt J.W., Auton C.A., Golledge N.R. Microstructures developed in subglacially and proglacially deformed sediments: faults, folds and fabrics, and the influence of water on the style of deformation // Quatern. Sci. Rev. 2007. V. 26. P. 1499–1528.
- Pollard J.E. Isopodichnus, related arthropod trace fossils and notostracans from Triassic fluvial sediments // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1985. V. 76. P. 273–285.
- Pollard J., Selden P., Watts S. Trace fossils of the arthropod *Camptophyllia* from the Westphalian (Carboniferous) of Lancashire, UK and their palaeoenvironmental context // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2008. V. 270. № 3–4. P. 399–406.
- Reineck H.E., Singh I.B. Depositional Sedimentary Environments. Berlin, Heidelberg, N.Y.: Springer-Verlag, 1975. 439 p.
- Sarkar S., Banerjee S., Chakraborty P.P. Microbial mat structures and role of microbes in Precambrian siliciclastic sedimentation: Evidence from Indian Proterozoic basins // Episodes. 2020. V. 43. № 1. P. 164–174.
- Sarkar S., Choudhuri A., Mandal S., Eriksson P.G. Microbial mat-related structures shared by both siliciclastic and carbonate formations // J. Palaeogeogr. 2016. V. 5. № 3. P. 278–291.
- Seilacher A. Biomats, biofilms, and biogluce as preservational agents for arthropod trackways // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2008. V. 270. № 3–4. P. 252–257.
- Shishkin M.A., Ochev V.G., Lozovskii V.R., Novikov I.V. Tetrapod biostratigraphy of the Triassic of Eastern Europe // The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds. Benton M.J., Shishkin M.A., Unwin D.M., Kurochkin E.N. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 120–139.
- Smith A., Braddy S.J., Marriott S.B., Briggs D.E.G. Arthropod trackways from the Early Devonian of South Wales: a functional analysis of producers and their behaviour // Geol. Mag. 2003. V. 140. № 1. P. 63–72.
- Toom U., Vinn O., Hints O. Ordovician and Silurian ichnofossils from carbonate facies in Estonia: A collection-based review // Palaeoworld. 2019. V. 28. P. 123–144.
- Verde M., Castillo C., Martín-González E. et al. A new Miocene–Pliocene ichnotaxon for vermetid anchoring bioerosion structures // Front. Earth Sci. 2022. 10:906493. P. 1–12.
- Vodrážková S., Vodrážka R., Munnecke A. et al. Microbially induced wrinkle structures in Middle Devonian siliciclastics from the Prague Basin, Czech Republic // Lethaia. 2018. V. 52. P. 149–164.
- Walter H., Gaitzsch B. Beiträge zur Ichnologie limnisch-terrestrischer Sedimentationsräume, Teil II: *Diplichnites minimus* n. ichnosp. aus dem Permosiles des Flechtinger Höhenzuges // Freiburger Forsch. Reihe C. 1988. Bd 427. S. 73–84.
- Zachos L.G., Platt B.F. Actupaleoichnology of a modern Bay of Fundy macro-tidal flat: analogy with a Mississippian tidal flat deposit (Hartselle Sandstone) from Alabama // PeerJ. 2019. V. 7:e6975. P. 1–32.

The First Arthropod Trackways in the Lower Triassic of Eastern Europe from the New Locality Mansurovo, Orenburg Region

A. V. Uliakhin¹, A. G. Sennikov¹, I. V. Novikov¹

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

A description is given of trace fossils from the Lower Triassic Gostevskaya Formation of the Mansurovo locality, Orenburg Region, represented by counterimpressions on the lower contact of sandstone with wave ripples. The ichnological characteristics of the trackways and their individual imprints are similar to the ichno-species *Diplichnites triassicus* (Linck, 1943), which is widespread in fluvial and lake sediments of the Carboniferous–Triassic of Europe and North America. For *D. triassicus* most likely the trace maker from the group of branchiopod arthropods Notostraca, which moved in the aquatic environment. Most likely, the microbial mat developed on the surface of the sand substrate acted as a trace carrier, and the subsequent preservation and burial of arthropod trackways took place with the direct participation of the microbial mat.

Keywords: arthropods, Notostraca, Lower Triassic, Obshchy Syrt, ichnofossils, trackways, microbial mat

УДК 565.745:551.762(571.5+574)

НОВЫЕ РУЧЕЙНИКИ (INSECTA: TRICHOPTERA, NECROTAULIIDAE, PHILOPOTAMIDAE) ИЗ ЮРЫ АЗИИ И ИХ ТРИАСОВЫЕ ПРЕДКИ

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

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

*e-mail: lab@palaentomolog.ru

**e-mail: nina_sin@mail.ru

Поступила в редакцию 22.11.2022 г.

После доработки 10.02.2023 г.

Принята к публикации 10.02.2023 г.

Из юры Азии описаны новые представители отряда ручейников семейств Necrotauliidae и Philopotamidae. Из верхнеюрского (карабастауская свита) местонахождения Каратау в Южном Казахстане описаны *Karataulius martae* sp. nov., *Archiphilopotamus expectatus* sp. nov. и *Juraphilopotamus inopinatus* sp. nov., а из среднеюрского (итатская свита) местонахождения Кубеково, Красноярский край, описаны *Necrotaulius communis* sp. nov. и *Juraphilopotamus similis* sp. nov. Даны определительные таблицы для видов родов *Archiphilopotamus* Sukatsheva, 1985 и *Juraphilopotamus* Wang, Zhao et Ren, 2009. Приведены данные по стратиграфическому и географическому распространению мезозойских представителей семейства Philopotamidae.

Ключевые слова: Insecta, Trichoptera, триас, юра, новые виды

DOI: 10.31857/S0031031X23050094, **EDN:** WOXPH

Настоящая статья посвящена описанию новых представителей семейств Necrotauliidae Handlirsch, 1906 из средней юры Красноярского края (местонахождение Кубеково) и верхней юры Казахстана (местонахождение Каратау), и Philopotamidae Stephens, 1836 (Кубеково и Каратау).

Большая часть вымершего семейства ручейников Necrotauliidae первоначально была отнесена к отряду Mecoptera (Giebel, 1856; Geinitz, 1880, 1884; Bode, 1905). В отряд Trichoptera их перенес А. Гандлирш (Handlirsch, 1906, 1939), установивший для этих насекомых новое семейство. В него были включены виды из нижней юры Германии и Англии (Giebel, 1856), а позже – близкие формы из триаса, юры и нижнего мела Европы, Англии и Азии (Tillyard, 1933; Bode, 1953; Сукачева, 1968, 1973, 1982, 1985; Hong, 1983; Jarzembowski, 1991). В результате семейство стало типично сборным и требовало ревизии. Впервые частичная ревизия материала, перенесенного Гандлиршем в отряд Trichoptera, была проведена Й. Анзорге (Ansorge, 2002, 2003), а затем У. Томсон с коллегами (Thomson et al., 2018). Однако, несмотря на это, в системе Necrotauliidae остается много невыясненных вопросов и спорных решений, требующих дальнейших уточнений после просмотра типового материала исследователей XIX и начала XX вв. Таким образом, в современном понимании семейство Necrotauliidae – это вымершая группа

ручейников, древнейшие представители которой известны из верхнего триаса Англии (Thomson et al., 2018) и Северной Америки (Pierwola, Grimaldi, 2022). Важно, что первая находка некротаулиид в Северной Америке на востоке США (Северная Каролина, поздний триас, норий, свита Кау-Бранч: Pierwola, Grimaldi, 2022) подтверждает, что это семейство в триасе уже было распространено не только в Европе, но и в других точках мира. Скорее всего, оно распространяется довольно широко в среднем триасе. Наибольшее распространение группа получила в юре и раннем мелу. В настоящее время в семействе Necrotauliidae насчитывается восемь родов и 17 видов, из них 11 относятся собственно к роду *Necrotaulus* Handlirsch, 1906.

В юрских отложениях Азии некротаулииды широко известны в Забайкалье, Бурятии, Красноярском крае, Китае и Средней Азии (Киргизия, Казахстан) (Сукачева, 1973, 1985, 1990, 1992; Hong, 1983; Liu et al., 2014; Zhang et al., 2017; Корюлов et al., 2020). В это время в указанных регионах реконструируется субтропический климат, в котором современные Trichoptera, как и юрские, обильны и разнообразны.

Интересные наблюдения и выводы из распространения некротаулиид и вообще ручейников в нижнем мелу Англии (пурбек и вельд) были сделаны Е. Яжембовским (Jarzembowski, 1991, 1995).

Он считает, что обилие некротаулиид, скорее всего, объясняется тем, что они хорошо переносили повышенную соленость воды, т.к. известны также из аналогичных водоемов в лейасе Западной Европы (Wootton, 1972). Упоминая эту особенность, нам кажется уместным рассмотреть немного подробнее и попытаться объяснить интересные аспекты фауны ручейников раннего мела Англии (Sukatsheva, 1998; Sukatsheva, Jarzembowski, 2001).

Во-первых, почти все найденные остатки ручейников отличаются мелкими размерами (длина крыльев в среднем находится в пределах 6–10 мм). Это касается не только некротаулиид, для которых такие размеры типичны, но и семейства *Vitimotauliidae*, средний размер крыльев представителей которого обычно превышает 10 мм. Вторая особенность — ярко выраженная и весьма редкая у ручейников гетеробатмия, т.е. сочетание продвинутых и архаичных признаков в жилковании крыльев (в данном случае передних) (Сукачева, 1997). В-третьих — это, как мы уже говорили, неожиданное обилие некротаулиид в раннем мелу Англии.

По поводу причин своеобразия пурбекско-вельдских ручейников существует несколько гипотез. С одной стороны, вероятно, что сходство нижнемеловой фауны ручейников Южной Англии с юрской фауной Западной Европы объясняется в какой-то степени однотипностью водоемов, в которых жили эти насекомые. Южная Англия представляла собой в то время, как и сейчас, наклоненную к морю равнину с меандрирующими реками и отшнуровывающимися от них старицами, а также с опресненными лагунами (Allen, Wimbledon, 1991). Единого материка на территории Англии, как и вообще Западной Европы, в нижнем мелу не существовало, и реки текли, меняя направление русла, вероятно, лишь на крупных островах.

В юрское время пресноводная фауна Западной Европы развивалась, скорее всего, как обычно, в небольших мелководных слабопроточных бассейнах. Возможно, оттуда течением остатки насекомых сносились в опресненные прибрежные лагуны, где и захоранивались; например, как в юрском местонахождении Золенгофен в Баварии (Пономаренко, 1997). Сходство типов водоемов раннего мела Англии и юры Западной Европы может служить объяснением появления в этих регионах юрских черт в фаунах ручейников, т.е., например, обилие некротаулиидоподобных форм.

Что касается гетеробатмии у ручейников английского раннего мела, это может объясняться общим островным эффектом (Расницын, 1987), приводящим к быстрому несбалансированному формообразованию, как и к уменьшению размеров насекомых.

Возможно, находки крыльев ручейников в водоемах (ранний мел Англии и юра Западной Европы) с повышенной соленостью (распресненные лагуны, солоноватые озера) связаны лишь с механическим попаданием остатков в водоемы, например, при помощи ветра. Личинки же могли жить, как обычно, в реках или ручьях, т.е. входить в аллохтонный комплекс водных насекомых, развивающихся, как правило, в текучих водоемах.

Philopotamidae также достаточно древнее семейство, так, род *Prophilopotamus* Sukatsheva, 1973 описан из триаса Средней Азии (Сукачева, 1973). В юрских отложениях филопотамиды найдены, главным образом, в средней и верхней юре Красноярского края, в Китае и Монголии (Сукачева, 1985, 1992; Novokshonov et al., 1995; Сукачева, Расницын, 2004; Wang et al., 2009; Wu, Huang, 2012; Сукачева, Василенко, 2020). В нижнем, среднем и верхнем мелу они также достаточно обильны, и новые виды описаны не только из Азии (Забайкалье, Бурятия, Якутия, Казахстан) (Сукачева, 1982, 1990; Аристов, Сукачева, 2018; Kopylov et al., 2020; Сукачева, Аристов, 2020), но и из смол Нью Джерси (Botosaneanu, 1995), из Бирманского янтара (Wichard, Poinar, 2005; Wichard, Wang, 2016; Wichard et al., 2020) и, возможно, они есть в смолах штата Теннесси (США) (Cockerell, 1916) (табл. 1). Такое распространение подтверждает предположение, что ослабление климатического градиента и возникновение территориального единства континентов, начинающееся с триаса и продолжающееся в юре, приводит, вероятно, к быстрому расселению вновь возникших таксонов по всей Пангее. Они появляются даже в крайне удаленных друг от друга местонахождениях на территории различных современных материков (табл. 1). В меловом периоде выравнивание климата достигает максимума за всю историю Земли, т.е., практически вся поверхность планеты представляла собой эквивалент субтропиков. Все находки высших таксонов ручейников этого возраста приурочены преимущественно к высокоширотным регионам, поскольку о собственно тропических трудно судить ввиду недостаточного количества находок.

Это подтверждает мнение, что так называемая “тропическая помпа” (Darlington, 1957) работает, скорее всего, только в эпохи с резко выраженным климатическим градиентом (Еськов, 1994). Именно тогда все новые таксоны высокого ранга возникают в тропической зоне, а в дальнейшем распространяются во внетропические области. Обратного движения в этом случае не происходит, т.е., ископаемые представители таксонов должны появляться на территории тропической зоны в слоях более древних, чем во внетропических областях. В эпохи с ослабленной климатической зональностью (в нашем случае в мезозое) должны возникать и обратные ситуации (Eskov,

Таблица 1. Стратиграфическое и географическое распространение мезозойских представителей семейства Philopotamidae

Возраст		Местонахождение	Таксон	Источник
Мел	в. мел	Бирманский янтарь	Wormaldia myanmar Wichard et Poinar, 2005 Wormaldia resina Wichard et Wang, 2016 Wormaldia cretacea Wichard et Wang, 2016 Wormaldia cercifurcata Wichard et al., 2020 Wormaldia cercilongera Wichard et al., 2020 Wormaldia squamosa Wichard et al., 2020 Wormaldia transversa Wichard et al., 2020	Wichard, Poinar, 2005 Wichard, Wang, 2016 Wichard, Wang, 2016 Wichard et al., 2020 Wichard et al., 2020 Wichard et al., 2020 Wichard et al., 2020
		New Jersey amber Tennessee amber, США Архара, Амурская область Кзыл-Джар, Казахстан Янтардах, Таймыр	Wormaldia praecursor Botosaneanu, 1995 Wormaldia praemissa (Cockerell, 1916) Arkharina oblimata Sukatsheva, 1982 Kulickiella roziczkae Sukatsheva, 2001 Philopotamidae inc. sed.	Botosaneanu, 1995 Cockerell, 1916 Сукачева, 1982 Sukatsheva, 2001 ориг.
	н. мел	Хасурты, Бурятия Байса, Бурятия	Juraphilopotamus callidus Sukatsheva et Aristov, 2020 Juraphilopotamus heteroclitus Sukatsheva et Aristov, 2022	Сукачева, Аристов, 2020 Сукачева, Аристов, 2022
н. мел – в. юра		Кемпендяй	Kempia piotri Sukatsheva, 2018 Mesoviatrix paradoxa Sukatsheva, 2018	Аристов, Сукачева, 2018 Аристов, Сукачева, 2018
юра	в. юра	Каратау, Казахстан Шевья, Забайкалье	Archiphilopotamus expectatus sp. nov. Juraphilopotamus inopinatus sp. nov. Liadotaulius shewjensis (Sukatsheva, 1990)	Сукачева, 1990
	ср. юра	Кубеково, Красноярский край	Juraphilopotamus funeralis Sukatsheva et Vasilenko, 2020 Juraphilopotamus similis sp. nov. Archiphilopotamus kubekovensis Sukatsheva et Vasilenko, 2020 Archiphilopotamus absurdus Sukatsheva et Vasilenko, 2020 Archiphilopotamus mancus Sukatsheva, 1985 Archiphilopotamus luxus Sukatsheva, 1985	Сукачева, Василенко, 2020 Сукачева, Василенко, 2020 Сукачева, Василенко, 2020 Сукачева, 1985 Сукачева, 1985
		Даохугоу, Китай Даохугоу, Китай Даохугоу, Китай Даохугоу, Китай Шара-Тэг, Монголия Бахар, Монголия	Juraphilopotamus lubricus Wang et al., 2009 Liadotaulius daohugouensis Wu et Huang, 2012 Pulchercylinaratus punctatus Gao et al., 2013 Liadotaulius limus Zhang et al., 2017 Baga pumila Sukatsheva, 1992 Baga bakharica Sukatsheva, 1992	Wang et al., 2009 Wu et Huang, 2012 Gao et al., 2013 Zhang et al., 2017 Сукачева, 1992 Сукачева, 1992
	н.-ср. юра	Шураб, Киргизия Большой Коруй, Забайкалье	Dolophilodes (Sortosella) shurabica Sukatsheva, 2004 Liadotaulius korujensis (Sukatsheva, 1990)	Сукачева, Расницын, 2004 Сукачева, 1990
Триас	в. триас	Мадыген, Киргизия	Prophilopotamus asiaticus Sukatsheva, 1973	Сукачева, 1973

Sukatsheva, 1997). Однако в триасе Европа и Средняя Азия находились в тропической зоне, в отличие от севера Сибири и Канады (Ушаков, Ясаманов, 1984). Следовательно, возможное появление филопотамид в Киргизии находится вполне в рамках концепции “тропической помпы”. В юре, как мы уже говорили, контрастность климата продолжала уменьшаться и упомянутые архаичные семейства начинают распространяться в высокие широты (табл. 1).

В мелу состав фауны ручейников раннего и позднего отделов очень резко отличается друг от друга. Именно в начале позднего мела вымирают доминанты предшествующих фаун — *Necrotauliidae* (подотряд *Annulipalpia*) и даже представители второго подотряда ручейников *Integripalpia* — *Baissoferidae* и *Vitimotauliidae* (Eskov, Sukatsheva, 1997).

Как видно из табл. 1, древние *Philopotamidae* подтверждают это положение, но, в отличие от *Necrotauliidae*, частично доживают до настоящего времени. Среднеюрские и более молодые находки филопотамид уже встречаются в самых различных отложениях (Сукачева, Аристов, 2020). Например, в туроне Казахстана (местонахождение Кзыл-Джар) они найдены в лагунных отложениях (Sukatsheva, 2001), а в маастрихт-дании Приамурья (местонахождение Архара) в отложениях речной долины (Сукачева, 1982). Встречающиеся со средней юры ручейники, возможно, жили на растительных матах, плавающих на поверхности спокойных озер и крупных рек, в отложениях которых мы и находим их остатки.

В целом по обилию и разнообразию находок можно предположить, что меловой период оказывается наиболее важным этапом в эволюции ручейников. Именно в мелу происходит неожиданно интенсивная не только эволюция взрослых форм, но и поведенческая эволюция личинок ручейников подотряда *Integripalpia*. Это хорошо видно на изменениях строительного поведения личинок. Такие изменения предшествуют во времени морфологической дифференциации взрослых форм ручейников *Integripalpia* (Сукачева, 1982; Sukatsheva, Jarzembowski, 2001; Пономаренко и др., 2009).

ОБЗОР МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ

Особенно интересна история одного из наиболее богатых местонахождений юрской фауны и флоры в пределах Каратауского грабена (отроги Тянь-Шаня, Казахстан). В 1921 г. горный инженер А.А. Анисович в карабастауской верхнеюрской свите в светлых, тонкослоистых карбонатных породах обнаружил ставшую знаменитой каратаускую фауну и флору. Великолепная сохранность остатков позвоночных, беспозвоночных, насеко-

мых и растений юрского возраста привлекла внимание исследователей, и в 1924 г. здесь был организован первый в СССР палеонтологический заповедник (Галицкий и др., 1968; Dzik et al., 2010). Один из исследователей этого заповедника Р.Ф. Геккер, обстоятельно изучив геологическую и геоморфологическую обстановку Каратауского водного бассейна (Геккер, 1948), пришел к заключению, что это было узкое, не очень глубокое озеро с крутыми берегами и впадающими в него реками. Из позвоночных найдено много остатков, в основном ганоидных рыб, черепах, летающих ящеров и крокодила, из водных беспозвоночных — конхостраки и небольшое количество брюхоногих моллюсков, что указывает, по-видимому, на пресноводное озеро с жесткой водой (Долин и др., 1980).

Наиболее богато представлены в местонахождении Каратау остатки ископаемых насекомых. В результате многочисленных сборов в коллекциях Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) имеется база данных, где, по предварительным оценкам, зарегистрировано более 20 тыс. образцов насекомых (около 150 семейств, более 500 родов и более 1400 видов из 20 отрядов). Изученный комплекс указывает, скорее всего, на теплый и достаточно влажный климат, сходный с современным климатом влажных тропиков или субтропиков, например, с муссонным тропическим климатом Индии (Панфилов, 1968). При этом имело место, вероятно, чередование дождливого и сухого сезонов в течение года. Фауна насекомых Каратау состояла преимущественно из весьма влаголюбивых форм, связанных с водоемом, с береговой растительностью или с жизнью вдоль впадающих в озеро рек. Это же подтверждают остатки растений и данные по спорово-пыльцевому анализу, указывающие на богатую береговую растительность вокруг озера (Галицкий и др., 1968; Долуденко, Орловская, 1976; Долин и др., 1980).

Однако существует и другое мнение (Долуденко, Орловская, 1976), по которому в поздней юре на месте аллювиальной равнины Каратауской полосы образовалось огромное озеро с крутыми скалистыми берегами, что отчасти подтверждает мнение Геккера (1948). Судя по составу, строению растений и спорово-пыльцевому анализу, климат этого времени в Каратау был сухим и жарким: Каратауское озеро находилось в полосе засушливого климата, типичного для позднеюрской эпохи на территории Индо-Европейской палеофлористической области. В отличие от флористической характеристики, состав насекомых Каратауского озера, среди которых есть и ксерофильные, мезофильные и даже гигрофильные формы, не позволяет реконструировать ни чисто аридный, ни муссонно-тропический ландшафт. Возможно, растительность на плакоре была дей-

ствительно ксерофитной, но вблизи озера и по долинам рек должны были располагаться участки гигрофильной растительности (Долин и др., 1980).

Еще одна интерпретация обстановки вокруг Каратауского бассейна уточняет идею Д.В. Панфилова (1968). Как было показано (Полянский, Долуденко, 1978), отложения верхней части разреза карабастауской свиты вокруг озера, содержащие флористические и фаунистические остатки, являются результатом сезонных накоплений пелит-кальцитовых (зимних) и доломитовых (летних) осадков в условиях солончатоводного озера и аридного климата. Это может объяснить столь резкое чередование ксерофильных и мезофильных форм. Важно, что по годичным слоям был подсчитан абсолютный возраст накопления этих осадочных пород, который составляет примерно 150–300 тыс. лет (с учетом различной степени уплотнения осадка и разброса возрастных границ толщи) (Долуденко и др., 1990).

Ранее считалось (Панфилов, 1968), что комплекс насекомых Каратау наиболее сходен с комплексами юрских насекомых Западной Европы, особенно с местонахождением Золенгофен (Германия). Однако Золенгофен — это серия мелководных лагун с нормальной морской фауной, а Каратау — озеро. В частности, основу энтомофауны Золенгофена составляют крупные стрекозы, в то время как в Каратау стрекоз менее одного процента от всех собранных насекомых. В целом фаунистические различия этих комплексов так велики, скорее всего, из-за серьезных отличий организации и функционирования водорослево-бактериальных образований — матов (Пономаренко и др., 2005).

Кроме того, в настоящее время взгляд на фаунистический состав ископаемых насекомых Каратау изменился еще и по следующей причине. Стали известны крупные юрские местонахождения в Азии (особенно в Китае), где по многим таксонам эти энтомофауны очень близки. Особенно это заметно в среднеюрских местонахождениях Даохугоу (Китай) и Кубеково (Красноярский край, Россия) (табл. 1). Каратауская фауна насекомых оказывается весьма оригинальной, т.к. встречаются как реликты палеозойских групп, так и специализированные, близкие к современным или даже абсолютно эндемичные формы насекомых (Мартынов, 1925; Панфилов, 1968; Расницын, 1976; Khranov, Lukashevich, 2019).

Всего в каратауских сланцах найдено 65 экз. ручейников, представленных передними крыльями; в основном довольно плохой сохранности, с сильно разрушенными основаниями, вероятно, из-за объединения тел рыбами. К настоящему времени из Каратау описаны представители двух семейств: *Necrotauliidae* — роды *Karataulius* Sukatsheva, 1968 (*K. aeternus* Sukatsheva, 1968) и *Karatauliodes*

Sukatsheva, 1968 (*K. minutus* Sukatsheva, 1968), и *Dysoneuridae* Sukatsheva, 1968 — род *Dysoneura* Sukatsheva, 1968 (*D. trifurcate* Sukatsheva, 1968). Ниже отсюда описываются новые виды *Karataulius martae* sp. nov. (*Necrotauliidae*), *Archiphilopotamus expectatus* sp. nov. и *Juraphilopotamus inopinatus* sp. nov. (*Philopotamidae*).

Другое очень интересное местонахождение, материал из которого также описывается в данной работе, — сибирская точка Кубеково из Красноярского края (Емельяновский р-н, цепь обнажений по левому берегу р. Енисей ниже с. Кубеково). Насекомоносные отложения относятся здесь к верхней подсвите итатской свиты (бат) средней юры (Rasnitsyn, Quicke, 2002; Averianov et al., 2005). На всем протяжении толщи насекомые обнаружены в одних и тех же хорошо выдержанных по простираанию прослоях, сходных литологически и фаунистически и являющихся членами единого ориктоценоза (Жерихин, 1978, 1985; Сукачева, Василенко, 2020). Выдержанность насекмоносных слоев по простираанию на столь большом расстоянии (более 7 км) указывает на значительные размеры водоема и отличает Кубеково от других юрских озер Сибири. Еще одно отличие — захоронение насекомых в тонких пепловых осадках. Такой ориктоценоз должен характеризовать фауну не водоема в целом, а лишь его удаленных от берега открытых частей, где как раз и накапливаются тонкие осадки (Жерихин, 1985). Это еще одна особенность Кубеково, где трудно разделить автохтонных и аллохтонных насекомых. Всего из Кубеково известно около 2400 экз. насекомых; подробные литологическая и фаунистические характеристики опубликованы ранее (Сукачева, Василенко, 2020). Среди тафономически автохтонных насекомых численно преобладают личинки поденок плохой сохранности, остатки крылатых стадий не найдены. Личинки представлены не менее чем тремя видами, из которых два предположительно отнесены к роду *Mesobaetis* Br., Redtb. et Ganlb., 1889 (*Siphonuridae*), а один — к роду *Mesoneta* Br., Redtb. et Ganlb., 1889 (*Mesonetidae*). Общее число остатков поденок из Кубеково — около 220 экз. (Жерихин, 1985).

В Кубеково найдено 44 экз. ручейников, из них описаны шесть видов филопотамид (табл. 1) и два вида некротаулиид (*Necrotaulius kubekovi* Sukatsheva, 1985 и *N. communis* sp. nov.). Самые древние представители семейства *Philopotamidae* найдены в среднем–верхнем триасе Киргизии в местонахождении Джайлоучо (*Prophilopotamus asiaticus* Sukatsheva, 1973). К настоящему времени всего известно более 30 видов ископаемых филопотамид из юры, мела, палеогена и неогена.

Типовой материал хранится в колл. лаб. артропод Палеонтологического ин-та им. А.А. Борися-

ка (ПИН) РАН. Терминология жилкования крыльев стандартная (Сукачева, 1982).

Авторы выражают глубокую благодарность А.П. Расницыну, А.Г. Пономаренко, А.С. Башкуеву и Д.В. Василенко (ПИН РАН) и В.Д. Иванову (СПбГУ, С.-Петербург) за ценные советы и консультации, а также Н.С. Гороховой (ООО “Издательство АСТ”) и М.Я. Поповой за большую техническую помощь. Работа поддержана грантом РНФ № 21-14-00284.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД TRICHOPTERA

ПОДОТРЯД ANNULIPALPIA (=HYDROPSYCHINA)

СЕМЕЙСТВО NECROTAULIIDAE HANDLIRSCH, 1906

Род *Necrotaulius* Handlirsch, 1906

Necrotaulius communis Sukatsheva et Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида *communis* *лат.* — обычный.

Голотип — ПИН, № 1255/670, прямой и обратный отпечатки полного переднего крыла; Красноярский край, Кубеково; средняя юра, итатская свита.

Описание (рис. 1, а). Переднее крыло узкое, его длина больше ширины в 3.3 раза. Вершина крыла закруглена, расположена напротив впадения RS_4 в край крыла. Наибольшая ширина крыла на уровне впадения CuA_2 в задний край. Передний край крыла прямой. Костальное поле в 1.4 раза уже субкостального. SC довольно длинная, оканчивается на уровне начала развилка F_5 на середине третьей четверти длины крыла. Имеется поперечная жилка $c-sc_1$ у основания крыла. В субкостальном поле две поперечные жилки: sc_1-rs_1 ближе к основанию крыла и sc_2-r у вершины SC. R слабоизогнутый у вершины. RS четырехветвистый. Ствол RS_{1+2} в 1.5 раза больше ствола RS_{3+4} . Ячеи DC и MC открытые. M четырехветвистая, разветвляется чуть проксимальнее разветвления RS. Ствол M_{1+2} в 1.4 раза длиннее ствола M_{3+4} . Имеется тиридий, т.е., небольшая осветленная часть крыловой мембраны у вершины M. Развилка F_5 в 1.3 раза длиннее развилка F_4 . Ячея TC длинная, CuP и A_1 оканчиваются на заднем крае крыла далеко друг от друга. Имеются две поперечные жилки: cu_a1-cup ближе к основанию крыла и cu_a2-cup у вершины развилка CuA. CuP образует слабый изгиб перед окончанием на середине длины крыла в светлой зоне мембраны, возможно, аркулуса. A_1 впадает в задний край крыла примерно на середине второй четверти его длины. Анальная петля короткая, сохранилась не полностью.

Размеры в мм: длина крыла 4.5, ширина 1.2.

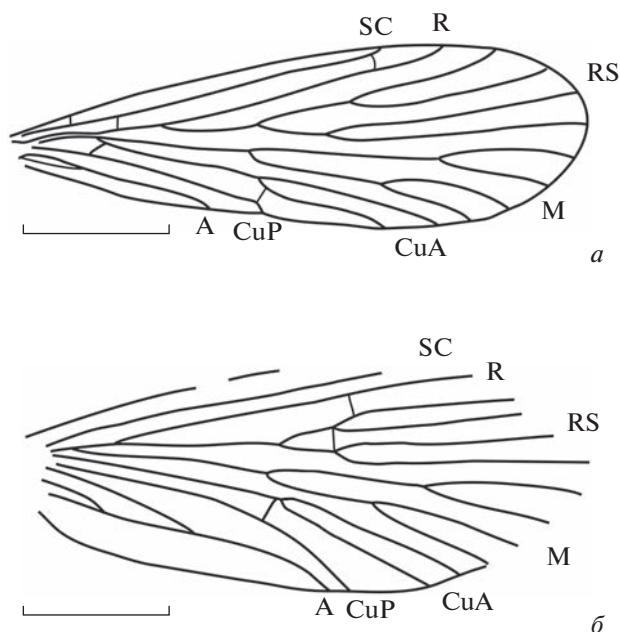


Рис. 1. Представители семейства Necrotauliidae, передние крылья: а — *Necrotaulius communis* sp. nov., голотип ПИН, № 1255/670; Красноярский край, местонахождение Кубеково; средняя юра, итатская свита; б — *Karataulius martae* sp. nov., голотип ПИН, № 2066/1301; Казахстан, местонахождение Каратау; верхняя юра, карабастауская свита. Длина масштабной линейки: фиг. а — 1 мм, фиг. б — 2 мм.

Сравнение. Описываемый вид наиболее близок по жилкованию к *N. kubekovi* Sukatsheva, 1985, отличаясь меньшей разницей в длине стволов M_{1+2} и M_{3+4} , гораздо более проксимальным расположением точки ветвления M по сравнению с точкой ветвления RS и меньшими размерами крыла.

Материал. Голотип.

Род *Karataulius* Sukatsheva, 1968

Karataulius martae Sukatsheva et Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 2

Вид назван в честь Марты Поповой, бесменного нашего помощника в жизни и работе.

Голотип — ПИН, № 2066/1301, прямой отпечаток полного переднего крыла; Казахстан, Каратау; верхняя юра.

Описание (рис. 1, б). Крыло довольно узкое, его длина больше ширины в 3.2 раза. Наибольшая ширина крыла на уровне впадения CuA_1 в задний край крыла. Передний край крыла слабовыпуклый. Костальное поле в своей средней части широкое, немного шире (в 1.5 раза) субкостального поля. SC довольно длинная, впадает в передний край немного дистальнее вершин развилков F_1 и F_2 . R прямой, без изгиба у окончания.

Дополнительные ветви на SC отсутствуют. Имеется прямая поперечная жилка $g-rs_1$, расположенная немного дистальнее начала развилка F_1 . RS четырехветвистая. Стволы развилков F_1 и F_2 короткие, одинаковой длины. Ячея DC закрыта прямой поперечной $rs_{1+2}-rs_{3+4}$. Ячея MC открыта. Ствол развилка F_3 в 1.7 раза длиннее ствола развилка F_4 . Вершина разветвления M расположена чуть проксимальнее места разветвления RS. Развилка F_5 длинный, его вершина расположена на уровне вершины разветвления RS. Все развилки одинаково узкие. Ячея TC открытая. CuP длинная, оканчивается немного дистальнее середины длины крыла. CuP и A_1 оканчиваются на заднем крае крыла далеко друг от друга. A_2 в 1.3 раза короче A_1 . Все анальные жилки заканчиваются остроконечно. Анальное поле средней ширины.

Размеры в мм: длина крыла 8.0, ширина 2.5.

Сравнение. Род *Karataulius* был известен только из Каратау по единственному виду. Новый вид отличается от типового *K. aeternus* Sukatsheva, 1968 из этого же местонахождения более длинным стволом M_{1+2} , почти одинаковыми стволами развилков F_1 и F_2 , дистальным ветвлением RS по сравнению с M, открытой ячеей TC, наличием поперечной жилки $g-rs_1$ и большими размерами.

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО PHILOPOTAMIDAE STEPHENS, 1829

Из местонахождения Каратау филопотамиды описываются впервые. Род *Archiphilopotamus* Sukatsheva, 1985 (Сукачева, 1985) до сих пор был известен только из средней юры Красноярского края (местонахождение Кубеково; Сукачева, Василенко, 2020), а род *Juraphilopotamus* Wang, Zhang et Ren, 2009 (Wang et al., 2009) — из средней юры Китая (местонахождение Даохутоу) (табл. 1).

Род *Archiphilopotamus* Sukatsheva, 1985

Определительная таблица видов
рода *Archiphilopotamus*
по изолированным передним крыльям

- 1 (4) Насекомые мелкие, передние крылья не более 5.0 мм.
- 2 (3) CuP и A_1 оканчиваются вблизи друг от друга. Ствол развилка F_1 короче ствола F_2*A. mancus* Sukatsheva, 1985
- 3 (2) CuP и A_1 оканчиваются в одной точке. Ствол развилка F_1 равен стволу F_2*A. kubekovensis* Sukatsheva et Vasilenko, 2020
- 4 (1) Насекомые среднего размера, передние крылья более 5.0 мм.

- 5 (6) Ствол развилка F_3 короче ствола развилка F_4*A. luxus* Sukatsheva, 1985
- 6 (5) Ствол развилка F_3 длиннее ствола развилка F_4 .
- 7 (8) Жилка RS_{1+2} изгибается к RS_1 , сливается с ним, а затем отходит снова, образуя уже настоящий развилка F_1*A. absurdus* Sukatsheva et Vasilenko, 2020
- 8 (7) Жилка RS_{1+2} не изгибается к RS_1*A. expectatus* sp. nov.

Archiphilopotamus expectatus Sukatsheva et Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида *expectatus* *лат.* — ожидаемый.

Голотип — ПИН, № 2066/1304, прямой отпечаток почти полного переднего крыла; Казахстан, Каратау; верхняя юра.

Описание (рис. 2, а). Крыло довольно широкое, его длина больше ширины почти в 2.6 раза. Наибольшая ширина крыла на уровне впадения SuA_2 в задний край. Передний край крыла слабо-выпуклый. Костальное поле в своей средней части широкое, в 1.2 раза шире субкостального. SC довольно короткая, впадает в передний край крыла проксимальнее границы третьей четверти длины крыла, немного дистальнее вершин развилков F_1 и F_2 . R прямой, со слабым, длинным изгибом у окончания. Дополнительная ветвь SC слабо косящая, расположена значительно проксимальнее начала развилка F_5 . Имеется поперечная жилка $g-rs_1$ немного дистальнее ветвления развилка F_1 . RS четырехветвистая. Ствол развилка F_1 немного длиннее ствола F_2 . Ячея DC очень короткая, в 1.9 раза короче ячей MC, закрыта слабо косою жилкой $rs_2 - rs_3$, расположенной дистальнее оснований развилков F_1 и F_2 . M разветвляется чуть проксимальнее места разветвления RS. Ствол M_{1+2} в 1.2 раза длиннее ствола M_{3+4} . Ячея MC закрыта косою поперечной жилкой $m_{1+2} - m_3$. Развилка F_5 в 1.5 раза длиннее развилка F_4 . Ячея TC довольно широкая, закрыта прямой поперечной жилкой $m_{3+4} - suA_1$. Имеется косящая поперечная жилка $suA_2 - sup$. Место впадения A_1 в задний край крыла не сохранилось. A_2 и A_3 видны очень плохо.

Размеры в мм: длина крыла 9.0, ширина 3.4.

Сравнение. Новый вид наиболее сходен со среднеюрскими видами из местонахождения Кубеково (Сукачева, Василенко, 2020), особенно с *A. luxus* Sukatsheva, 1985 (Сукачева, 1985), отличающийся деталями жилкования (см. определительную таблицу).

Материал. Голотип.

Под *Juraphilopotamus* Wang, Zhao et Ren, 2009

 Определительная таблица видов
 рода *Juraphilopotamus* по передним крыльям

- 1 (4) Довольно крупные насекомые, длина передних крыльев не менее 11.0 мм. Развилки на R тупоконечный или ковшеобразный. Ячей DC короче ячей MC в 1.3 раза.
- 2 (3) Длина передних крыльев 14.0 мм. Имеется поперечная жилка cu_{a2} — sup. Развилки на R ковшеобразный. Окраска в виде темных пятен.....
*J. callidus* Sukatsheva et Aristov, 2020.
- 3 (2) Длина передних крыльев 11.0–12.0 мм. Поперечная жилка cu_{a2} — sup отсутствует. Развилки на R тупоконечный. Окраски в виде пятен нет.....
*J. lubricus* Wang, Zhao et Ren, 2009.
- 4 (1) Мелкие насекомые, длина передних крыльев 5.0–6.0 мм. Развилки на R остроконечный или ковшеобразный. Ячей DC короче ячей MC.
- 5 (8) Развилки на R остроконечный. Ячей DC короче ячей MC не менее чем в 3 раза.
- 6 (7) Ячей DC короче ячей MC в 4 раза. CuP перед своим окончанием не образует коленчатого изгиба.
*J. funeralis* Sukatsheva et Vasilenko, 2020.
- 7 (6) Ячей DC короче ячей MC в 3 раза. CuP перед своим окончанием образует коленчатый изгиб.....*J. similis* sp. nov.
- 8 (5) Развилки на R ковшеобразный. Ячей DC в 1.1 раза короче ячей MC..... *J. inopinatus* sp. nov.

Juraphilopotamus inopinatus Sukatsheva et Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 2

Название вида *inopinatus* лат. — неожиданный.

Голотип — ПИН, № 2997/249, прямой и обратный отпечатки полного переднего крыла; Казахстан, Каратау; верхняя юра.

Описание (рис. 2, б). Крыло довольно широкое, его длина больше ширины в 2.6 раза. Наибольшая ширина крыла на уровне впадения CuA_2 в задний край крыла. Костальное поле широкое, в 1.4 раза шире субкостального. SC довольно короткая, оканчивается на уровне окончания CuA_2 несколько дистальнее середины длины крыла. Имеется косая ветвь SC, расположенная немного проксимальнее ветвления M, в середине второй четверти длины крыла. R прямой, с большим ковшеобразным развилком на конце. Ячей DC закрытая, широкая, короче ячей MC в 1.1 раза и в 1.7 раза короче своего ствола. Поперечная жилка rs_2 — rs_3 , закрывающая ячей DC, прямая, расположена почти на равном расстоянии от вершин развилков F_1 и F_2 . Вершина развилка F_2 расположена немного дистальнее вершины F_1 . Имеется прямая поперечная жилка rs_4 — m_1 . Ствол ячей MC короче

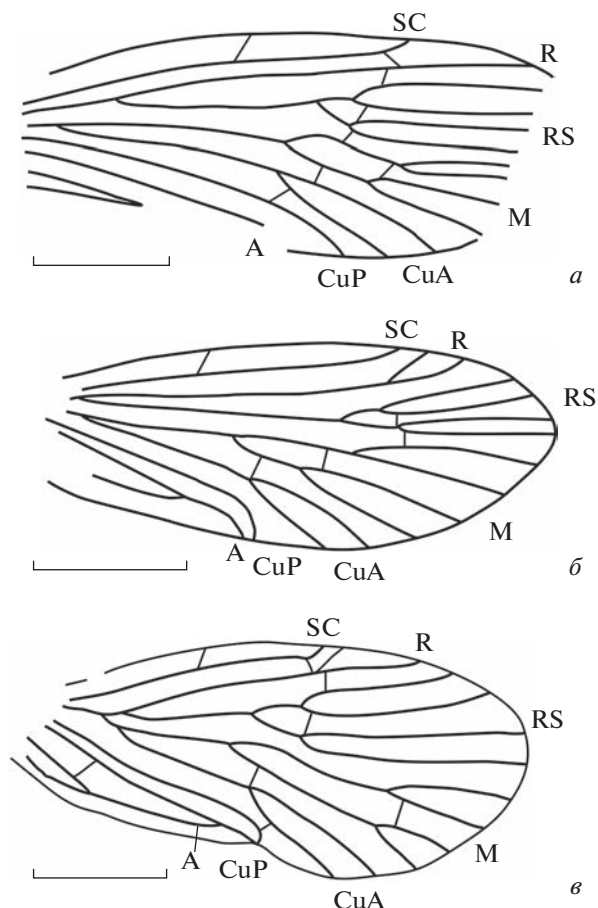


Рис. 2. Представители семейства Philopotamidae, передние крылья: а — *Archiphilopotamus expectatus* sp. nov., голотип ПИН, № 2066/1304; Казахстан, местонахождение Каратау; верхняя юра, карабастауская свита; б — *Juraphilopotamus inopinatus* sp. nov., голотип ПИН, № 2997/249; Казахстан, местонахождение Каратау; верхняя юра, карабастауская свита; в — *J. similis* sp. nov., голотип ПИН, № 1255/665; Красноярский край, местонахождение Кубеково; средняя юра, итатская свита. Длина масштабной линейки: фиг. а, б — 2 мм, фиг. в — 1 мм.

ячей в 1.1 раза. Ствол M_{1+2} длиннее ствола M_{3+4} в 1.5 раза. Ячей MC закрыта прямой поперечной жилкой m_{1+2} — m_3 . M разветвляется немного дистальнее середины второй четверти длины крыла. RS разветвляется на середине длины крыла. Ячей TC довольно короткая, закрыта прямой поперечной жилкой m_{3+4} — cu_{a1+2} . F_5 длинный. CuP и A_1 довольно короткие, оканчиваются на заднем крае крыла немного проксимальнее середины длины крыла, в одной точке. CuP плавно изгибается перед своим окончанием. Фрагмент A_2 в 1.3 раза короче A_1 . Остальная часть анального поля сохранилась плохо.

Размеры в мм: длина крыла 6.1, ширина 2.0.

Сравнение. См. определительную таблицу рода *Juraphilopotamus*.

Материал. Голотип.

Juraphilopotamus similis Sukatsheva et Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 3

Название вида *similis* лат. — близкий.

Голотип — ПИН, № 1255/665, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Красноярский край, Кубеково; средняя юра, итатская свита.

Описание (рис. 2, в). Крыло довольно узкое, его длина больше ширины в 2.5 раза. Передний край прямой. Вершина крыла закруглена. Наибольшая ширина крыла на уровне впадения ScA_2 в задний край. Костальное и субкостальное поля равной ширины. SC довольно короткая, оканчивается на уровне окончания ScA_2 несколько дистальнее середины третьей четверти длины крыла. Ветвь SC косая, расположена в середине второй четверти длины крыла несколько проксимальнее начала ветвления M. R слабо выпуклый с островершинным развилком, в который впадает поперечная $sc-r$. Вершина развилка расположена на уровне окончания SC. Ячей DC закрыта прямой поперечной жилкой r_2-r_3 . Имеется прямая жилка $r-rs_{1+2}$ дистальнее вершины SC. M разветвляется проксимальнее точки ветвления RS. Стволы развилков F_1 и F_2 одинаковой длины. Ствол F_3 длиннее ствола F_4 в 1.2 раза. Ячей MC закрыта прямой поперечной жилкой m_2-m_3 . Ячей TC закрыта прямой поперечной жилкой $m_{3+4}-cu_{1+2}$. Развилки F_3 и F_4 довольно короткие. Развилка F_5 длинный, его вершина расположена на уровне середины длины крыла. CuP и A_1 впадают в задний край крыла в одной точке на уровне середины длины крыла. CuP коленообразно изгибается перед окончанием. Имеется короткая прямая жилка $cu_{A_2}-cup$. A_2 очень длинная, короче A_1 только в 1.2 раза. На жилке A_3 имеется слабый излом, обычно соответствующий месту впадения поперечной жилки, соединяющей A_3 с задним краем крыла (Сукачева, Аристов, 2020). Имеется косая поперечная жилка a_1-a_2 .

Размеры в мм: длина крыла 4.0, ширина 1.6.

Сравнение. См. определительную таблицу рода *Juraphilopotamus*.

Замечания. Род *Juraphilopotamus* Wang et al., 2009 был описан из средней юры Китая (местонахождение Даохугоу) в семействе *Philopotamidae*. Однако, впоследствии (Gao et al., 2013) этот род был перенесен в семейство *Hydrobiosidae* Ulmer, 1905 на основании того, что первый и второй членики максиллярных пальп у него более сходны по форме с таковыми у семейства *Hydrobiosidae*, хотя жилкование передних крыльев, с нашей точки зрения, почти идентично с жилкованием передних крыльев *Philopotamidae* (Сукачева, Аристов, 2020). На основании такого же

сходства жилкования мы считаем, что и *Pulcher-cylindratus punctatus* Gao et al., 2013 должен относиться к семейству *Philopotamidae*, а не *Hydrobiosidae*.

Материал. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристов Д.С., Сукачева И.Д. Новые насекомые (Insecta: Trichoptera, Reculida, Eoblattida) из мезозоя Азии // Палеонтол. журн. 2018. № 4. С. 53–61.
- Галицкий В.В., Геккер Р.Ф., Костенко Н.Н., Сакулина Г.В. Каратауское юрское озеро // Путеводитель экскурсии пятой палеоэколого-литологической сессии на юрские отложения хребта Каратау в Южном Казахстане. 14–19 сентября 1968 г. Алма-Ата, 1968. С. 1–37.
- Геккер Р.Ф. Каратауское местонахождение фауны и флоры юрского возраста // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1948. Т. 15. Вып. 1. С. 7–85.
- Долин В.Г., Панфилов Д.В., Пономаренко А.Г., Притыкина Л.Н. Ископаемые насекомые мезозоя. Киев: Наук. думка, 1980. 135 с.
- Долуденко М.П., Орловская Э.Р. Юрская флора Каратау. М.: Наука, 1976. 264 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 284).
- Долуденко М.П., Сакулина Г.В., Пономаренко А.Г. Геологическое строение района уникального местонахождения позднеюрской фауны и флоры Аулие (Каратау, Южный Казахстан). М., 1990. 38 с.
- Еськов К.Ю. О закономерностях филогенеза // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра, 1994. С. 199–205.
- Жерихин В.В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые) // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1978. Т. 165. 198 с.
- Жерихин В.В. Насекомые // Юрские континентальные биоценозы Южной Сибири и сопредельных территорий. М.: Наука, 1985. С. 100–131 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 213).
- Мартынов А.В. О некоторых результатах изучения насекомых юрских сланцев Туркестана // Докл. АН СССР. 1925. № 1. С. 105–108.
- Панфилов Д.В. Эколого-ландшафтная характеристика юрской фауны насекомых Каратау // Юрские насекомые Каратау. М.: Наука, 1968. С. 7–22.
- Полянский Б.В., Долуденко М.П. О седиментогенезе верхнеюрских карбонатных флишоидных отложений хр. Каратау (Южный Казахстан) // Литол. и полезн. ископ. 1978. № 3. С. 78–88.
- Пономаренко А.Г. Особенности тафономии органических остатков в континентальных озерных и вулканических формациях // Тафономия наземных организмов. Саратов, 1997. С. 880–889.
- Пономаренко А.Г. Эволюция экосистем континентальных водоемов // Матер. III Всеросс. симп. по амфибиотическим и водным насекомым. Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран. Воронеж: Воронеж. гос. ун-т, 2007. С. 228–260.
- Пономаренко А.Г., Сукачева И.Д., Башкуев А.С. Особенности фауны верхнеюрского местонахождения Кара-

тау // Матер. Первого всеросс. совещ. “Юрская система России: Проблемы стратиграфии и палеогеографии” / Ред. Захаров В.А. М.: ГИН РАН, 2005. С. 195–197.

Пономаренко А.Г., Сукачева И.Д., Василенко Д.В. Некоторые особенности распространения ручейников (Insecta: Trichoptera) в мезозое Евразии // Палеонтол. журн. 2009. № 3. С. 46–58.

Расницын А.П. Гриллоблаттиды – современные представители отряда протоблаттид (Insecta, Protoblattodea) // Докл. АН СССР. 1976. Т. 228. № 2. С. 502–504.

Расницын А.П. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоэволюционные кризисы / Ред. Татаринов Л.П., Расницын А.П. М., 1987. С. 46–64.

Сукачева И.Д. Новые юрские ручейники (Trichoptera) из Каратау // Юрские насекомые Каратау. М.: Наука, 1968. С. 175–179.

Сукачева И.Д. Новые ручейники (Trichoptera) из мезозоя Средней Азии // Палеонтол. журн. 1973. № 5. С. 100–107.

Сукачева И.Д. Историческое развитие ручейников (Trichoptera) // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1982. Т. 197. 112 с.

Сукачева И.Д. Юрские ручейники Южной Сибири // Юрские насекомые Сибири и Монголии. М., 1985. С. 115–119 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 211).

Сукачева И.Д. Ручейники. Phryganeidae // Позднемезозойские насекомые Восточного Забайкалья. М.: Наука, 1990. С. 94–123 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 239).

Сукачева И.Д. Новые ископаемые представители отряда ручейников (Phryganeida) из Монголии // Новые таксоны ископаемых беспозвоночных Монголии. М.: Наука, 1992. С. 111–117 (Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 41).

Сукачева И.Д. Особенности фауны ручейников (Trichoptera) раннего мела Англии // Матер. докладов 5-го трихоптериолог. симп. Воронеж: АОЗТ фирма “Квадрат”, 1997. С. 46–50.

Сукачева И.Д., Аристов Д.С. Новые ручейники (Insecta: Trichoptera) семейства Vitimotauliidae и Philopotamidae из местонахождения Хасурты (нижний мел России) с кратким обзором ископаемой мировой фауны // Палеонтол. журн. 2020. № 4. С. 54–63.

Сукачева И.Д., Василенко Д.В. Новые ручейники семейства Philopotamidae (Insecta: Trichoptera) из средней юры Сибири (местонахождение Кубеково) // Палеонтол. журн. 2020. № 1. С. 50–55.

Сукачева И.Д., Расницын А.П. Юрские насекомые (Insecta) местонахождения Сай-Сагул (Киргизия, Южная Фергана) // Палеонтол. журн. 2004. № 2. С. 64–68.

Ушаков С.А., Ясаманов Н.А. Дрейф материков и климаты планеты. М.: Мысль, 1984. 206 с.

Allen P., Wimbledon W.A. Correlation of NW European Purbeck-Walden (nonmarine Lower Cretaceous) as seen from the English type-areas // Cret. Res. 1991. V. 12. P. 511–526.

Ansorge J. Revision of the “Trichoptera” described by Geinitz and Handlirsch from the lower Toarcian of Dobbertain (Germany) based on new material // Proc. 10th Int.

Symp. Trichoptera—Nova Suppl. Ent. Keltern. 2002. V. 15. P. 55–74.

Ansorge J. Upper Liassic Amphiesmenopterans (Trichoptera + Lepidoptera) from Germany – a review // Acta Zool. Cracov. 2003. V. 46. (Suppl.-Fossil Insects). P. 285–290.

Averianov A.O., Lopatin A.V., Skutschas P.P. et al. Discovery of Middle Jurassic mammals from Siberia // Acta Palaeontol. Pol. 2005. V. 50. № 4. P. 789–797.

Bode A. Orthoptera und Neuroptera aus dem Oberen Lias von Braunschweig // I. Preuss. Geol. Landesanst. 1905. Bd 25. S. 218–245.

Bode A. Die Insekten fauna des Ostniedersächsischen oberen Lias // Palaeontogr. A. 1953. Bd 103. Lief. 1–4. S. 1–375.

Botosaneanu L. Caddisflies (Trichoptera) from Turonian (Upper Cretaceous) amber of New Jersey // Amer. Mus. Novit. 1995. № 10024 (3141). P. 1–7.

Cockerell T.D.A. Some American fossil insects // Proc. U. S. Nat. Mus. 1916. V. 51. № 2146. P. 89–106.

Darlington R.J. Zoogeography: the Geographical Distribution of Animals. N.Y.: Wiley, 1957. 675 p.

Dzik J., Sulej T., Niedźwiedzki G. Possible link connecting reptilian scale with avian feathers from the early Late Jurassic of Kazakhstan // Hist. Biol. 2010. V. 22. № 4. P. 394–402.

Eskov K.Y., Sukatsheva I.D. Geographical distribution of the Paleozoic and Mesozoic caddisflies (Insecta: Trichoptera) // Proc. of the Eighth intern. Symp. on Trichoptera. Columbus: Ohio Biological Survey, 1997. P. 5–8.

Gao Y., Yao Y., Ren D. A new Middle Jurassic caddisfly (Trichoptera, Hydrobiosidae) from China // Foss. Rec. 2013. V. 16. № 1. P. 111–116.

Geinitz F.E. Der Jura von Dobbertain in Mecklenburg und seine Versteinerungen // Z. Dtsch. Geol. Ges. 1880. Bd 32. S. 510–535.

Geinitz F.E. Über die Fauna des Dobbertainer Lias // Z. Dtsch. Geol. Ges. 1884. Bd 36. S. 566–583.

Giebel C.G.A. Die Insekten und Spinnen der Vorwelt, mit starker Berücksichtigung der lebenden Insekten und Spinnen; monographisch dargestellt. Bd. 2. Leipzig, 1856. S. 1–258.

Handlirsch A. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig: W. Engelmann Verl., 1906–1908. Bd 1–3. 1430 s.

Hong Y.C. Middle Jurassic Fossil Insects in North China. Beijing: Geol. Publ. House, 1983. 104 p.

Jarzembowski E.A. Fossil caddisflies (Insecta: Trichoptera) from the Weald Clay of the Weald // Proc. Geol. Assoc. 1991. V. 102. P. 93–108.

Jarzembowski E.A. Fossil caddisflies (Insecta: Trichoptera) from the Early Cretaceous of southern England // Cret. Res. 1995. V. 16. P. 695–703.

Khramov A.V., Lukashevich E.D. A Jurassic dipteran pollinator with an extremely long proboscis // Gondwana Res. 2019. V. 71. P. 210–215.

Kopylov D.S., Rasnitsyn A.P., Aristov D.S. et al. The Khasurti Fossil Insect Lagerstätte // Paleontol. J. 2020. V. 54. № 11. P. 1221–1394.

Liu Y., Zhang W., Yao Y., Ren D. A new fossil of the Necrotauliidae (Insecta: Trichoptera) from the Jiulongshan For-

mation of China and its taxonomic significance // PLoS ONE. 2014. V. 9(12): e114968.

Novokshonov V.G., Ivanov V.D., Sukatsheva I.D. New Jurassic caddis flies (Insecta, Phryganeida = Trichoptera) from Siberia and Mongolia // Paleontol. J. 1995. V. 29. № 4. P. 157–163.

Pierwola A.A., Grimaldi D.A. First New World Necrotaulius reflects the Laurasian land masses (Insecta: Amphiesmeroptera: Necrotauliidae) // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2022. V. 304. № 1. P. 37–50.

Rasnitsyn A.P., Quicke D.L. (eds.). History of Insects. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. 517 p.

Sukatsheva I.D. The Early Cretaceous caddisfly fauna of England // Proc. of the Ninth Intern. Symp. on Trichoptera. Chiang Mai, 1998. P. 371–375.

Sukatsheva I.D. New representative of Philopotamidae (Trichoptera) family from the Upper Cretaceous of Kazakhstan // Prace Museum Ziemi. 2001. № 46. P. 65–66.

Sukatsheva I.D., Jarzembowski E.A. Fossil caddis-flies (Insecta: Trichoptera) from the Early Cretaceous of Southern England II // Cret. Res. 2001. V. 22. P. 685–694.

Thomson U., Ross A.J., Coram R.A. A review of Necrotaulids from the Triassic / Jurassic of England (Trichoptera: Necrotauliidae) // Psyche. V. 2018. Article ID 6706120. P. 1–12.

Tillyard R.J. The Panorpid complex in the British Rhaetic and Lids // Fossil Insects. 1933. № 3. P. 7–79.

Wang M., Zhao Y., Ren D. New fossil caddisfly from Middle Jurassic of Daohugou, Inner Mongolia, China (Trichoptera: Philopotamidae) // Progr. in Natur. Sci. 2009. V. 19. P. 1427–1431.

<https://doi.org/10.1016/j.pnsc.2009.01.012>

Wichard W., Müller P., Wang B. Philopotamid genus Wormaldia (Insecta, Trichoptera) embedded in mid-Cretaceous Burmese amber // Palaeodiver. 2020. V. 13. P. 39–47.

Wichard W., Poinar O. Köcherfliegen aus dem Birma Berstein der oberen Kreide von Myanmar (Insecta, Trichoptera) // Mitt. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Hamburg. 2005. H. 89. S. 129–136.

Wichard W., Wang B. New Cretaceous caddisflies from Burmese amber (Insecta, Trichoptera) // Cret. Res. 2016. V. 61. P. 129–135.

Wootton R.J. The evolution insects in fresh water ecosystems // Essays in Hydrobiol. Univ. of Exeter, 1972. P. 69–82.

Wu H., Huang D. A new species of Liadotaulius (Insecta, Trichoptera) from the Middle Jurassic of Daohugou, Inner Mongolia // Acta Geol. Sin. 2012. V. 86. № 2. P. 320–324. <https://doi.org/10.1111/j.1755-6724.2012.00662.x>

Zhang W., Shin Ch., Ren D. Two new fossil caddisflies (Amphiesmenoptera: Trichoptera) from the middle Jurassic of northeastern China // Alcheringa: Australas. J. Palaeontol. 2017. V. 41. № 1. P. 22–29.

Объяснение к таблице V

Фиг. 1. *Necrotaulius communis* sp. nov., голотип ПИН, № 1255/670, переднее крыло; Красноярский край, местонахождение Кубеково; средняя юра, итатская свита.

Фиг. 2. *Karataulius martae* sp. nov., голотип ПИН, № 2066/1301; Казахстан, местонахождение Каратау; верхняя юра, карабастауская свита.

Длина масштабной линейки: фиг. 1 – 1 мм, фиг. 2 – 2 мм.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1. *Archiphilopotamus expectatus* sp. nov., голотип ПИН, № 2066/1304; Казахстан, местонахождение Каратау; верхняя юра, карабастауская свита.

Фиг. 2. *Juraphilopotamus inopinatus* sp. nov., голотип ПИН, № 2997/249; Казахстан, местонахождение Каратау; верхняя юра, карабастауская свита.

Фиг. 3. *Juraphilopotamus similis* sp. nov., голотип ПИН, № 1255/665; Красноярский край, местонахождение Кубеково; средняя юра, итатская свита.

Длина масштабной линейки: фиг. 1, 2 – 2 мм, фиг. 3 – 1 мм.

New Caddisflies (Insecta: Trichoptera, Necrotauliidae, Philopotamidae) from the Jurassic of Asia and Their Triassic Ancestors

I. D. Sukatsheva¹, N. D. Sinitschenkova¹

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

From the Jurassic of Asia, new representatives of the caddisfly order from the families Necrotauliidae and Philopotamidae are described. From the Upper Jurassic (Karabastau Formation) locality of Karatau in South Kazakhstan, *Karataulius martae* sp. nov., *Archiphilopotamus expectatus* sp. nov. and *Juraphilopotamus inopinatus* sp. nov., while from the Middle Jurassic (Itat Formation) locality Kubekovo, Krasnoyarsk Territory, *Necrotaulius communis* sp. nov. and *Juraphilopotamus similis* sp. nov. are described. Keys for species of the genera *Archiphilopotamus* Sukatsheva, 1985 and *Juraphilopotamus* Wang, Zhao et Ren, 2009 are given. Data on the stratigraphic and geographical distribution of the Mesozoic representatives of the Philopotamidae are given.

Keywords: Insecta, caddisflies, Trichoptera, Triassic, Jurassic, new species

УДК 595.793

НОВЫЙ ВИД СЕМЕЙСТВА ELECTROTOMIDAE (HYMENOPTERA, SYMPHYTA, TENTHREDINOIDEA) ИЗ БАЛТИЙСКОГО ЯНТАРЯ

© 2023 г. А. П. Расницын^а, ^с, *, А. Р. Манукян^б, **

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

^бКалининградский музей янтаря, Калининград, 236035 Россия

^сМузей естественной истории, Лондон, SW7 5BD, Англия

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

**e-mail: manukyan@list.ru

Поступила в редакцию 04.03.2023 г.

После доработки 15.03.2023 г.

Принята к публикации 15.03.2023 г.

Из позднеэоценового балтийского янтаря по личинке (предкуколке) описан вид *Electrotoma korylovi* sp. nov., который является второй находкой ископаемого семейства Electrotomidae. Новый вид отличается от ранее известного *E. succini* более сближенными антенной и глазом, симметричным лабрумом, менее укороченным наличником и более богатой хетотаксией головы и груди. Состав сининклюзов *E. korylovi* доказывает ранее высказанную гипотезу, предполагающую сочетание ряда нестандартных обстоятельств, обуславливающих попадание электротомид в смолу.

Ключевые слова: насекомые, пилильщики, поздний эоцен, приабон, Electrotomidae, Балтийский янтарь

DOI: 10.31857/S0031031X23050070, **EDN:** XLAQPS

ВВЕДЕНИЕ

Вымершее семейство тентрединоидных перепончатокрылых Electrotomidae Rasnitsyn, 1977 (Hymenoptera, Symphyta) было описано по единственной личинке *Electrotoma succini* Rasnitsyn, 1977 из балтийского янтаря (Расницын, 1977). Электротомиды были отнесены к инфраотряду Tenthredinomorpha и надсемейству Tenthredinoidea из-за сложного расчленения стеральной поверхности брюшка, сходного с таковым у личинок базальных тентрединоидов семейства Blasticotomidae, и положению антенн дорсальнее глазков. У личинок остальных перепончатокрылых, кроме Xyelidae, стернито брюшка плоские или (у части Siricomorpha, в т.ч. Pamphilioidea) пересечены только поперечными складками, а глазки, если развиты, расположены не выше (обычно вентральнее) антенн. От личинок Xyelidae, в т.ч. и от Macroxyelinae с дорсальным положением глазков, электротомиды отличаются глазком, не соприкасающимся с антенной, конической вершиной брюшка и плоским, без складок, девятым стернитом брюшка. От личинок других тентрединоидов личинки Electrotomidae отличаются конической формой последнего тергита брюшка и субанальной лопастью, независимой от ложноножек последнего сегмента. В пределах надсемейства Tenthredinoidea электротомиды сближаются с Blasticotomidae по отсутствию развитых ложноножек и по сходству расчленения стер-

нальной поверхности сегментов брюшка, а также с Argidae и Pergidae — по нерасчлененным боковым фестонам сегментов брюшка. При этом они отличаются от бластикотомид, помимо отсутствия характерной для последних модификации задних тергитов брюшка, глазками, удаленными от антенн, короткими двучлениковыми антеннами и утратой членистых субанальных придатков (предположительно церков). От других тентрединоидов электротомиды отличаются отсутствием функциональных брюшных ножек и конической вершины брюшка. В целом, до более детального анализа филогенетических отношений в надсемействе Tenthredinoidea, электротомид можно предположительно рассматривать как раннюю боковую ветвь, сестринскую по отношению к основному стволу надсемейства, включающего в себя Argidae, Pergidae, Tenthredinidae, Diprionidae и Cimbicidae.

В 2018 г. в фонды Калининградского музея янтаря (КМЯ) поступил янтарь с включением предкуколки Electrotomidae, которая была идентифицирована как новый вид семейства. Хорошая сохранность экземпляра позволила уточнить некоторые детали строения семейства и оценить характер изменчивости признаков строения головной капсулы, антенн и хетотаксии.

Авторы выражают признательность администрации Калининградского музея янтаря за при-

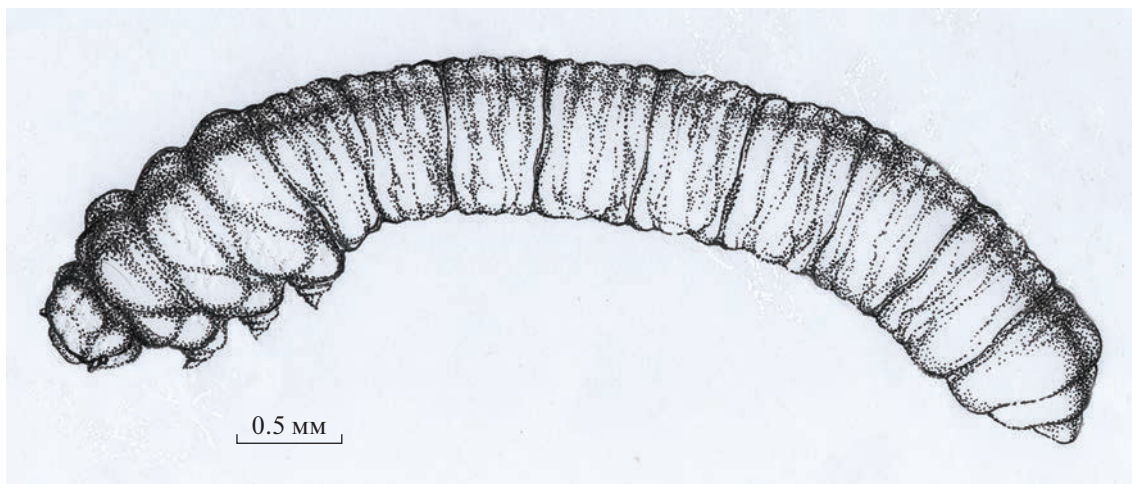


Рис. 1. *Electrotoma kopylovi* sp. nov., голотип КМЯ № 6472, общий вид с дорсальной поверхности.

обретение образца с включением описываемого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Образец балтийского янтаря происходит из карьера Приморский калининградского месторождения (54.9° с.ш., 19.9° в.д., палеокоординаты 53.9° с.ш., 15.2° в.д.; по: Paleobiology Database, 2023). Янтарь хранится в коллекции КМЯ. Камень субаэреального происхождения размерами 10 × 5 × 4 мм (табл. VII, фиг. 1, 2; см. вклейку), без следов окисления и пиритизации, не подвергался каким-либо химическим и физическим воздействиям. Возраст балтийского янтаря нами принимается как приабонский (поздний эоцен) (Perkovsky et al., 2007; Александрова, Запорожец, 2008а, б; Paleobiology Database, 2023). Фотографии подготовлены с помощью фотокамеры Canon EOS 6D, соединенной со стереомикроскопом Leica M60; для увеличения глубины резкости использовалась программа Helicon Focus 6.7.1. В статье принята терминология из: Yuasa, 1923, Smith, 1967 и Расницын, 1969, 1977. Все размеры даны в мм, обозначения частей головной капсулы показаны на табл. VII, фиг. 3, 4.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД HYMENOPTERA

ПОДОТРЯД SYMPHYTA

ИНФРАОТРЯД TENTHREDINOMORPHA

НАДСЕМЕЙСТВО TENTHREDINOIDEA LATREILLE, 1803

СЕМЕЙСТВО ELECTROTOMIDAE RASNITSYN, 1977

Диагноз. В дополнение к признакам, перечисленным в первоописании (Расницын, 1977): антенны двучлениковые, наличник подразделен

на ante- и постклипеус, верхняя губа симметричная или асимметричная, сегменты брюшка, кроме двух или трех последних (IX–X или VIII–X), дорсально с четырьмя поперечными складками.

Род *Electrotoma* Rasnitsyn, 1977

Electrotoma kopylovi Rasnitsyn et Manukyan, sp. nov.

Табл. VII, VIII (см. вклейку)

Вид назван в честь исследователя ископаемых перепончатокрылых Д.С. Копылова из Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН).

Голотип — КМЯ № 6472; балтийский янтарь калининградского месторождения (пос. Янтарный Калининградской обл.) размерами 10 × 5 × 4 мм (табл. VII, фиг. 1, 2), без следов окисления и пиритизации, не подвергался каким-либо химическим и физическим воздействиям. Сининклюзы: волоски Fagaceae (Alekseev, Alekseev, 2014), фрагмент листа; Arachnida, Acari; Insecta indet. (фрагментированный, возможно Hymenoptera, Formicidae); Diptera, Nematocera indet.; включения песка.

Описание (рис. 1, 2). Головная капсула с симметрично расположенными светлыми (предположительно исходно желтыми) пятнами на боках головной капсулы и на лобном склерите (рис. 2). Голова тентрединоидного типа строения. Антеннарии и глазки удалены от лобного шва, глазки располагаются дорсолатеральнее антенн на расстоянии явно меньше диаметра глазка. Антенны очень короткие двучлениковые. Лобный склерит с двумя широко расставленными бороздками у границы с наличником. Наличник короткий, отчетливо подразделенный на ante- и постклипеус (табл. VII, фиг. 3, 4); его ширина более чем в четыре раза больше высоты. Верхняя губа симметричная, с короткой резкой вырезкой посередине. Максиллярные и лабиальные щупики короткие, трехчлениковые, коротко-пальце-

видные. Медиальная лопасть нижней губы (то-таглосса) сильно удлинённая. Грудные ноги слабые, четырехчлениковые, в т.ч. когтевидный претарз (вертлуг слит с бедром, лапка с голенью); коготок маленький, крючковидный. Заднегрудные дыхальца рудиментарные. Сегменты брюшка, кроме трех последних (VIII–X), дорсально с четырьмя поперечными складками. Продольные боковые фестоны узкие, не разделенные на супрапедальную и субспиракулярную лопасти. Вентральная поверхность первых восьми сегментов разделена на четыре поперечных поля, из которых второе наиболее длинное; в задней половине поля несут два крупных, посередине не смыкающихся поперечных бугра, по положению соответствующих и, вероятно, гомологичных ложноножкам других тентрединоидов (табл. VIII). Сегмент IX дорсально и латерально практически не расчлененный (лишь с косой короткой складкой по бокам), вентрально — лишь с одной поперечной складкой. Десятый сегмент конический, с неполной поперечной складкой; вентрально несет короткие парные подталкиватели и узкую, независимую от подталкивателей треугольную субанальную лопасть. Покровы тела слабо пигментированные, тонко шагреневые, без следов рисунка. Цервикалии затемнены.

Хетотаксия. Головная капсула со сравнительно длинными торчащими щетинками (волосками) числом более 20 пар, в т.ч. с двумя парами на наличнике; на лабруме щетинки отсутствуют. Опушение присутствует на грудном отделе, на ногах только одна пара на передней поверхности тибготарза. На боках головы, по-видимому, около 10 щетинок, из них одна ниже, вторая — на уровне антенн, третья — на уровне глазка. На лбу четыре пары, расположенные вдоль лобного шва, по одной в основании мандибул. В затылочной части две щетинки. Ментум с двумя парами щетинок, субментум — с одной парой, пальпиферы (основание максиллярного щупика) с двумя щетинками. На боках переднеспинки более десяти щетинок, на боках среднеспинки и заднеспинки — по пять щетинок. На дорсальной стороне первого сегмента груди по четыре щетинки, на второй и третьей — по одной паре. Длина щетинок головной капсулы приблизительно вдвое больше длины щетинок боковых поверхностей первого и второго сегментов груди и приблизительно в три раза больше длины щетинок третьего сегмента. На боковых фестонах первого сегмента брюшка по одной щетинке.

Размеры в мм. Длина тела 7.5–7.6 мм (рис. 1), максимальная ширина груди около 1.2 мм, брюшка — 1.0 мм. Длина головной капсулы без наличника около 0.6 мм, ширина чуть более 0.6 мм.

Сравнение. Отличается от *E. succini* Rasnitsyn, 1977 более сближенными антенной и глазком, симметричным лабрумом, менее укорочен-



Рис. 2. *Electrotoma kopylovi* sp. nov., голова спереди.

ным и отчетливо подразделенным на анте- и постклипеус наличником, более богатой хетотаксией головы и груди. У *E. kopylovi* sp. nov. лобный склерит с двумя широко расставленными бороздками у границы с наличником, которые у *E. succini* тесно сближены.

Материал. Голотип.

ОБСУЖДЕНИЕ

Помимо наиболее важных признаков, указанных в сравнении *E. kopylovi* sp. nov., можно отметить также ряд менее показательных отличий от *E. succini*. Эти трудно поддающиеся однозначной интерпретации признаки, которые, возможно, являются следствием посмертной деформации тела или результатом нестандартной фоссилизации, приводятся ниже:

<i>E. kopylovi</i> sp. nov.	<i>E. succini</i>
Наличник короткий, его ширина более чем в четыре раза больше высоты	Наличник очень короткий, не менее чем в шесть раз шире высоты.
Верхняя губа симметричная, с резкой вырезкой посередине.	Верхняя губа асимметричная.
На боках переднеспинки более десяти щетинок, на боках среднеспинки по пять, заднеспинки по пять.	На боках переднеспинки по пять щетинок, на боках средне- и заднеспинки по две.
На дорсальной стороне первого сегмента груди по четыре щетинки, на втором и третьем по одной паре.	На дорсальной стороне сегментов груди по одной или две щетинки (возможно, по одной или две пары).

Строение личинки *Electrotomidae* обнаруживает ее сходство с *Xyelidae*, и есть основания полагать, что это сходство носит первичный характер и не является следствием конвергентного развития в условиях эндофитного образа жизни, возможно, в мужских стробилах хвойных, незрелой пылью которых они могли питаться (Расницын, 1977). Скрытый образ жизни является причиной критически малой встречаемости *Electrotomidae* в балтийском янтаре. Попадание в смолу для электротомид возможно лишь в результате нестандартной ситуации. Обитавшая в мужских стробилах личинка, направляющаяся по стволу на окукливание, попала в частично наполненное песком углубление в коре дерева, где и превратилась в предкуколку. Такие специфические обстоятельства в сочетании с эндофитным образом жизни приближают к нулю вероятность находок в янтаре. Подобная схема предполагалась для *E. succini* в гипотетической форме (Расницын, 1977). Повторная находка предкуколки позволяет предположить, что окукливание под корой для электротомид, как и для некоторых видов современных пилильщиков, является скорее нормой поведения, чем отклонение. Сининклюзы в изучаемом образце КМЯ № 6472 включают в себя зерна песка и воздушный планктон (волоски *Fagaceae*, мелкоразмерное двукрылое), что дает однозначно трактуемые весомые аргументы в пользу такой точки зрения.

Личинки других семейств пилильщиков в балтийском янтаре также известны по единичным находкам открытоживущих *Tenthredinidae* (две личинки в коллекции КМЯ, наши данные), *Cimbicidae*, *Diprionidae* и *Pamphiliidae* (Ф. Менге упоминает личинок *Cimbicidae* как “*Cimbex variabilis sehr ähnlich*”, *Pamphiliidae* как “*lyda raupae*” и *Diprionidae* как “*lophyrus*”: Menge, 1856, с. 24). Из других ископаемых смол нам известна лишь находка крайне своеобразной личинки *Blasticotomidae* из бирманского янтара середины мела, развивавшейся, вероятно, в стержнях вайи папоротника (Rasnitsyn, Müller, 2023). Поскольку взрослые пилильщики (кроме древогрызущих *Anaxyelidae* в бирманском янтаре; Jouault et al., 2022) в янтарях тоже очень редки, дело здесь, наверное, в их реальной редкости, а не только в том, что личинку

пилильщиков и, в частности *Tenthredinoidea*, можно принять за гусеницу бабочки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова Г.Н., Запорожец Н.И. Палинологическая характеристика верхнемеловых и палеогеновых отложений запада Самбийского полуострова (Калининградская область). Статья 1 // Стратигр. Геол. корреляция. 2008а. Т. 16. № 3. С. 75–96.
- Александрова Г.Н., Запорожец Н.И. Палинологическая характеристика верхнемеловых и палеогеновых отложений запада Самбийского полуострова (Калининградская область). Статья 2 // Стратигр. Геол. корреляция. 2008б. Т. 16. № 5. С. 75–86.
- Расницын А.П. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. М.: Наука, 1969. 196 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 123).
- Расницын А.П. Новое семейство пилильщиков (Hymenoptera, Tenthredinoidea, Electrotomidae) из балтийского янтара // Зоол. журн. 1977. Т. 56. Вып. 9. С. 1304–1308.
- Alexeev P.I., Alexeev V.I. Review of *Fagaceae* from the Eocene Baltic amber // Abstract book of the 9th European Palaeobotany-Palynology Conf. (26–31 August 2014, Padova, Italy). Padova, 2014. P. 3.
- Jouault C., Nam G.-S., Rasnitsyn A.P. A new anaxyelid wood wasp (Hymenoptera: ‘Symphyta’) from the mid-Cretaceous Burmese amber // Ann. Paléontol. 2022. Т. 108. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2022.102568>
- Menge F.A. Lebenszeichen vorweltlicher, im Bernstein eingeschlossener Thiere. Progr. Petrischule. Danzig: Kafemann, 1856. 32 s.
- Paleobiology Database [URL: <https://paleobiodb.org/#/>] (дата обращения: 12.01.2023).
- Perkovsky E.E., Rasnitsyn A.P., Vlaskin A.P. et al. A comparative analysis of the Baltic and Rovno amber arthropod faunas: representative samples // Afr. Invertebr. 2007. V. 48. № 1. P. 229–245.
- Rasnitsyn A.P., Müller P. Identity of the insect larva described by Zippel et al. (2022) in the mid-Cretaceous Burmese (Kachin) amber (Hymenoptera, Tenthredinoidea, Blasticotomidae = Xyelotomidae syn. nov.) // Palaeontology. 2023. V. 6. № 1. P. 13–16.
- Smith R.D. A review of the larvae of *Xyelidae* with notes on the family classification // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1967. V. 60. № 2. P. 376–384.
- Yuasa H. A classification of the larvae of the Tenthredinoidea // Illinois Biol. Monogr. 1923. V. 7. № 4. 169 p.

Объяснение к таблице VII

Фиг. 1–4. *Electrotoma kopylovi* sp. nov., голотип КМЯ, № 6472: 1 — общий вид с дорсальной поверхности; 2 — общий вид с вентральной поверхности; 3 — голова и грудь спереди; 4 — голова спереди; балтийский янтарь, верхний эоцен. Обозначения: a — антенна, cly — наличник, f — бедро, fr — лоб, lbr — верхняя губа, o — глазок, pmx — челюстной щупик, Pre — преклипеус, Post — постклипеус, ti + ta — нерасчлененные голень и лапка, tr + f — нерасчлененные вертлуг и бедро.

Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1–5. *Electrotoma kopylovi* sp. nov., голотип КМЯ, № 6472: 1 — голова и грудной отдел с дорсальной стороны; 2 — голова и грудной отдел с вентральной стороны; 3 — голова и грудь с левой латеральной поверхности; 4 — вершинные сегменты с вентральной стороны; 5 — вершинные сегменты с дорсальной стороны; балтийский янтарь, верхний эоцен. Длина масштабных отрезков — 0.3 мм.

A New Species of the Family Electrotomidae (Hymenoptera, Symphyta, Tenthredinoidea) from the Baltic Amber

A. P. Rasnitsyn^{1, 3}, A. R. Manukyan²

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

²*Kaliningrad Regional Amber Museum, Kaliningrad, 236035 Russia*

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

The species *Electrotoma kopylovi* sp. nov. is described by the larva (prepupa) from the Upper Eocene Baltic amber. It is the second find of the fossil of Electrotomidae family. The new species differs from the only previously known *E. succini* Rasnitsyn, 1977 in the closer placed antenna and stemma, less shortened clypeus, symmetrical labrum and a richer head and thorax chetotaxy. The composition of *E. kopylovi* syninclusions proves the previously stated hypothesis suggesting a combination of some non-standard circumstances that caused electrotomids to get into the resin.

Keywords: insect, sawfly, Electrotomidae, Baltic Amber, Upper Eocene, Priabonian

УДК 595.768.2:551.781.42

УТОЧНЕНИЕ СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ ДОЛГОНОСИКОВ (COLEOPTERA), ОПИСАННЫХ ИЗ СРЕДНЕГО ЭОЦЕНА ГЕРМАНИИ

© 2023 г. А. А. Легалов^{a, b, *}

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

^bАлтайский государственный университет, Барнаул, 656049 Россия

*e-mail: fossilweevils@gmail.com

Поступила в редакцию 01.03.2023 г.

После доработки 27.03.2023 г.

Принята к публикации 27.03.2023 г.

Роды *Palaeoalatorostrum* Rheinheimer, 2007 и *Cryptorrhynchites* Haupt, 1950 перемещены из трибы *Otiorhynchini* подсемейства *Entiminae* семейства *Curculionidae* и трибы *Cryptorrhynchini* подсемейства *Molytinae* семейства *Curculionidae*, соответственно, в трибу *Lagenoderini* подсемейства *Attelabinae* семейства *Attelabidae*. Роды *Palaeocrassirhinus* Rheinheimer, 2007 и *Palaeosneorhinus* Rheinheimer, 2007 перемещены из триб *Anypotactini* и *Sneorhinini*, соответственно, в трибу *Brachyderini*. Составлена определительная таблица для видов рода *Palaeocrassirhinus*.

Ключевые слова: *Attelabidae*, *Curculionidae*, *Lagenoderini*, *Brachyderini*, новое систематическое положение, лютет, Гейзельталь, Мессель

DOI: 10.31857/S0031031X23050045, **EDN:** IMNARU

ВВЕДЕНИЕ

Долгоносикообразные среднего эоцена остаются одними из наименее изученных в палеогене, особенно это касается лютетского яруса. Известно всего пять местонахождений этого возраста, содержащих остатки *Curculionoidea* (Legalov, 2020b). Два из них (Корф и Борнмут) расположены в Великобритании, и из них по изолированным надкрыльям описано шесть видов: *Curculionites marginatus* Giebel, 1856, *C. bartonicus* Cockerell, 1920, *C. brentiformis* Cockerell, 1920, *C. optimus* Cockerell, 1920, *C. ursorum* Cockerell, 1918 и “*Baris*” *palaeophilus* Cockerell, 1920 (Giebel, 1856; Cockerell, 1918, 1920a, b). Три местонахождения известны в Германии, это Мессель, Экфельдер Маар и Гейзельталь. Из Месселя описано четыре вида (Rheinheimer, 2007), рассматриваемых в представленной статье. Шесть видов долгоносикообразных найдены в Гейзельтале (Haupt, 1950, 1956). Богатейшая фауна Экфельдер Маар практически не описана (Wappler, 2003; Legalov, Wappler, 2021).

В представленной работе приводятся результаты, основанные преимущественно на переизучении типов видов из родов *Palaeoalatorostrum* Rheinheimer, 2007, *Palaeocrassirhinus* Rheinheimer, 2007 и *Palaeosneorhinus* Rheinheimer, 2007.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Карьер Мессель расположен в окрестностях Франкфурта (Гессен, Германия). Остатки насекомых находятся в горючих сланцах. Возраст местонахождения, предположительно, ранний лютет. Бывшее буроугольное месторождение Гейзельталь лютетского возраста находится в окрестностях Галле (Саксония-Анхальт, Германия).

Изученный материал хранится в коллекции Зенкенбергского научно-исследовательского института и музея природы в Месселе (FIS).

Автор выражает благодарность И. Райнхаймеру (J. Rheinheimer), Людвигсхафен (ФРГ) за предоставление цветных фотографий типов описанных им видов.

НА Д С Е М Е Й С Т В О CURCULIONOIDEA LATREILLE, 1802

СЕМЕЙСТВО ATTELABIDAE BILLBERG, 1820

ПОДСЕМЕЙСТВО ATTELABINAE BILLBERG, 1820

Т р и б а Lagenoderini Billberg, 1820

Подтриба Pleurolabina Legalov, 2003

Род Palaeoalatorostrum Rheinheimer, 2007

Типовой вид — *Palaeoalatorostrum schaaali* Rheinheimer, 2007 из среднего эоцена Германии (Мессель).

Д и а г н о з. Довольно крупные (6.9–7.5 мм), явственно выпуклые, сильно хитинизированные, металлически-синие или сине-зеленые жуки. Го-

ловотрубка довольно короткая, но длиннее головы; немного расширяется к вершине. Усиковые бороздки дорсальные. Глаза довольно крупные, явственно выпуклые. Лоб слабовыпуклый, густо пунктированный. Виски расширены к переднеспинке. Переднеспинка довольно широкая, с явственной постнотальной перетяжкой. Диск мелко и редко пунктированный. Щиток широкий, треугольный. Надкрылья немного длиннее своей ширины на середине, с прищитковой бороздкой и явственными точечными бороздками. Промежутки надкрылий довольно широкие, шире бороздок, густо поперечно-морщинистые. Эпистерны заднегруди широкие, редко пунктированные. Первый вентрит немного длиннее второго вентрита. Остальные видимые вентриты примерно равной длины. Передние тазики крупные, конические. Бедра утолщенные, без зубцов. Голени слабоизогнутые в вершинной части, с мелкими зубчиками по внутреннему краю.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Этот род был описан в трибе Otiorynchini подсемейства Entiminae семейства Curculionidae. Довольно короткая головотрубка и дорсальные усиковые бороздки послужили основанием для размещения его в Entiminae, а переднегрудь без заглазничных лопастей и место прикрепления усиков, расположенное в вершинной части головотрубки, позволили отнести Palaeoalatorostrum к Otiorynchini (Rheinheimer, 2007). В действительности этот род относится к семейству Attelabidae, поскольку характеризуется надкрыльями с прищитковой бороздкой, металлическим цветом тела, выпуклыми глазами, головотрубкой без птеригий (у Otiorynchini птеригии сильно развиты и расположены на самой вершине головотрубки), явственной перетяжкой на основании переднеспинки, почти гомономными вентритами, утолщенными бедрами и зазубренными голениками. Голова без перетяжки в виде шеи и хорошо выраженная прищитковая бороздка указывают на принадлежность к подсемейству Attelabinae. Слабо удлинённые надкрылья отличают род Palaeoalatorostrum от родов трибы Pilolabini. Широкий треугольный щиток позволяет отнести его к трибе Lagenoderini, а синий цвет и слабо скульптурированный верх, а также бедра без зубцов — к подтрибе Pleurolabina. Род Palaeoalatorostrum сходен с родом Apleurolabus Legalov, 2007 из-за выпуклых глаз и довольно коротких надкрылий, но отличается более крупными размерами тела, редко и мелко пунктированной переднеспинкой и поперечно-морщинистыми промежутками надкрылий.

Palaeoalatorostrum schaali Rheinheimer, 2007

Palaeoalatorostrum schaali: Rheinheimer, 2007, с. 5–7, рис. 2–4.

Голотип — FIS № MeI 5575; Мессель; средний эоцен, лютетский ярус.

Описание (рис. 1, а–в). Совпадает с диагнозом рода.

Материал. Голотип и паратипы FIS №№ MeI 1196 и MeI 4784 из типового местонахождения.

Род *Cryptorrhynchites* Haupt, 1950

Типовой вид — *Cryptorrhynchites sculpturatus* Haupt, 1950 из среднего эоцена Германии (Гейзельталь).

Замечания. Этот род был описан в семействе Curculionidae как сходный с родом *Cryptorhynchus* Illiger, 1807, при этом было оговорено, что он имеет существенные отличия, в т.ч. металлическую окраску (Haupt, 1950). Автору не удалось переизучить голотип *Cryptorrhynchites sculpturatus*, и заключение о его систематическом положении дается на основе оригинального описания и иллюстраций в работе Х. Гаупта (Haupt, 1950). Наиболее важными чертами *Cryptorrhynchites* можно считать золотистую металлическую окраску тела, довольно короткую и утолщенную головотрубку, немного превышающую по длине голову и примерно в два раза короче переднеспинки, выпуклые округлые глаза, грубо морщинистую переднеспинку, переднегрудь без заглазничных лопастей, широкий треугольный щиток, довольно короткие надкрылья с густо поперечно-морщинистыми промежутками, утолщенные бедра без зубцов и крупные размеры тела (10–11 мм). По этим признакам род *Cryptorrhynchites* очень сходен с *Palaeoalatorostrum*. Отличия между ними заключаются в скульптуре переднеспинки, размерах тела и золотистой окраске. Изучение типа может помочь решить вопрос синонимии *Cryptorrhynchites* и *Palaeoalatorostrum*.

Видовой состав. Типовой вид.

***Cryptorrhynchites sculpturatus* Haupt, 1950**

Cryptorrhynchites sculpturatus: Haupt, 1950, с. 160–161, рис. 110, 111.

Синтипы — два экземпляра; Гейзельталь; средний эоцен, лютетский ярус.

Описание. Совпадает с диагнозом рода (Haupt, 1950).

Материал. Два синтипа.

СЕМЕЙСТВО CURCULIONIDAE LATREILLE, 1802

ПОДСЕМЕЙСТВО ENTIMINAE SCHÖNHERR, 1823

Триба Brachyderini Schönherr, 1826

Род *Palaeocrassirhinus* Rheinheimer, 2007

Типовой вид — *Palaeocrassirhinus messelensis* Rheinheimer, 2007; Мессель; средний эоцен, лютетский ярус.

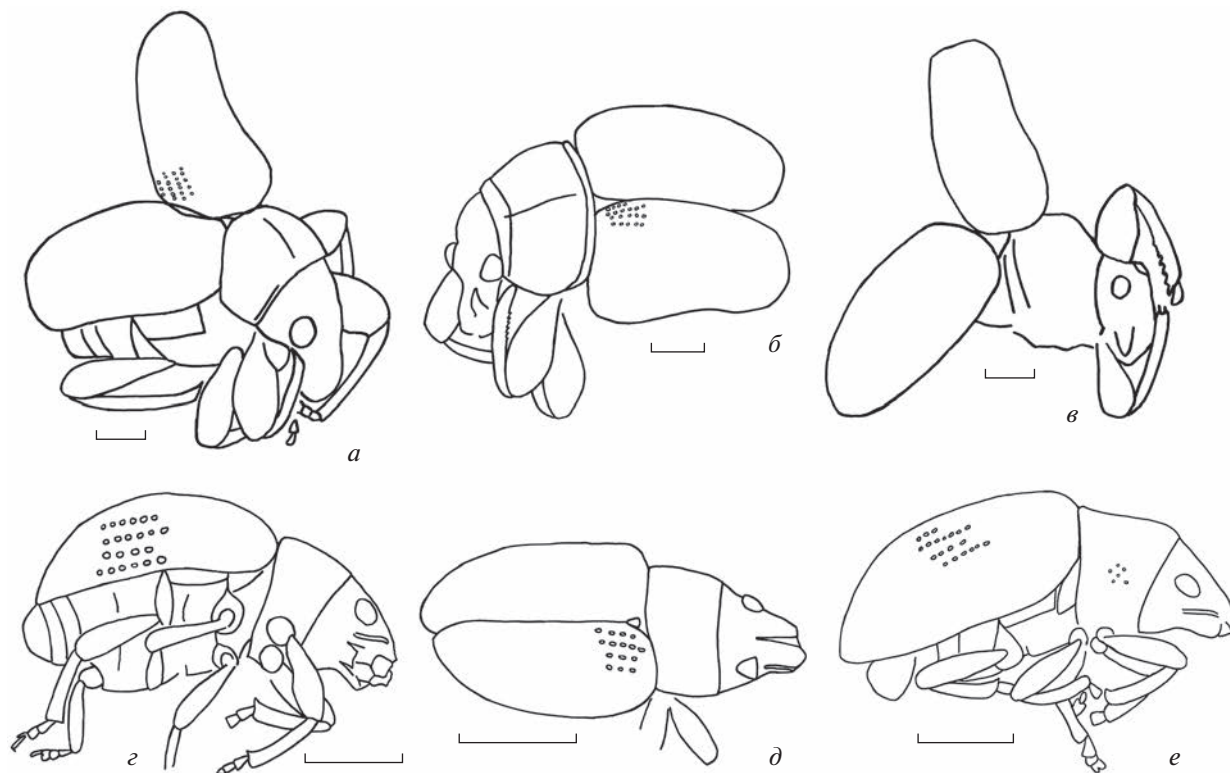


Рис. 1. Представители Attelabidae и Curculionidae из Месселя: *a–в* – *Palaeoalatorostrum schaalii*: *a* – паратип FIS, № MeI 1196, дорсо-латерально; *б* – голотип FIS, № MeI 5575, дорсально; *в* – паратип FIS, № MeI 4784, дорсо-латерально; *г, д* – *Palaeocrassirhinus messelensis*: *г* – голотип FIS, № MeI 5302, вентро-латерально; *д* – паратип FIS, № MeI 3358, дорсально; *е* – *P. rugosithorax*, голотип FIS, № MeI 3598, латерально. Длина масштабного отрезка соответствует 1 мм.

Диагноз. Небольшие (3.0–3.8 мм) жуки с темным сильно склеротизованным телом. Головоотрубка короткая, от 1.3 до двух раз короче переднеспинки, с срединным продольным вдавливанием. Вершина головоотрубки без поперечного киля, ограничивающего эпистомальную площадку. Усиковые бороздки латеральные. Глаза продольные удлинено-овальные, слабовыпуклые, асимметричные при взгляде сверху. Переднегрудь без заглазничных лопастей. Переднеспинка уплощенная, пунктированная. Надкрылья выпуклые, со слабо сглаженными плечами и довольно широкими промежутками. Первый и второй вентриты удлиненные. Голени с явственным мукро на вершине.

Видовой состав. Два вида из среднего эоцена Германии.

Замечания. При описании *Palaeocrassirhinus* был условно помещен в трибу Anypotactini на основании сравнения с родом *Raonaupactus* Voss, 1953 из балтийского янтаря. И. Райнхаймер (Rheinheimer, 2007) предположил, что у этих родов сходное строение головы и надкрылий. Это не соответствует действительности, поскольку у *Raonaupactus* более узкая и длинная головоотрубка без срединной бороздки, крупные, сильновы-

пуклые округлые глаза и удлиненные надкрылья с явственными плечами (Legalov, 2015, 2020; Legalov et al., 2019b, 2022). Основной признак трибы Anypotactini – вершина головоотрубки с поперечным килем, ограничивающим эпистомальную площадку – у *Palaeocrassirhinus* отсутствует. Наиболее сходен *Palaeocrassirhinus* строением головоотрубки, формой глаз и надкрылий с родами трибы Brachyderini, особенно с *Strophomorphus* Seidlitz, 1867, от которого он практически неотличим и, возможно, является его синонимом.

Определительная таблица видов рода *Palaeocrassirhinus*

1. Головоотрубка примерно в 1.3 раза короче переднеспинки. Мельче (3.0–3.3 мм).
.....*P. messelensis* Rheinheimer
- Головоотрубка в два раза короче переднеспинки. Крупнее (3.8 мм).....
.....*P. rugosithorax* Rheinheimer

Palaeocrassirhinus messelensis Rheinheimer, 2007

Palaeocrassirhinus messelensis: Rheinheimer, 2007, с. 11–12, рис. 9, 10.

Голотип – FIS, № MeI 5302; Мессель; средний эоцен, лютетский ярус.

О п и с а н и е (рис. 1, г, д). Тело темное. Голово-
трубка короткая, немного длиннее головы и
примерно в 1.3 раза короче переднеспинки, с се-
рединным продольным вдавливанием. Мандибу-
лы массивные. Усиковые бороздки латеральные.
Глаза удлинено-овальные. Лоб уплощенный.
Переднегрудь без заглазничных лопастей. Перед-
неспинка уплощенная, довольно широкая, густо
пунктированная. Надкрылья выпуклые, со слабо
сглаженными плечами и с явственными борозд-
ками из удлинённых точек. Промежутки доволь-
но широкие. Заднегрудь довольно длинная. Эпи-
стерны заднегруды довольно узкие. Первый и вто-
рой вентриты удлинённые. Третий и четвертый
вентриты короткие. Пятый вентрит длиннее чет-
вертого. Передние тазики крупные, расположены
возле середины переднегруды. Бедра утолщен-
ные. Голен почти прямые и изогнутые в вер-
шинной части, с мукро. Первый членник лапок
удлинённо-трапециевидный. Второй членник ко-
ротно-трапециевидный. Третий членник лапок
двухлопастный. Пятый членник удлинённый.

Р а з м е р ы в м м: длина тела без головотруб-
ки 3.0–3.3.

З а м е ч а н и я. Правый глаз у паратипа аси-
метричный, поскольку сохранился в другой
плоскости, в отличие от левого.

М а т е р и а л. Голотип и паратип FIS, № MeI
3358 из типового местонахождения.

Palaeocrassirhinus rugosithorax Rheinheimer, 2007

Palaeocrassirhinus rugosithorax: Rheinheimer, 2007, с. 12–
15, рис. 8.

Г о л о т и п – FIS, № MeI 3598; Мессель; сред-
ний эоцен, лютетский ярус.

О п и с а н и е (рис. 1, е). Тело темное. Голово-
трубка короткая, немного длиннее головы и в два
раза короче переднеспинки. Мандибулы массив-
ные. Усиковые бороздки латеральные. Глаза
удлинённо-овальные. Лоб уплощенный. Передне-
грудь без заглазничных лопастей. Переднеспинка
уплощенная, густо пунктированная. Надкрылья
выпуклые, с явственными точечными бороздками
и широкими слабовыпуклыми промежутками
между ними. Заднегрудь длинная. Эпистерны
заднегруды довольно узкие. Первый вентрит
удлинённый. Передние тазики расположены воз-
ле середины переднегруды. Бедра утолщенные.
Голен почти прямые и изогнутые в вершинной
части, с мукро. Первый членник лапок удлинённо-
трапециевидный. Второй членник коротко-трапе-
циевидный. Третий членник лапок двухлопастный.

Р а з м е р ы в м м: длина тела без головотруб-
ки 3.8.

М а т е р и а л. Голотип.

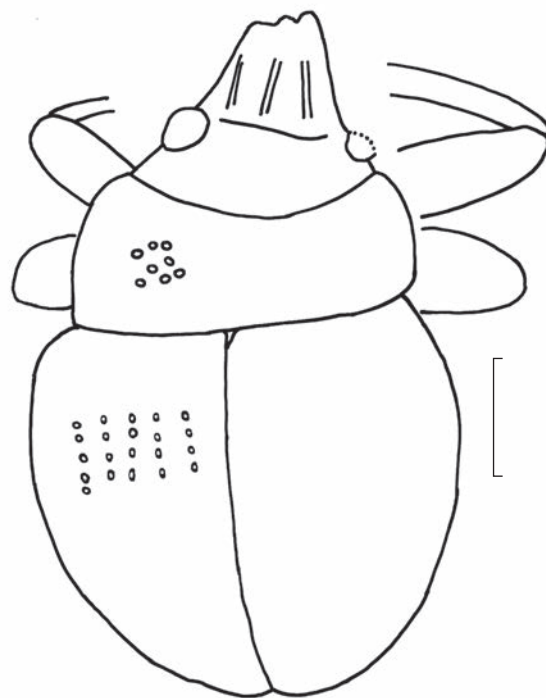


Рис. 2. *Palaeocneorhinus messelensis*, голотип FIS,
№ MeI 632, дорсально. Длина масштабного отрезка
соответствует 1 мм.

Род *Palaeocneorhinus* Rheinheimer, 2007

Т и п о в о й в и д – *Palaeocneorhinus messelen-
sis* Rheinheimer, 2007; Мессель; средний эоцен,
лютетский ярус.

Д и а г н о з (рис. 2). Темный жук длиной 4.8 мм
(без головотрубки). Голово-трубка короткая, не-
много длиннее головы и явственно короче перед-
неспинки, массивная, сужается к вершине, с тре-
мя глубокими продольными бороздками на диске.
Вершина головотрубки без поперечного кия,
ограничивающего эпистомальную площадку.
Усиковые бороздки латеральные. Лоб отделен от
головотрубки поперечной бороздкой. Глаза не-
большие, явственно выпуклые. Лоб широкий, не-
много уже головотрубки у основания. Переднес-
пинка поперечная, довольно густо и грубо пунк-
тированная. Надкрылья довольно широкие, со
слабо сглаженными плечами. Щиток небольшой.
Бороздки явственные. Промежутки широкие.
Бедра утолщенные, без зубцов.

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

З а м е ч а н и я. Род был помещен в трибу
Speorhinini из-за формы головотрубки с попереч-
ной бороздкой перед лбом (Rheinheimer, 2007).
Подобной головотрубкой характеризуются также
многие представители трибы *Brachyderini*. Отли-
чить их очень просто по корзинкам на вершинах
задних голеней, но у экземпляра из Месселя зад-

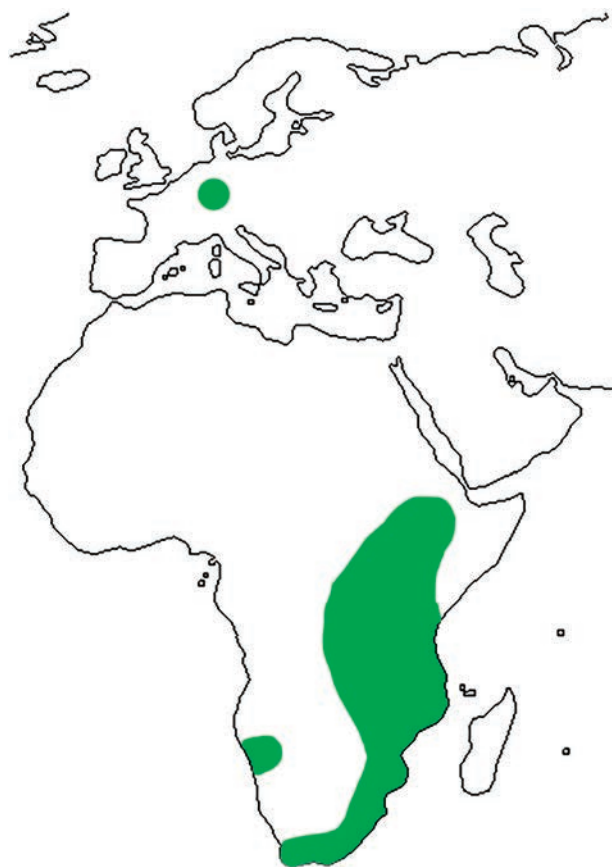


Рис. 3. Распространение подтрибы *Pleurolabina*: зеленая точка — ископаемые находки; зеленая область — современное распространение.

ние ноги не сохранились. Поскольку у похожих родов *Brachyderini* головотрубка сужается к вершине, как и у *Palaeosneorhinus*, а у *Sneorhinini* головотрубка расширяется к вершине, то этот род переносится в трибу *Brachyderini*.

***Palaeosneorhinus messelensis* Rheinheimer, 2007**

Palaeosneorhinus messelensis: Rheinheimer, 2007, с. 9–10, рис. 5b, 7.

Голотип — FIS, № MeI 632; Мессель; средний эоцен, лютетский ярус.

О п и с а н и е. Совпадает с диагнозом рода.

М а т е р и а л. Голотип.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Жуки-трубковерты (*Attelabidae*) редки в ископаемой летописи. Первой находкой этого семейства является “*Phytonomus*” *punctatus* Piton, 1940 из палеоцена Франции (Piton, 1940; Legalov et al., 2017). Представленные в настоящей работе данные о подтрибе *Pleurolabina* указывают на самые ранние находки трибы *Lagenoderini*. *Paleoclinola-*

bus dormitus (Scudder, 1893) из терминального эоцена Флориссанта — самый древний представитель американской трибы *Euscelini* (Legalov, 2015). Автор видел фотографию листа, свернутого в пакет представителем подсемейства из поздне-эоценового балтийского янтаря. Несколько трубковертов описано из неогена: это *Pseudopilolabus othnius* Poinar, Brown et Legalov, 2016 из миоценового доминиканского янтаря (Poinar et al., 2016), *Phialodes durus* Heer, 1865 из среднего миоцена Германии (Legalov, 2013) и несколько видов подтрибы *Paramecolabina* (*Oedeuops ephemera* Zhang, 1989, *O. instabilis* Zhang, 1989, *Eneuops variabilis* Zhang, Sun et Zhang, 1994) из нижнего миоцена Китая (Zhang, 1989; Zhang et al., 1994; Legalov, 2015).

Триба *Lagenoderini* включает в себя три подтрибы и в настоящее время распространена в Африке и на Мадагаскаре. Подтриба *Pleurolabina* состоит из двух современных родов с 11 видами (Legalov, 2007) из Южной и Восточной Африки и двух ископаемых видов из среднего эоцена Германии (рис. 3). Связи эоценовых долгоносикообразных с африканской фауной очень слабые, по сравнению с палеарктической и ориентальной. До этого была известна находка южноафриканской трибы *Conoderini* (*Curculionidae*: *Conoderinae*) в раннеэоценовом французском янтаре Уаза (Legalov et al., 2019a). Трофические связи *Pleurolabina* слабо изучены. Известно, что южноафриканский *Pleurolabus munroi* (Marshall, 1932) развивается на *Harpephyllum caffrum* Bernh. ex C. Krauss из семейства *Anacardiaceae* (Marshall, 1932). Семена, сходные с семенами *Harpephyllum caffrum*, были обнаружены в нижнеэоценовых лондонских глинах (Masko, 1961). Возможно, эоценовые *Palaeoalatorostrum* и *Cryptorrhynchites* также были связаны с сумаховыми.

Триба *Brachyderini*, относящаяся к семейству *Curculionidae* — обширная группа, включающая в себя более 20 родов, распространенных в Старом Свете (Alonso-Zarazaga, Lyal, 1999). Эоценовые роды *Palaeocrassirhinus* и *Palaeosneorhinus* являются самыми ранними находками этой группы. Из бартонского яруса Чехии описан вид, отнесенный к современному роду *Brachyderes* Schönherr, 1823 (Deichmüller, 1881; Legalov, 2015). Интересен факт, что *Brachyderini* неизвестны из балтийского янтаря (Legalov, 2020a; Legalov, Poinar, 2022). Несколько экземпляров вымершего рода *Brachymycterus* Heyden et Heyden, 1866 найдены в верхнем олигоцене Германии (Legalov, 2015).

К настоящему времени из лютетского яруса Германии достоверно известны представители трех семейств долгоносикообразных: *Attelabidae*, *Brentidae* и *Curculionidae*. Семейство *Attelabidae* найдено в Месселе и Гейзельтале. *Brentidae* s.l. описаны из Экфельдер Маар (Legalov, Wappler, 2021) и указаны для Месселя (Tröster, 1993). Представители подсемейства *Arioninae* семейства *Brentidae* также найдены в отложениях из Эк-

фельдер Маар (Wappler, 2003). Семейство Curculionidae отмечено во всех местонахождениях лютетского возраста. Entiminae описаны из Месселя и Гейзельталя (Haupt, 1956; Rheinheimer, 2007), а Molytinae и Curculioninae изображены в работе Т. Вапплера из Экфельдер Маар (Wappler, 2003).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Alonso-Zarazaga M.A., Lyal C.H.C. A world catalogue of families and genera of Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) (excepting Scolytidae and Platypodidae). Barcelona: Entomopraxis, 1999. 315 p.
- Cockerell T.D.A. New species of North American fossil beetles, cockroaches and tsetse flies // Proc. U.S. Nat. Mus. 1918. V. 54. P. 301–311.
- Cockerell T.D.A. Fossil arthropods in the British Museum. II // Ann. Mag. Natur. Hist. 1920a. V. 5. № 30. P. 273–279.
- Cockerell T.D.A. Fossil arthropods in the British Museum. III // Ann. Mag. Natur. Hist. 1920b. V. 6. № 31. P. 65–72.
- Deichmüller J.V. Fossile Insecten aus dem Diatomeenschiefer von Kutschlin bei Bilin, Böhmen // Nova Acta Kais. Leopold.-Carol.-Deutsch. Akad. Naturforsch. 1881. Bd 42. № 6. S. 293–331.
- Giebel C.G. Fauna der Vorwelt mit steter Berücksichtigung der lebenden Thiere. Bd 2. Gliederthiere. Abt. 1. Insecten und Spinnen. Leipzig: Brockhaus, 1856. 511 s.
- Haupt H. Die Käfer (Coleoptera) aus der Eozänen Braunkohle des Geiseltales // Geologica. 1950. V. 6. S. 1–168.
- Haupt H. Beitrag zur Kenntnis der Eozänen Arthropodenfauna des Gieseltales // Nova Acta Leopoldiana. 1956. V. 18. S. 1–90.
- Legalov A.A. Leaf-rolling weevils (Coleoptera: Rhynchitidae, Attelabidae) of the world fauna. Novosibirsk: Agro-Siberia, 2007. 523 p.
- Legalov A.A. New and little known weevils (Coleoptera: Curculionoidea) from the Paleogene and Neogene // Hist. Biol. 2013. V. 25. № 1. P. 59–80.
- Legalov A.A. Fossil Mesozoic and Cenozoic weevils (Coleoptera, Obrienioidea, Curculionoidea) // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 13. P. 1442–1513.
- Legalov A.A. A review of the Curculionoidea (Coleoptera) from European Eocene ambers // Geosciences. 2020a. V. 10. № 1(16). P. 1–74.
- Legalov A.A. Fossil history of Curculionoidea (Coleoptera) from the Paleogene // Geosciences. 2020b. V. 10. № 9(358). P. 1–50.
- Legalov A.A., Kirejtshuk A.G., Nel A. New weevils (Coleoptera, Curculionoidea) from the earliest Eocene Oise amber // Paleontol. J. 2019a. V. 53. № 7. P. 729–751.
- Legalov A.A., Nazarenko V.Y., Perkovsky E.E. New weevils (Coleoptera: Curculionidae) from Rovno amber // Paleontol. J. 2019b. V. 53. № 10. P. 1045–1059.
- Legalov A.A., Nel A., Kirejtshuk A.G. New and little known weevils (Coleoptera: Curculionoidea) from the Paleocene of Menat (France) // C. R. Palevol. 2017. V. 16. № 3. P. 248–256.
- Legalov A.A., Poinar G. A new species of the genus Archaeosciaphilus Legalov, 2012 (Coleoptera: Curculionidae) with a list of Entiminae weevils described from Baltic amber // Hist. Biol. 2022. V. 34. № 11. P. 2218–2223.
- Legalov A.A., Vasilenko D.V., Perkovsky E.E. The American tribes Anypotactini and Eudiagogini (Coleoptera, Curculionidae) in Eocene of Europe as indicators of Eocene climate with description a new species // Diversity. 2022. V. 14. № 9(767). P. 1–10.
- Legalov A.A., Wappler T. The oldest record of straight-snouted weevils (Coleoptera: Curculionoidea: Brentidae: Brentinae) from the Eocene of Germany // Hist. Biol. 2021. V. 33. № 9. P. 1464–1472.
- Macko S. Sporomorphs in the London Clay // New Phytol. 1961. V. 60. № 2. P. 207–210.
- Marshall G.A.K. New South African Curculionidae (Col.) // Stylops. 1932. V. 1. Pt 1. P. 1–6.
- Piton L.E. Paléontologie du gisement éocène de Menat (Puy-de-Dôme) (flore et faune) // Mém. Soc. Hist. Natur. Auvergne. 1940. V. 1. P. 1–303.
- Poinar G., Jr., Brown A.E., Legalov A.A. First record of the genus Pseudopilolabus Legalov, 2003 (Coleoptera: Attelabidae) in Dominican amber // Fossil Rec. 2016. V. 19. № 1. P. 11–16.
- Rheinheimer J. Neue fossile Rüsselkäfer (Coleoptera: Curculionidae) aus dem Eozän des Baltischen Bernsteins und der Grube Messel bei Darmstadt // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B. 2007. № 365. S. 1–24.
- Tröster G. Wasserkäfer und andere Raritäten – neue Coleoptera-Funde aus den mitteleozänen Tonsteinen der Grube Messel bei Darmstadt // Kaupia. 1993. V. 2. P. 145–154.
- Wappler T. Die Insekten aus dem Mittel-Eozän des Eckfelder Maars, Vulkaneifel // Mainzer Naturwiss. Arch. 2003. V. 27. S. 1–234.
- Zhang J. Fossil insects from Shanwang, Shandong, China. Jinan: Shandong Sci. Techn. Publ., 1989. 459 p.
- Zhang J., Sun B., Zhang X. Miocene insects and spiders from Shanwang, Shandong, Beijing: Sci. Press, 1994. 298 p.

Clarification of the Systematic Position of the Weevils (Coleoptera) Described from the Middle Eocene of Germany

A. A. Legalov^{1, 2}

¹Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Science, Novosibirsk, 630091 Russia

²Altai State University, Barnaul, 656049 Russia

The genera *Palaeoalatorostrum* Rheinheimer, 2007 and *Cryptorrhynchites* Haupt, 1950 are transferred from the tribe Otiorrhynchini of the subfamily Entiminae (Curculionidae) and from the tribe Cryptorrhynchini of the subfamily Molytinae (Curculionidae), respectively, to the tribe Attelabini of the subfamily Attelabinae of the family Attelabidae; genera *Palaeocrassirhinus* Rheinheimer, 2007 and *Palaeocneorhinus* Rheinheimer, 2007 are transferred from the tribes Anypotactini and Cneorhinini, respectively, to the tribe Brachyderini. A key to the species of the genus *Palaeocrassirhinus* is given.

Keywords: Attelabidae, Curculionidae, Lagenoderini, Brachyderini, new systematic position, Lutetian, Geiseltal, Messel

УДК 56.016.3:551.734.3(571.17)

НОВЫЕ ЖИВЕТСКИЕ КОНОДОНТЫ РОДА *ICRIODUS* КОЛЫВАНЬ-ТОМСКОЙ СКЛАДЧАТОЙ ЗОНЫ (ЮГ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ)

© 2023 г. Н. Г. Изох

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

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

Поступила в редакцию 15.03.2023 г.

После доработки 29.03.2023 г.

Принята к публикации 29.03.2023 г.

Описаны новые виды *Icriodus alchedatensis* sp. nov., *I. kuzbassensis* sp. nov. и *I. lebedyankensis* sp. nov., а также *Latericriodus* sp. E из типовых выходов мазаловскокитатского горизонта среднего живета Колывань-Томской складчатой зоны. Таксоны рода *Icriodus* относятся к двум филолиниям: филолинии *struvei* и филолинии *regularicrescens* согласно концепции К. Веддиге (Weddige, 1977).

Ключевые слова: конодонты, *Icriodus*, *Latericriodus*, мазаловскокитатский горизонт, живетский ярус, Колывань-Томская складчатая зона, юг Западной Сибири

DOI: 10.31857/S0031031X23050021, **EDN:** XGGFXT

ВВЕДЕНИЕ

Конодонты рода *Icriodus* широко распространены в девонских отложениях и характеризуют в основном мелководные фации, в которых редко встречаются виды-индексы глубоководных фаций (Weddige, 1977; Bultynck, 1987, 2003 и др.). На основе большого их разнообразия и достаточно быстрой эволюции разработана альтернативная зональная шкала для мелководных фаций среднего девона (Bultynck, 1987; Narkiewicz, Bultynck, 2007, 2010; Bultynck, Gouwy, 2008 и др.). Эта шкала сопоставлена со стандартной конодонтовой шкалой, характеризующей глубоководные фации, что позволяет проводить детальное расчленение разнофациальных разрезов и их межрегиональные корреляции (Bultynck, 1987; Bultynck, Gouwy, 2008 и др.).

На юге Западной Сибири наиболее полные разрезы с богатой живетской фауной известны в северной части (в современном понимании), в Зарубинско-Лебедянской структурно-фациальной подзоне Колывань-Томской складчатой зоны (КТСЗ). Типовые разрезы мазаловскокитатского горизонта вскрыты в Лебедянском карьере и в береговых обнажениях р. Алчедат и р. (Мазаловый) Китат в окрестностях с. Лебедянка (рис. 1). Описания разрезов и их литологические колонки с распространением разных групп фауны приведены в ряде публикаций (Иванова и др., 1964; Ржонсницкая, 1968; Типовые разрезы..., 1992; Yolkin et al., 2005; Елкин и др., 2007; Языков,

2014 и др.). Среди фауны здесь были встречены брахиоподы и кораллы, на основании которых ранее устанавливался возраст отложений как позднеживетский.

В конце прошлого столетия были получены первые данные о распространении конодонтов в этих разрезах (Типовые разрезы..., 1992; Аксенова и др., 1994). В Лебедянском карьере в низах алчедатских слоев определены конодонты *Icriodus*



Рис. 1. Местоположение изученных разрезов на юго-западной окраине с. Лебедянка, правобережье р. Алчедат.

obliquimarginatus Bischoff et Ziegler, *I. brevis* Stauffer, *I. difficilis* Ziegler, Klapper et Johnson, *I. sp. nov.* 1. В типовом разрезе алчедатских слоев по правому берегу р. Алчедат, кроме перечисленных выше, были выявлены также *Polygnathus ansatus* Ziegler et Klapper, *P. timorensis* Klapper, Philipp et Jackson, *P. ovatinodosus* Ziegler et Klapper, *Icriodus aff. expansus* Branson et Mehl. В других разрезах по р. (Мазаловый) Китат встречен также и вид *Ozarkodina semialternans* (Wirts), вид-индекс одноименной зоны верхов среднего живета. В целом, приведенный комплекс конодонтов алчедатских слоев характеризует интервал конодонтовых зон *P. rhenanus*/*P. varcus* — *Schmidtognathus hermanni* среднего и низов верхнего живета (Аксенова и др., 1994).

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ I-ЭЛЕМЕНТОВ РОДА ICRIODUS

При изучении имеющейся коллекции конодонтов из типовых выходов алчедатских слоев (разрезы Е-8211, Е-8212; рис. 2) выявлено большое видовое разнообразие рода *Icriodus*. Следует отметить, что для средне- и позднедевонских платформенных I-элементов этого рода диагностическими морфологическими признаками являются характер расположения зубчиков на платформе и строение свободного ряда. По характеру расположения зубчиков среднего и боковых рядов друг относительно друга их можно разделить на две группы. Одна группа характеризуется расположением зубчиков среднего и боковых рядов напротив друг друга, а вторая — альтернирующим (чередованием) характером их расположения. В первую группу входят *I. arkonensis* Stauffer, *I. walliseriodus* Weddige, *I. difficilis* Ziegler, Klapper et Johnson, *I. tafilaensis* Narkiewicz et Bultynck, *I. platyobliquimarginatus* Bultynck, *I. symmetricus* Branson et Mehl и др. Ко второй группе можно отнести таксоны *I. obliquimarginatus* Bischoff et Ziegler, *I. brevis* Stauffer, *I. eslaensis* van Boogaert, *I. lindensis* Weddige, *I. subterminus* Youngquist, *I. struvei* Weddige, *I. liliputensis* Bultynck, *I. alternatus* Branson et Mehl и др. Эти две группы в филогенетическом плане характеризуют две филолинии: линию *struvei* и линию *regularicrescens*, согласно концепции К. Веддиге (Weddige, 1977; Weddige, Ziegler, 1979).

Вторым важным диагностическим признаком следует считать количество и характер расположения зубчиков в свободном ряду. Наличие от одного до трех зубчиков характерно для *I. arkonensis*, *I. walliseriodus*, *I. difficilis*, *I. tafilaensis*, *I. subterminus* и др. Развитие от 4 и более зубчиков встречается у *I. obliquimarginatus*, *I. brevis*, *I. platyobliquimarginatus* и др.

В имеющейся коллекции из Лебедянского карьера по характеру расположения зубчиков на

платформе присутствуют представители обеих групп рода *Icriodus*. Однако для них характерен удлиненный свободный ряд, состоящий из более чем четырех зубчиков. По сочетанию этих признаков есть экземпляры, которые отличаются от известных таксонов рода *Icriodus* и, вследствие этого, они описаны как новые виды. Один из них — *I. alchedatensis* sp. nov. — по общему строению близок к виду *I. difficilis*, но отличается от него более длинным массивным свободным рядом. Второй вид, *I. lebedyankensis* sp. nov., по развитию зубчиков на платформе близок к *I. platyobliquimarginatus*, но отличается от него резко возвышающимися зубчиками на длинном свободном ряду. Третий вид, *I. kuzbassensis* sp. nov., по альтернирующему расположению зубчиков среднего и боковых рядов близок к *I. brevis*, но отличается от него более длинным и слегка изогнутым свободным рядом.

Экземпляры, отнесенные к таксону *Latericriodus* sp. E, немногочисленны и поэтому описаны в открытой номенклатуре. Они характеризуются длинным свободным рядом с зигзагообразно расположенными на нем зубчиками и раздвоением в виде ласточкиного хвоста его заднего конца. Совместно с новыми таксонами в коллекции определены *I. obliquimarginatus* (табл. IX, фиг. 7; см. вклейку), *I. eslaensis*, *Belodella resima* (Philip) и *Panderodus unicostatus* (Branson et Mehl).

МАТЕРИАЛ

После химического препарирования в слабом растворе (5–7%) уксусной кислоты образцов из типовых выходов мазаловскокитатских и алчедатских слоев КТСЗ в районе с. Лебедянка в Лебедянском карьере и по правому берегу р. Алчедат была получена коллекция конодонтов, которая представлена, в основном, родом *Icriodus* и единичными экземплярами родов *Latericriodus*, *Belodella* и *Panderodus*. Выделенные платформенные I-элементы (около 160 экз.) хорошей и удовлетворительной сохранности, коричневого цвета (ИОК 4). Их фотографирование было проведено в Аналитическом центре коллективного пользования Ин-та геологии и минералогии им. В.С. Соболева СО РАН (ИГМ СО РАН) на сканирующем электронном микроскопе фирмы TESCAN MIRA3. Коллекция хранится в Центре коллективного пользования (ЦКП) “БИОХРОН” Ин-та нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН (ИНГГ СО РАН) под номером 1098. При описании платформенных элементов родов *Icriodus* и *Latericriodus* использована терминология, предложенная Е. Брансоном и М. Мелом и В.М. Назаровой (Branson, Mehl, 1938; Clark et al., 1981; Назарова, 1997).

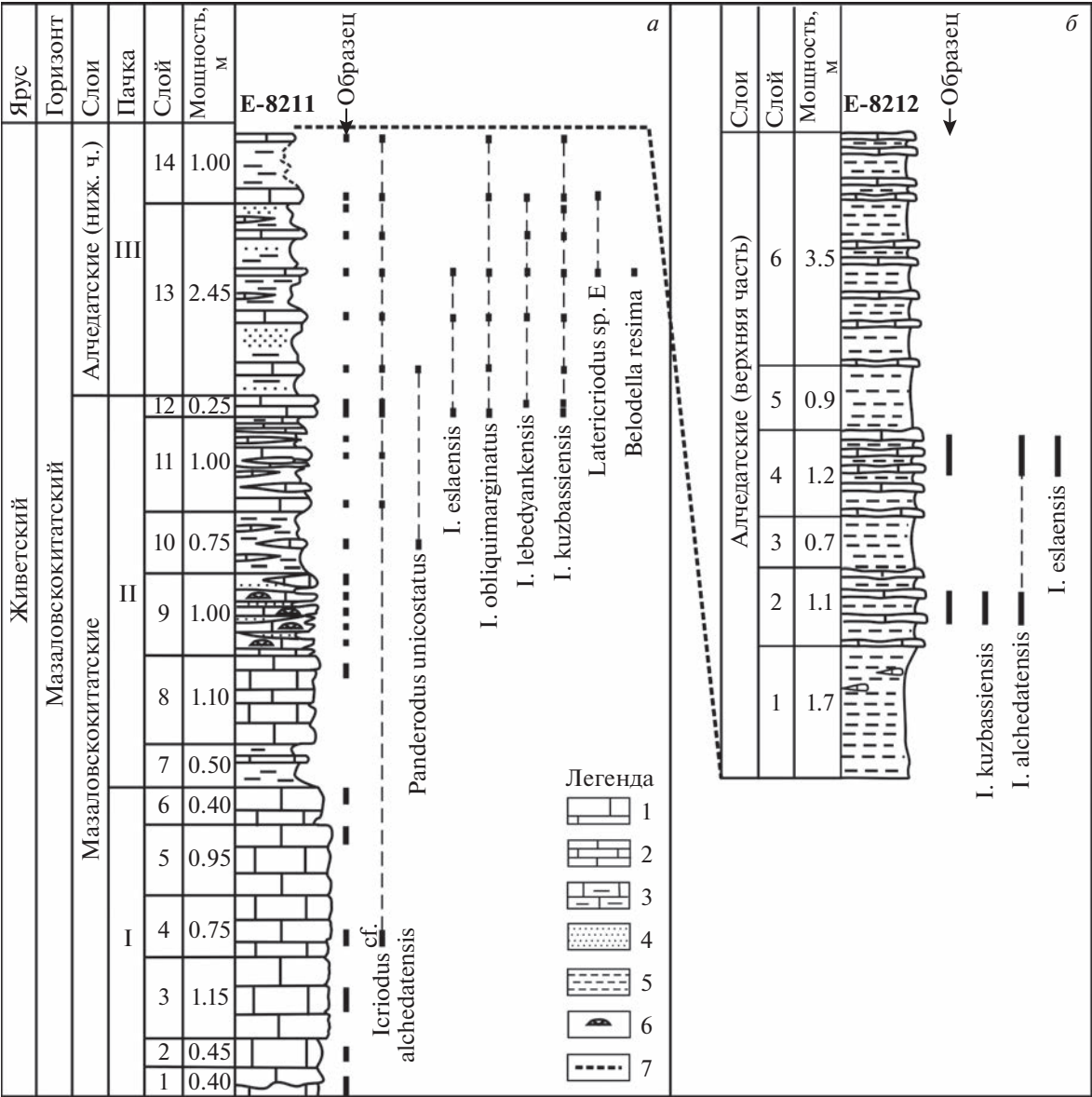


Рис. 2. Литологические колонки и распространение конодонтов в разрезах Е-8211 (А) в Лебедянском карьере и Е-8212 (Б) по правому берегу р. Алчедат (по: Yolkin et al., 2005, с дополнениями). Обозначения: 1 – известняки массивные, 2 – известняки слоистые, 3 – известняки глинистые, 4 – песчаники, 5 – аргиллиты, 6 – табуляты, 7 – корреляционные линии.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ОПИСАНИЯ
К Л А С С C O N O D O N T A
СЕМЕЙСТВО ICRIODONTIDAE MÜLLER ET MÜLLER, 1957
Под *Icriodus* Branson et Mehl, 1938
Icriodus alchedatensis Izokh, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 1–3

Icriodus difficilis Ziegler et Klapper: Аксенова и др., 1994, табл. II, фиг. 10–14, табл. III, фиг. 6, 7 (только).

Название вида – по р. Алчедат, приток р. (Мазаловый) Китат на севере Кемеровской обл.

Голотип – ИНГГ СО РАН, ЦКП ГЕОХРОН, № 1098/1; Кемеровская обл., г. Анжеро-Судженск, с. Лебедянка, правый берег р. Алчедат, заброшенный Лебедянский карьер, разрез Е-8211, слой 13, обр. Е-8211-13/1; средний живет, конодонтовая зона *Icriodus difficilis*, мазаловскокитатский горизонт, алчедатские слои (табл. IX, фиг. 1).

Описание. I-элемент характеризуется удлинённой платформой треугольного, иногда слабо двояковыпуклого очертания. Ее длина составляет две трети длины элемента. На верхней поверхности боковые зубчики, от пяти до семи в

ряду, вытянуты как короткие ребра в направлении к зубчикам среднего ряда и расположены напротив них. Зубчики среднего ряда мелкие, вытянуты в продольном направлении.

Свободный ряд массивный, состоит из четырех—пяти слившихся зубчиков, вершинки которых прослеживаются в виде бугорков на одном уровне. Его длина составляет около одной трети от длины элемента. Главный зубец не выражен среди других зубчиков. Задний край элемента слегка вогнутый.

Основание элемента наиболее широкое в задней его трети. С внутренней стороны развита шпора, направленная вбок и вперед. На нижней стороне элемента расположена базальная полость, наибольшая ширина которой в задней его трети. К переднему концу элемента она продолжается в виде узкого желобка.

Размеры в мкм. Голотип: длина элемента 700, ширина 280, высота 270. Паратипы: длина от 600 до 700, ширина от 260 до 280, высота от 200 до 280.

Сравнение. По расположению зубчиков среднего и боковых рядов друг напротив друга новый вид имеет сходство с *I. arkonensis* и *I. difficilis*, но отличается от них слабо развитыми зубчиками среднего ряда, длинным свободным рядом, несущим от четырех до пяти зубчиков, и не выделяющимся среди других зубчиков главным зубцом. Виды *I. arkonensis* и *I. difficilis* характеризуются наличием крупного главного зубца и более коротким свободным рядом, состоящим из одного или двух зубчиков, соответственно. К новому виду отнесены и экземпляры, определенные как *I. difficilis* Л.М. Аксеновой и др. (1994), у которых развит длинный свободный ряд — от четырех до пяти зубчиков.

Распространение. КТСЗ, Зарубинско-Лебедянская подзона; средний живет, зона *difficilis*, мазаловскокитатский горизонт, мазаловскокитатские и алчедатские слои.

Материал. 44 экз. хорошей и удовлетворительной сохранности: правый берег р. Алчедат, разрез Е-8211: обр. Е-8211-4 (1 экз. cf.), Е-8211-11/1 (1 экз.), Е-8211-11/2 (2 экз.), Е-8211-12/1 (4 экз.), Е-8211-12/2 (2 экз.), Е-8211-13/1 (4 экз.), Е-8211-13/2 (4 экз.), Е-8211-13/3 (3 экз.), Е-8211-13/4 (6 экз.), Е-8211-14/1 (14 экз.), Е-8211-14/2 (1 экз.); разрез Е-8212: обр. Е-8212-12/2 (1 экз.), Е-8212-12/4 (1 экз.).

Icriodus kuzbassensis Izokh, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 4—6

Название вида — по названию региона Кузбасс.

Голотип — ИНГГ СО РАН, ЦКП ГЕОХРОН, № 1098/13; Кемеровская обл., с. Лебедянка, пра-

вый берег р. Алчедат, заброшенный карьер, разрез Е-8211, слой 13, обр. Е-8211-13/2; средний живет, конодонтовая зона *difficilis*, мазаловскокитатский горизонт, алчедатские слои (табл. IX, фиг. 5).

Описание. Платформа I-элемента удлиненно-треугольного очертания. Ее длина составляет половину длины элемента. Ось элемента слегка изогнута в средней его части. Боковые зубчики, по пять в ряду, изолированные, округлые, чередуются с зубчиками среднего ряда. Зубчики среднего ряда изолированные, сжаты с боков.

Свободный ряд длинный, аркообразно изогнут и составляет около половины от длины элемента. Этот ряд состоит из семи слившихся зубчиков, сильно сжатых с боков. Вершинки зубчиков заостренные. Наиболее крупным зубчиком является предпоследний, у заднего конца.

На нижней стороне элемента находится базальная полость, наибольшая ширина которой расположена в его середине. К переднему концу элемента она продолжается в виде узкого желобка. С внутренней стороны в средней части элемента развита шпора, направленная вбок.

Размеры в мкм. Голотип: длина элемента 700, ширина 150, высота 200. Паратипы: длина от 600 до 700, ширина от 150 до 200, высота от 200 до 260.

Сравнение. По альтернирующему расположению зубчиков среднего и боковых рядов новый вид имеет сходство с *I. brevis*, но отличается от него длинным сжатым с боков свободным рядом зубчиков и слегка изогнутой осью элемента.

Распространение. КТСЗ, Зарубинско-Лебедянская подзона; верхи среднего подъяруса живетского яруса, зона *difficilis*, мазаловскокитатский горизонт, мазаловскокитатские и алчедатские слои.

Материал. 32 экз. хорошей и удовлетворительной сохранности, правый берег р. Алчедат, разрез Е-8211: обр. Е-8211-12/1 (7 экз.), обр. Е-8211-12/2 (6 экз.), обр. Е-8211-13/1 (10 экз.), обр. Е-8211-13/2 (1 экз.), обр. Е-8211-13/3 (7 экз.), обр. Е-8211-13/4 (2 экз.), обр. Е-8211-13/5 (4 экз.), обр. Е-8211-14/1 (6 экз.), обр. Е-8211-14/2 (1 экз.).

Icriodus lebedyankensis Izokh, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 8—11

Название вида — по селу Лебедянка, на окраине которого расположен изученный разрез.

Голотип — ИНГГ СО РАН, ЦКП ГЕОХРОН, № 1098/7; Кемеровская обл., с. Лебедянка, правый берег р. Алчедат, заброшенный карьер, разрез Е-8211, слой 14, обр. Е-8211-14; средний живет, конодонтовая зона *difficilis*, мазаловскокитатский горизонт, алчедатские слои (табл. IX, фиг. 8).

Описание. Платформа I-элемента удлиненно-треугольного очертания. Ее длина составляет половину длины элемента. Ось элемента слегка изогнута в средней его части. Боковые зубчики, от четырех до пяти в ряду, в виде коротких ребер вытянуты в направлении к зубчикам среднего ряда и расположены напротив них. Зубчики среднего ряда округлые, у переднего конца они сливаются с боковыми в ребро.

Свободный ряд длинный, составляет около половины от длины элемента. Этот ряд имеет от четырех до семи слившихся зубчиков, сильно сжатых с боков. Вершинки зубчиков прослеживаются в виде бугорков. Главный зубец не выражен среди других зубчиков. При виде сбоку заметно, что высота среднего ряда резко увеличивается к заднему концу. Задний край элемента резко скошен в переднем направлении.

На нижней стороне элемента находится базальная полость, наибольшая ширина которой расположена в его середине. К переднему концу элемента она продолжается в виде узкого желобка. С внутренней стороны в средней части элемента развита шпора, направленная вбок.

Размеры в мм. Голотип: длина элемента 700, ширина 180, высота 300. Паратипы: длина от 600 до 700, ширина от 150 до 160, высота от 250 до 260.

Сравнение. По расположению зубчиков среднего и боковых рядов друг напротив друга и длинному, сжатому с боков заднему продолжению среднего ряда зубчиков новый вид имеет сходство с *I. platyobliquimarginatus*, но отличается от него изолированными зубчиками среднего ряда, которые резко возвышаются к заднему концу, а также расположением шпоры в средней части элемента.

Распространение. КТСЗ, Зарубинско-Лебедянская подзона; верхи среднего подъяруса живецкого яруса, зона *difficilis*, мазаловскокитатский горизонт, мазаловскокитатские и алчедатские слои.

Материал. 33 экз. хорошей и удовлетворительной сохранности, правый берег р. Алчедат, разрез Е-8211: обр. Е-8211-12/2 (1 экз.), обр. Е-8211-13/2 (16 экз.), обр. Е-8211-13/3 (3 экз.), обр. Е-8211-13/4 (3 экз.), обр. Е-8211-14/1 (10 экз.).

Три экз. хорошей сохранности с правого берега р. Алчедат, разрез Е-8211, обр. Е-8211-13/3 (1 экз.), обр. Е-8211-14/1 (2 экз.) по характеру расположения зубчиков в свободном ряду и формированию коротких боковых отростков, образующих “ласточкин хвост” с двумя четкими ребрышками на заднем конце элемента, наиболее близки

к роду *Latericriodus* Müller, 1962 и определены как *Latericriodus* sp. E (табл. IX, фиг. 12–14).

Платформа I-элемента субтреугольного очертания, длинная. Боковые зубчики, от пяти до шести в ряду, вытянуты к зубчикам среднего ряда и расположены напротив них. Зубчики среднего ряда маленькие, вытянуты в продольном направлении и соединены между собой тонкими ребрышками. Свободный ряд длинный и составляет примерно одну треть длины элемента. От четырех до пяти зубчиков на нем расположены зигзагообразно, иногда беспорядочно, и соединены между собой тонкими ребрами. На заднем конце элемента от последнего зубчика отходят два ребра в обе боковые стороны, образуя “ласточкин хвост”.

Базальная полость большая, наиболее широкая в задней трети элемента. С внутренней стороны развита шпора, направленная вперед и вбок. Задний край элемента почти прямой, слегка вогнут у нижнего края элемента.

Длина элементов от 450 до 750, ширина от 150 до 400, высота от 160 до 300.

Автор выражает глубокую благодарность П. Бултинку и К. Наркиевич за консультации при просмотре коллекции конодонтов, а также рецензентам Я.М. Гутаку и В.М. Назаровой за конструктивные замечания и пожелания, позволившие улучшить статью.

Научно-исследовательские работы выполнены в рамках проекта РНФ 22-27-00703. Автор координирует свои исследования с программами работ по проекту 652 IGCP ЮНЕСКО.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксенова Л.М., Родыгин С.А., Халымбаджа В.Г. Конодонтовая характеристика средне-верхнедевонских отложений Северной окраины Кузбасса // Вопросы геологии Сибири / Ред. Подобина В.М., Родыгин С.А. Томск: ТГУ, 1994. С. 320–337.
- Елкин Е.А., Бахарев Н.К., Изох Н.Г. и др. Средний девон Колывань-Томской складчатой зоны (юг Западной Сибири) // Верхний палеозой России: стратиграфия и палеогеография. Матер. Всерос. конф., 25–27 сентября 2007 г. Казань: Казанский гос. ун-т, 2007. С. 99–102.
- Иванова Е.А., Бельская Т.Н., Чудинова И.И. Условия обитания морской фауны силура и девона Кузнецкого, Минусинского и Тувинского бассейнов. М.: Наука, 1964. 226 с.
- Назарова В.М. Новые виды конодонтов рода *Icriodus* из эйфеля и франа Русской платформы // Палеонтол. журн. 1997. № 6. С. 71–74.
- Ржонсницкая М.А. Биостратиграфия девона окраин Кузнецкого бассейна. Том 1. Стратиграфия. Л.: Недра, 1968. 287 с.

Типовые разрезы пограничных отложений среднего и верхнего девона, франского и фаменского ярусов окраин Кузнецкого бассейна (Матер. V выездной сессии комиссии МСК по девонской системе, Кузбасс, 16–29 июля 1991 г.). Новосибирск, 1992. 136 с.

Язиков А.Ю. Брахиоподы и биостратиграфия среднего девона складчатого обрамления Кузнецкого бассейна. Автореф. дисс. ... канд. геол.-мин. наук. Новосибирск, 2014. 19 с.

Branson E.B., Mehl M.G. The conodont genus *Icriodus* and its stratigraphic distribution // *J. Paleontol.* 1938. V. 12. P. 156–166.

Bultynck P. Pelagic and neritic conodont successions from the Givetian of pre-Sahara Morocco and the Ardennes // *Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belg. Sci. Terre.* 1987. V. 57. P. 149–181.

Bultynck P. Devonian *Icriodontidae*: biostratigraphy, classification and remarks on paleoecology and dispersal // *Rev. Esp. Micropaleontol.* 2003. V. 35. № 3. P. 295–314.

Bultynck P., Gouwy S. Reference sections for the Middle Givetian substage // *SDS Newsletter.* 2008. № 23. P. 21–26.

Clark D.L., Sweet W.C., Bergstrom S.M. et al. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part W. Miscellaneous, suppl. 2. Conodonta. Boulder, Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1981. 202 p.

Narkiewicz K., Bultynck P. Conodont biostratigraphy of shallow marine Givetian deposits from the Radom–Lublin

area, SE Poland // *Geol. Quart.* 2007. V. 51. № 4. P. 419–442.

Narkiewicz K., Bultynck P. The Upper Givetian (Middle Devonian) *subterminus* conodont Zone in North America, Europe and North Africa // *J. Paleontol.* 2010. V. 84. № 4. P. 588–625.

Stauffer C.R. Conodonts of the Olentangy Shale // *J. Paleontol.* 1938. V. 12. № 5. P. 411–443.

Weddige K. Die Conodonten der Eifel-Stufe im Typusgebieten und in benachbarten Faziesgebieten // *Senckenb. Lethaea.* 1977. Bd 58. № 4/5. S. 271–419.

Weddige K., Ziegler W. Evolutionary patterns in Middle Devonian conodont genera *Polygnathus* and *Icriodus* // *Geol. Palaeontol.* 1979. № 13. P. 157–164.

Yolkin E.A., Bakharev N.K., Izokh N.G. et al. Stratigraphic position of the Mazalovsky Kitat Horizon, northeastern Kuznetsk Basin (south of West Siberia) // Devonian terrestrial and marine environments: from continent to shelf (IG-CP Project 499 / SDS Joint Field Meeting): Contrib. Intern. Conf. Novosibirsk, July 25 – August 9, 2005. Novosibirsk: Publ. House of SB RAS, “Geo” Branch, 2005. P. 142–143.

Ziegler W., Klapper G., Johnson J.G. Redefinition and subdivision of the *varcus*-Zone (Conodonts, Middle–? Upper Devonian) in Europe and North America // *Geol. Palaeontol.* 1976. № 10. P. 109–140.

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–3. *Icriodus alchedatensis* sp. nov.: 1 – голотип № 1098/1: 1а – вид сверху, 1б – вид сбоку; обр. E-8211-13/1; 2 – экз. № 1098/2: 2а – вид сверху, 2б – вид сбоку; обр. E-8211-13/3; 3 – экз. № 1098/3: 3а – вид сверху, 3б – вид сбоку; обр. E-8211-14/1.

Фиг. 4–6. *Icriodus kuzbassensis* sp. nov.: 4 – экз. № 1098/4: 4а – вид сверху, 4б – вид сбоку; обр. E-8211-13/1; 5 – голотип № 1098/5: 5а – вид сверху, 5б – вид сбоку; обр. E-8211-13/2; 6 – экз. № 1098/6: 6а – вид сверху, 6б – вид сбоку; обр. E-8212-2.

Фиг. 7. *Icriodus obliquimarginatus* Bischoff et Ziegler, 1957, экз. № 1098/7: 7а – вид сверху, 7б – вид сбоку; обр. E-8211-13/3.

Фиг. 8–11. *Icriodus lebedyankensis* sp. nov.: 8 – голотип № 1098/8: 8а – вид сверху, 8б – вид сбоку; обр. E-8211-14/1; 9 – экз. № 1098/9: 9а – вид сверху, 9б – вид сбоку; обр. E-8211-14/1; 10 – экз. № 1098/10: 10а – вид сверху, 10б – вид сбоку; обр. E-8211-13/2; 11 – экз. № 1098/11: 11а – вид сверху, 11б – вид сбоку; обр. E-8211-14/1.

Фиг. 12–14. *Latericriodus* sp. E: 12 – экз. № 1098/12: 12а – вид сверху, 12б – вид сбоку; обр. E-8211-13/3; 13 – экз. № 1098/13: 13а – вид сверху, 13б – вид сбоку; обр. E-8211-14/1; 14 – экз. № 1098/14: 14а – вид сверху, 14б – вид сбоку; обр. E-8211-14/1.

Все: правобережье р. Алчедат, окрестности с. Лебедянка; алчедатские слои мазаловскокитатского горизонта живетского яруса. Шкала – 100 мкм.

New Givetian Conodonts of the Genus *Icriodus* from the Kolyvan-Tom Folded Area (South of West Siberia)

N. G. Izokh

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

New species *Icriodus alchedatensis* sp. nov., *I. kuzbassensis* sp. nov., *I. lebedyankensis* sp. nov. and *Latericriodus* sp. E are described from stratotype sections of the Mazalovy Kitatian regional Substage of the Middle Givetian from the Kolyvan-Tom folded area. The taxa of the genus *Icriodus* belong to two phylolines of the genus *Icriodus*: the *I. struvei* phylolines and the *I. regularicrescens* phylolines according to the concept of Weddige (1977).

Keywords: conodonts, *Icriodus*, *Latericriodus*, Mazalovy Kitatian regional Substage, Middle Givetian, Kolyvan-Tom Folded Area, south of West Siberia

УДК 568.412:551.782.1(4/5)

МЕЛКИЕ УТКИ (AVES: ANATIDAE) РАННЕГО–СРЕДНЕГО МИОЦЕНА ЕВРАЗИИ. 2. ФАУНА МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ТАГАЙ (ПРИБАЙКАЛЬЕ; ВОСТОЧНАЯ СИБИРЬ)

© 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.

Описаны остатки мелких уток из пограничных ранне–среднемиоценовых отложений местонахождения Тагай (Прибайкалье) – единственного местонахождения в Азии с репрезентативной фауной птиц эпохи климатического оптимума миоцена. Описаны новые таксоны *Mioquerquedula palaeotagaica* sp. nov. и *Tagayanetta palaeobaikalensis* gen. et sp. nov., по размерам соответствующие современным *Anas crecca*, а также еще более миниатюрная утка *Selenonetta lacustrina* gen. et sp. nov. Приведена ревизия рода *Mioquerquedula*; в этот род включена “*Anas*” *integra* из нижнего миоцена Северной Америки. *Tagayanetta* gen. nov. рассматривается как эволюционно более продвинутый род по сравнению с *Mioquerquedula* и, вероятно, близкий к *Anatini*. *Selenonetta* gen. nov. рассматривается как таксон, близкий к дивергенции *Mergini* и других *Anatinae*. Сходная форма (возможно, тот же вид) присутствует в местонахождении Сансан (Франция).

Ключевые слова: ископаемые птицы, Anseriformes, эволюция, таксономия, ранний миоцен, Северная Азия

DOI: 10.31857/S0031031X23050124, **EDN:** VNWAPK

Настоящая статья продолжает серию публикаций (Зеленков, 2023), посвященных мелким (с чирка или меньше) утиным (Anatidae) раннего и среднего миоцена Евразии. В этой статье описаны мелкие утиные из местонахождения Тагай в Прибайкалье (о-в Ольхон; Логачев и др., 1964; Сизов, Клементьев, 2015; Daxner-Höck et al., 2022a, b и др.). Из этого местонахождения известна единственная в Азии репрезентативная фауна птиц эпохи климатического оптимума миоцена (конец раннего – начало среднего миоцена; Zelenkov, 2016a; Зеленков, 2019a, б). Остатки птиц в Тагае довольно многочисленны; очень разнообразны околотовные птицы, в т. ч. утиные (Зеленков, Мартынович, 2012, 2013; Горобец, 2013). Ранее из местонахождения с различной степенью детальности были описаны поганка, крупные фазановые, крупные речные утки, попугай, бородастики, когтелазяющие воробьиные и другие лесные птицы (Зеленков, 2015; Zelenkov, 2016b; Zelenkov et al., 2018; Волкова, Зеленков, 2018; Волкова, 2018, 2020, 2022; Зеленков и др., 2018; Volkova, 2020). Мелкие утиные предварительно определялись как представители двух–трех видов рода *Mioquerquedula* (Зеленков, Мартынович, 2013; Горобец, 2013). Новые материалы позволили до-

полнить представления о морфологии мелких тагайских уток и уточнить представления об их систематическом положении. Комплекс биохронологических данных позволяет датировать местонахождение концом раннего–самым началом среднего миоцена, при этом большинство авторов придерживается раннемиоценовой датировки (Вислобокова, 1990; Тесаков и др., 2014; Тесаков, Лопатин, 2015; Sotnikova et al., 2019; Daxner-Höck et al., 2022b и др.). Геологии и богатой не-птичьей фауне местонахождения посвящен большой ряд публикаций (Rage, Danilov, 2008; Syromyatnikova, 2014, 2015, 2016; Сизов, Клементьев, 2015; Klementiev, Sizov, 2015; Тесаков, Лопатин, 2015; Sotnikova et al., 2019; Cernansky et al., 2020; Erbajeva et al., 2022; Daxner-Höck et al., 2022a, b; Kazansky et al., 2022; Voyta et al., 2022; и ссылки в этих работах).

В сборах из местонахождения Тагай присутствуют, по меньшей мере, три мелкоразмерных таксона Anatidae: один карликовый, размером с современных *Nettapus auritus* или *Spatula hottentota*, и два более крупных – с современных *N. somandelianus* или некрупных экземпляров *Anas crecca*. Различия между двумя более крупными формами ярче всего проявляются в строении тар-

сометатарсуса — диагностического элемента скелета (De Mendoza, Gomes, 2022), который оставался практически неизвестным для мелких утиных Евразии. Одна из тагайских уток морфологически и по пропорциям сходна с современными *Nettapus* и на этом основании отнесена к *Mioquerquedula*, в то время как другая ближе к *Anatini* (и, в частности, сходна с южноамериканским родом *Lophonetta*) и здесь описана в качестве нового рода *Tagayanetta* gen. nov. Третья форма, самая мелкая, также описана в составе отдельного рода и вида *Selenonetta lacustrina* gen. et sp. nov.

В настоящей работе изучен материал, собранный на местонахождении Тагай преимущественно в 2012–2021 гг. в результате экспедиций, организованных совместными усилиями Ин-та земной коры СО РАН (Иркутск), Геологического, Палеонтологического (Москва) и Зоологического (С.-Петербург) институтов РАН (Данилов и др., 2012; Тесаков и др., 2014). Автор выражает сердечную благодарность всем организаторам и участникам полевых работ на местонахождении, а также Л.В. Горобцу (Киев) за доступ к коллекционным материалам. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 18-74-10081, <https://rscf.ru/project/18-74-10081>.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

К Л А С С AVES

О Т Р Я Д ANSERIFORMES

СЕМЕЙСТВО ANATIDAE LEACH, 1820

Род *Mioquerquedula* Zelenkov et Kurochkin, 2012

Mioquerquedula: Зеленков, Курочкин, 2012, с. 90; 2015, с. 169; Зеленков, Мартынович, 2013, с. 79; Zelenkov, 2017, с. 70.

Типовой вид — *Mioquerquedula minutissima* Zelenkov et Kurochkin, 2012.

Диагноз (измененный). В коракоиде плоскость вентральной поверхности *processus acrocoracoideus* субпараллельна плоскости стернального расширения; *facies articularis clavicularis* не вогнутый, нависает над *sulcus m. supracoracoidei*; желоб между *processus procoracoideus* и вентральной кромкой стерня коракоида продолжается каудально и переходит на вентральную поверхность кости; на вентральной поверхности *extremitas sternalis* развито неглубокое, но хорошо выраженное углубление (*impressio m. supracoracoidei*); вентральный край *facies articularis humeralis* формирует выраженный вентрокаудальный угол (профиль *facies* неравномерно овальный); *extremitas sternalis* расширяется постепенно; медиальный край стерня при переходе на *extremitas sternalis* слабоогнутый.

Видовой состав. *M. integra* (Miller, 1944) comb. nov., ранний миоцен США; *M. palaeotagaica* sp. nov., конец раннего миоцена Прибайкалья; *M. soporata* (Kurochkin, 1976), средний миоцен

Франции и Монголии; *M. minutissima* Zelenkov et Kurochkin, 2012, средний миоцен Монголии.

З а м е ч а н и я. Род *Mioquerquedula* был выделен для крошечной утки *M. minutissima* из среднего миоцена местонахождения Шарга в Монголии. Первоначально в состав рода был также предварительно включен *Anas velox* из среднего миоцена Франции (Зеленков, Курочкин, 2012), однако непосредственное изучение материалов по французскому виду позволило исключить *A. velox* из состава *Mioquerquedula* (Зеленков, Курочкин, 2015). По результатам настоящей ревизии *A. velox* перемещен в *Mergini*, однако ряд материалов из Сансана, действительно, определяется как *Mioquerquedula* (Зеленков, 2023). Как *Mioquerquedula* sp. были также предварительно определены мелкие утки из среднего миоцена Северного Кавказа (Зеленков, 2017), низов верхнего миоцена Венгрии (Zelenkov, 2017) и Германии (Maug et al., 2022). Указывалось, что в фауне местонахождения Шарга присутствует еще один не названный вид рода — теперь эти материалы переопределены как “*Anas*” *soporata* (Зеленков, 2023). По меньшей мере, два вида *Mioquerquedula* отмечались для фауны местонахождения Тагай (Зеленков, Мартынович, 2013; Зеленков, Курочкин, 2015); здесь один из них описан как *M. palaeotagaica* sp. nov.

У *Mioquerquedula* коракоид несколько короче, чем у современных *Anas* s.l. и сопоставляется с таковым у *Nettapus*: при сходной длине гленоидной суставной части (*facies articularis humeralis* + *cotyla scapularis*) длина кости (от вершины *processus procoracoideus* до *angulus medialis*) заметно меньше у *Nettapus* и *Mioquerquedula* (еще меньше — у *Malacorhynchus*), чем у *Anas* s.l. Современные *Anas* s.l. также имеют более удлинённый *processus acrocoracoideus* по сравнению с *Mioquerquedula* и *Nettapus*. При этом коракоид *Mioquerquedula* все же несколько длиннее, чем у *Nettapus*. Длина коракоида — один из самых стабильных параметров посткраниального скелета у современных речных уток, что связывается нами с общими требованиями к летательному аппарату (наши данные; Зеленков, 2022). Относительно короткий коракоид *Mioquerquedula* (отчасти как у современных тропических *Nettapus*) свидетельствует об отличной летательной специализации этих утиных и, возможно, связан с несколько ограниченными летными способностями по сравнению с современными *Anas*. По всей видимости, представители рода *Mioquerquedula* не были способны к дальним перелетам, что может объяснять их исчезновение в связи с похолоданием климата в умеренном поясе Евразии во второй половине позднего миоцена.

Мелкая утка *Anas integra* Miller, 1944, описанная по коракоиду из нижнего миоцена США, имеет очень сходное с *M. soporata* строение плечевой части коракоида (*processus acrocoracoideus*

относительно удлинён, отставлен медиально и нависает над *sulcus m. supracoracoidei*, поверхность *sulcus* вогнутая, *cotyla scapularis* субтреугольный и смещен латерально), но отличается заметным расширением кости при переходе на *extremitas sternalis* — таким образом, коракоид по общим пропорциям был сходен с таковым *Mionetta natator* (Miller, 1944). При этом от *Mionetta natator* североамериканская форма отличается редуцированным *cotyla scapularis* (апоморфный признак для *Anatidae*), как у остальных видов *Mioquerquedula*, и здесь рассматривается как *Mioquerquedula integra* (Miller, 1944) comb. nov. Сходство с *M. natator* в строении *extremitas sternalis* коракоида трактуется как плезиоморфия.

Mioquerquedula palaeotagaica Zelenkov, sp. nov.

Табл. X, фиг. 4, 9, 13, 15, 22 (см. вклейку)

Mioquerquedula sp.: Зеленков, Мартынович, 2012, с. 14; 2013, с. 80; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 170.

На з в а н и е в и д а — от местонахождения Тагай и *παλαίος* греч. — древний.

Г о л о т и п — ПИН, № 2614/177, краниальный фрагмент правого коракоида; Россия, оз. Байкал, о-в Ольхон, местонахождение Тагай (горизонт А; Сизов, Клементьев, 2015); верхи нижнего миоцена, тагайская свита.

О п и с а н и е. В коракоиде (голотип) *processus acrocoracoideus* укорочен, его вершина отчетливо смещена медиально относительно стержня; *impressio bicipitalis* располагается несколько медиальнее прилегающей медиальной кромки стержня; *impressio lig. acrocoracohumeralis* короткое, массивное, слабоизогнутое; *facies articularis clavicularis* с неявной вырезкой в каудальном крае, слабо выдается вентрально относительно стержня при виде с медиальной стороны; *crista acrocoracoidea* утолщенный; *sulcus m. supracoracoidei* сильно вогнутая вентрокраниально и умеренно — в своей дорсальной части; *facies articularis humeralis* с умеренно заостренной краниальной вершиной; *cotyla scapularis* субовальный, занимает примерно половину (латеральную) дорсальной поверхности кости; *processus procoracoideus* с широким основанием, его вершина ориентирована медиально и незначительно краниально, несущественно загибается вентрально; желоб на медиальной поверхности стержня переходит на вентральную сторону на стернальном расширении.

В карпометакарпусе (экз. ПИН, № 2614/458) *processus extensorius* с узким основанием, высокий, ориентирован преимущественно краниально; *depressio muscularis interna* хорошо выражена и формирует вдавление в вентральной поверхности *os metacarpale alulare*; *processus pisiformis* располагается на уровне дистальной части вершины *processus extensorius*; *trochlea carpalis* имеет субкруглые очертания при виде с вентральной стороны; *fossa infratrochlearis* и еще одна ямка, распола-

гающаяся дистокаудальнее *processus pisiformis*, выражены несильно; внутри *fossa infratrochlearis* имеются два мелких отверстия; *fovea carpalis cranialis* неявно выражена; *fovea carpalis caudalis* хорошо выражена, умеренно глубокая; дорсальная поверхность *os metacarpale alulare* вогнутая (имеется *depressio muscularis externa*); *fossa supratrochlearis* имеет форму неявного желоба, протягивающегося каудально и формирующего явственную вырезку в каудальном крае *trochlea carpalis*.

В тарсометатарсусе (экз. ПИН, № 2614/339) *cotyla medialis* имеет субпрямоугольные очертания; *cotyla lateralis* с выступающей дорсально вершинкой, отделенный от *eminentia intercotylaris* вогнутостью при виде с проксимальной стороны; *eminentia intercotylaris* заострена при виде дорсально, *sulcus flexorius* отчетливо расширяется проксимолатерально, переходя отчасти на латеральную поверхность кости и формируя неглубокую *fossa parahypotarsalis lateralis* (также видно и с латеральной стороны); *fossa parahypotarsalis medialis* отсутствует; *fossa infracotylaris* глубокая, с хорошо очерченной и отчасти выемчатой латеральной стенкой; проксимальные васкулярные отверстия очень мелкие и короткие (не продолговатые); *crista medialis hypotarsi* был не длинный, по-видимому, несущественно превышал по длине центральные гребни гипотарсуса; стержень имеет равномерную ширину по всей длине; *trochlea metatarsi III* с хорошо выраженной вырезкой дорсально.

Р а з м е р ы в м.м. Коракоид: длина краниального эпифиза от каудального края *cotyla scapularis* — 9.7; минимальная ширина стержня — 3.7; максимальная дорсовентральная высота *facies articularis humeralis* — 3.7. Плечевая кость: краниокаудальная высота *caput humeri* 4.6; расстояние от дорсального края *tuberculum dorsale* до вентрального края *caput humeri* — 9.7. Карпометакарпус: проксимальная краниокаудальная ширина — 8.2; дорсовентральная высота *trochlea carpalis* — 3.6; дорсовентральная высота *os metacarpale major* в центральной части — 2.9. Тибиотарсус: ширина дистального эпифиза — 5.0; высота через *condylus medialis* — 5.0; высота через *incisura intercondylaris* — 3.1. Тарсометатарсус: максимальная длина — 25.2; ширина проксимального эпифиза — 5.4; минимальная ширина стержня — 2.8; максимальная дорсоплантарная высота в центральной части стержня — 2.4.

С р а в н е н и е. Коракоид по размеру соответствует *M. sorogata* (с которым сходен размером суставной гленоидной части), но массивнее, с более коротким и менее выдвинутым медиально *processus acrocoracoideus*; стержень равномерно расширяется каудально, начиная с центральной части (у *M. sorogata* каудальное расширение стержня менее выражено). При виде с латеральной стороны *impressio lig. acrocoracohumeralis* заметно короче, чем *facies articularis humeralis* (сопоставимы у *M. sorogata*). Заметно крупнее

M. minutissima. От *M. integra* отличается расширением стержня, начиная с центральной части (у *M. integra* центральная часть стержня ровная, не расширяющаяся). Данное сравнение составляет диагноз вида.

З а м е ч а н и я. К *M. palaeotagaica* sp. nov. отнесены материалы по мелким утиным из Тагая, по пропорциям и абсолютным размерам сопоставимые с современными *Nettapus coromandelianus* и среднемиоценовыми *M. sororata*. Морфологическое сходство *Mioquerquedula* с *Nettapus* (Зеленков, Курочкин, 2012) позволяет предполагать наличие, по меньшей мере, близких пропорций элементов конечностей у этих двух родов; на этом основании здесь произведено разделение материалов двух близких по размерам видов из Тагая: *M. palaeotagaica* и *Tagayanetta palaeobaikalensis* gen. et sp. nov. Оба вида имеют сходные по абсолютным размерам коракоиды (что лучше всего выражается в длине суставной части: *facies articularis humeralis* + *cotyla scapularis*), однако относимый к *M. palaeotagaica* тарсометатарсус (экз. ПИН, № 2614/339) несколько короче и имеет заметно меньший размер суставных поверхностей. Мелкий тарсометатарсус относительно костей плечевого пояса и передней конечности также характерен для современного рода *Nettapus*.

Практически полный тарсометатарсус без *trochlea metatarsi IV* (экз. ПИН, № 2614/339) по абсолютным размерам, как и голотип, соответствует современному *Nettapus coromandelianus*. Морфологией и пропорциями тарсометатарсус схож с таковым *Nettapus* и отличается от *Anas* s.l. общей укороченностью, а также субпрямоугольными очертаниями *cotyla medialis*, который у *Anas* s.l. трапецевидный за счет срезанного медиоплантарного угла. От *Nettapus* ископаемый тарсометатарсус отличается заостренной *eminentia intercotylaris* и тем, что *sulcus flexorius* отчетливо расширяется проксимолатерально, переходя отчасти на латеральную поверхность кости и формируя неглубокую *fossa parahypotarsalis lateralis* (также видно и с латеральной стороны). У *Nettapus*, *Anas* s.l. и других утиных *fossa parahypotarsalis lateralis* отсутствует или выражена неявно.

Правая лопатка (экз. ПИН, № 2614/454) по размерам сопоставима с современным *Nettapus coromandelianus* и лишь незначительно мельче экз. ПИН, № 4869/80 из Шарги, относимого к *M. sororata*, с которым она сходна укороченным акромионом. Сохранность данного экземпляра позволяет судить о довольно сильно выраженной изогнутости кости.

Фрагментарный карпометакарпус (экз. ПИН, № 2614/458) отнесен к этому виду на основании относительных размеров (соответствует *N. coromandelianus*) и общего структурного сходства с *Nettapus*. Достаточно высокий и с узким основанием *processus extensorius* отличает этот экземпляр от карпометакарпусов, предварительно от-

носимых к *M. sororata*. Экз. ПИН, № 2614/390 сходен с предыдущим экземпляром глубокой *depressio muscularis interna* и размерами. Дистальный фрагмент карпометакарпуса (экз. ПИН, № 2614/338) сходен морфологически с карпометакарпусом *M. sororata* и по размерам соответствует экз. ПИН, № 2614/458. Дистальный фрагмент тибитарсуса (экз. ПИН, № 2614/386) по размерам точно соответствует тарсометатарсусу, относимому к этому виду (несколько мельче, чем *T. palaeobaikalensis*); характеризуется очень слабо загнутым медиально дистальным эпифизом, невысоким при виде с дистальной стороны (эпифиз высокий и сильно загнут медиально у *Nettapus*); по общей морфологии сходен с тибитарсусами *Aythya*. Степень загнутости дистального эпифиза более значительна у *M. sororata* из Сансана (Зеленков, 2023), однако дистальный профиль обоих образцов одинаков.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, из типового местонахождения: экз. ПИН, №№ 2614/447, фрагментарный правый коракоид; 2614/199, неполная левая лопатка; 2614/454, неполная правая лопатка — все из горизонта “Е”; 2614/458, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса, предположительно горизонт “А”; 2614/390, проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса, горизонт “Е”; 2614/388, дистальный фрагмент левого карпометакарпуса, горизонт “С”; 2614/397, дистальный фрагмент правого карпометакарпуса; 2614/386, дистальный фрагмент левого тибитарсуса — оба из горизонта “Е”; 2614/339, правый тарсометатарсус, горизонт “С”.

Род *Tagayanetta* Zelenkov, gen. nov.

Н а з в а н и е рода — от Тагайской бухты на о-ве Ольхон (оз. Байкал) и *Netta*, современный род утиных.

Т и п о в о й вид — *Tagayanetta palaeobaikalensis* sp. nov.

Д и а г н о з. Коракоид имеет грацильные очертания, *processus acrocoracoideus* ориентирован в значительной степени краниально и очень слабо отклоняется медиально; *facies articularis humeralis* с округлым вентральным краем и незаостренным краниальным углом; *facies articularis claviculæ* с хорошо выраженной вырезкой в каудальном крае, не нависает над краниальной частью *sulcus m. supracoracoidei*; при виде с медиальной стороны вентральный край стержня вентрально выпуклый на уровне *processus procoracoideus* и загibaется дорсально в краниальной части.

В тарсометатарсусе стержень сужен в центральной части; латеральный дорсальный гребень практически не выражен; *cotyla lateralis* слабо выдвинут дорсально; *crista medialis hypotarsi* не утолщен; дорсальная часть *cotyla lateralis* не переходит отчетливо на дорсальную поверхность кости; проксимальный эпифиз широкий при виде с

проксимальной стороны; *cotyla medialis* расширен и с умеренно срезанным медиоплантарным углом; проксимальный край гипотарсуса при виде с медиальной стороны имеет наклонную ориентацию; латеральный край стержня не расширяется равномерно дистально, формирует несильное расширение проксимальнее *trochlea metatarsi II*.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Коракоид пропорциями стержня, формой *facies articularis humeralis* и *facies articularis clavicularis*, а также ориентацией *processus acrocoracoideus* сходен с таковым *Anas s.s.*, но отличается несколько меньшей длиной *processus acrocoracoideus*. От коракоида *Mioquerquedula* отличается более грацильным стержнем (при сходных размерах гленоидной суставной части — *facies articularis humeralis* + *cotyla scapularis* — у *M. palaeotagaica* sp. nov. и *T. palaeobaikalensis* gen. et sp. nov.), дорсовентрально более выпуклой *facies articularis humeralis* с более округлым вентральным краем и менее острым краниальным углом (у *Mioquerquedula* краниальный угол *facies* заострен), более удлиненным (в особенности по сравнению с *M. palaeotagaica* sp. nov.) и краниально ориентированным *processus acrocoracoideus* с более вытянутым *impressio lig. acrocoracoidei*. Вершина акрокоракоида при виде с краниальной стороны ориентирована более вентрально, чем медиально (у *Mioquerquedula*, в особенности у *M. palaeotagaica* вершина отростка ориентирована более медиально). *Facies articularis clavicularis* при виде с медиальной стороны крупнее (краниокаудально выше), чем у *Mioquerquedula*, имеет явную вырезку в каудальном крае (как у *Anas s.l.*) и не нависает над краниальной частью *sulcus m. supracoracoidei* (умеренно нависает у *M. palaeotagaica*); *crista acrocoracoidea* тоньше, чем у *Mioquerquedula*. Вентральный край стержня выпуклый на уровне *processus procoracoideus* при виде с медиальной стороны (как у *Anatini*), в то время как он ровный у *Mioquerquedula*.

Тарсометатарсус относительно короче, чем у современных *Anas s.s.* (с учетом размера суставных частей), и имеет суженный в центре стержень, в чем схож с *Mergini* (и, в частности, с *Bucephala albeola*). За пределами *Mergini* сходное сужение стержня характерно только для рода *Lophonetta* (см. ниже). В то же время, от *Mergini* (и других нырковых уток: *Oxyurinae* и *Aythiini*) отличается отсутствием гипертрофированного дорсального латерального гребня в проксимальной части тарсометатарсуса и слабо выдвинутым дорсально *cotyla lateralis* (по этим признакам схож с *Anatini* и *Anas s.s.*, в частности). От *Mergini* и *Oxyurinae* также отличается отсутствием утолщенного и в целом увеличенного *crista medialis hypotarsi* (в этом схож с *Aythiini*) и тем, что дорсальная часть *cotyla lateralis* не переходит отчетливо на дорсальную поверхность кости (благодаря этому *cotyla lateralis* выглядит у *Mergini* и *Oxyuri-*

нае срезанным при виде с дорсальной стороны и несколько смещенным дистально относительно *cotyla medialis* — эта же особенность характеризует ископаемый род *Manuherikia*, но не *M. minuta*). От *Manuherikia* (в т.ч. *M. minuta*) также отличается заметно более расширяющимся относительно стержня проксимальным эпифизом — в первую очередь, за счет срезанности медиального края стержня. Расширенный стержень в целом характеризует кладу *Oxyurinae*, к которой относится *Manuherikia* (Worthy et al., 2022). Кроме того, тарсометатарсус *M. minuta* при виде с плантарной стороны характеризуется медиально смещенным латеральным межмышечным гребнем, в то время как у *Tagayanetta* он протягивается вдоль латерального края плантарной поверхности кости. Смещение плантарной линии у *M. minuta* начинается уже в проксимальной части стержня и поэтому слабо зависит от ракурса. Положение межмышечной линии, как у *Tagayanetta*, характеризует, в частности, современных *Anatini*. При этом *Tagayanetta* отличается от *Anatini* суженным стержнем, широким проксимальным эпифизом при виде с проксимальной стороны, а также расширенным *cotyla medialis* с умеренно срезанным медиоплантарным углом (у *Anatini* *cotyla medialis* уже, а его медиоплантарный гребень заметно сильнее срезан). *Tagayanetta* отличается от всех изученных *Anatidae* выраженной наклонной ориентацией проксимального края гипотарсуса при виде с медиальной стороны (у остальных представителей семейства этот край ориентирован субперпендикулярно длинной оси кости).

Латеральный край стержня постепенно расширяется при переходе на *trochlea metatarsi IV* у подавляющего большинства утиных, в то время как у *Tagayanetta* он формирует небольшое расширение проксимальнее *trochlea metatarsi II*, а затем несколько сужается. Отчасти сходная морфология характеризует *Nettapus*; у *Mergini* и *Netta* расширение стержня расположено дистальнее, на уровне *trochlea metatarsi II*. У *Lophonetta* самая узкая часть стержня приходится на его дистальную треть, в то время как у *Tagayanetta* — на середину — проксимальную треть. Дистально у *Lophonetta* латеральный край стержня постепенно отгибается латерально, как у остальных *Anatini*. Суставная поверхность *trochlea metatarsi IV* у *Lophonetta* с менее выраженной вырезкой, чем у *Tagayanetta*.

З а м е ч а н и я. Строение тарсометатарсуса нового рода сочетает характерную для нырковых уток *Mergini* зауженность центральной части стержня с признаками речных уток (отсутствие дорсально выдвинутого и простирающегося дистально *cotyla lateralis*, гипертрофированного дорсального латерального гребня и гипертрофированного *crista medialis hypotarsi*). Преобладание последних однозначно указывает на отсутствие выраженных адаптаций к нырянию у *Tagayanetta*. Отсутствие гипертрофированного *crista medialis*

hypotarsi, наряду с наличием умеренно развитого дорсального латерального гребня, характеризует современный род *Netta*, однако даже у слабо специализированных к нырянию *Netta* дорсальный край *cotyla dorsalis* все же протягивается дистально по дорсальной поверхности кости. Такое строение суставной поверхности способствует сохранению сочленения между тибитарсусом и тарсометатарсусом в наиболее согнутом состоянии последнего (тарсометатарсус протрагирован, или “переразогнут”), что характеризует специализированный плавающий (или ныряющий) тип интертарсального сустава утиных (Zelenkov, 2020). Таким образом, *Tagayanetta* выглядит даже менее специализированным к нырянию по сравнению с *Netta* — в связи с этим характерная для нового рода узость стержня (как у *Mergini*) пока не находит объяснения. Экоморфологический анализ связывает наиболее грацильный тарсометатарсус с наземной локомоцией у Anatidae, а наиболее робустный — с нырятельными (De Mendoza, Gomez, 2022). Другие олигоцен–миоценовые утиные (в том числе, *Pinpanetta*, *Manuherikia*) также имеют значительно более расширенный стержень тарсометатарсуса (Worthy, 2009; Worthy et al., 2022). В то же время, суженный стержень имеет современный род *Lophonetta*, дивергенция которого и родственных таксонов датируется не ранее самого конца миоцена (Mitchell et al., 2014; Sun et al., 2017).

Строение коракоида позволяет сближать *Tagayanetta* с *Anatini*, при этом частичное сходство в строении тарсометатарсуса *Tagayanetta* с нырковыми утками может свидетельствовать о происхождении *Anatini* от, по меньшей мере, умеренно ныряющих утиных. Из среднего миоцена местонахождения Шарга, откуда описано три ископаемых рода нырковых уток, тарсометатарсусы, сходные с *Tagayanetta* по морфологии, неизвестны. В то же время зауженный тарсометатарсус встречается и у ныряющих современных *Anatini* (напр., *Lophonetta*).

Tagayanetta palaeobaikalensis Zelenkov, sp. nov.

Табл. X, фиг. 2, 3, 10, 14, 16, 18, 21

Название вида — от оз. Байкал и *παλαιός* греч. — древний.

Голотип — ПИН, № 2614/337, неполный левый коракоид; Прибайкалье, местонахождение Тагай; нижний–средний миоцен; горизонт “Е”.

Описание. Мелкая утка, размером с современных *Anas crecca*. См. диагноз рода, который также составляет диагноз вида.

Размеры в мм. Коракоид: длина краниального эпифиза от каудального края *cotyla scapularis* — 10.1 (голотип); минимальная ширина стержня — 3.6 (голотип), 3.5 (экз. ПИН, № 2614/338); высота *facies articularis humeralis* 3.7 (голотип). Карпометакарпус: дорсовентральная

высота *trochlea carpalis* — 3.8; дорсовентральная высота *os metacarpale majus* в центральной части — 3.0. Тарсометатарсус: максимальная длина — 27.1; ширина проксимального эпифиза — 6.0; минимальная ширина стержня — 2.4; максимальная дорсоплантарная высота стержня в центральной части — 2.4; ширина дистального эпифиза — 5.6.

Сравнение. В роде один вид.

Замечания. К данному виду отнесены материалы по мелкой утке, по абсолютным и относительным размерам сопоставимые с некрупными экземплярами современных *A. crecca*. Коракоид (голотип) отличается от *A. crecca*, главным образом, несколько укороченным *processus acrocoracoideus* и скошенным медиокаудальным углом *cotyla scapularis*, при этом сходен строением *facies articularis claviculæ* (имеет хорошо выраженную вырезку в центральной части). По абсолютным размерам голотип также сходен с *M. palaeotagaica* из этого же местонахождения, от которого он отличается рядом морфологических деталей, отмеченных выше в диагнозе нового рода. Тарсометатарсус также сходен с *Anas crecca* по размерам сочленовных частей, что свидетельствует о близких общих размерах птицы (у *A. crecca* ширина проксимального эпифиза 5.6–6.3, как у *T. palaeobaikalensis*), при этом он короче, чем у *Anas*, но длиннее и имеет более крупный размер сочленовных частей по сравнению с тарсометатарсусом, относимым к *M. palaeotagaica* (см. выше).

Еще один фрагментарный коракоид (экз. ПИН, № 2614/341) сходен с голотипом краниальной ориентацией акрокоракоидного отростка и на этом основании отнесен к данному виду. Этот экз. отличается от голотипа более узким дорсовентрально *facies articularis claviculæ*, менее нависающим над *sulcus m. supracoracoidei*, в дорсальной части которого присутствует небольшое углубление, отсутствующее у голотипа. Отмеченные отличия трактуются как индивидуальные вариации. Другой фрагментарный коракоид (экз. ПИН, № 2614/459) отнесен к этому таксону на основании сходной формы *cotyla scapularis* (медиокаудальный угол отчетливо скошен, как у голотипа; у *M. palaeotagaica* он более округлый) и *processus procoracoideus* (невыпуклый каудальный край; выпуклый у *M. palaeotagaica*).

Предварительно к этому виду также отнесен неполный левый коракоид из типового местонахождения (экз. ПИН, № 2614/338) с сохранившейся грудинной частью. Для этого экз. характерен очень широкий *processus procoracoideus* с сильновыпуклым медиокаудальным краем — эта особенность отличает данный экз. от голотипа *M. palaeotagaica*, у которого отросток заметно меньше. Точное строение *processus procoracoideus* у голотипа *T. palaeobaikalensis* неизвестно, но, повидимому, он все же не был таким широким, как у экз. ПИН, № 2614/338. Различие в строении прокоракоидного отростка можно отнести на

счет индивидуальной изменчивости (сходное состояние прокоракоидного отростка обнаружено в качестве индивидуальной вариации у *Histrionicus histrionicus*). Также экз. ПИН, № 2614/338 несколько грацильнее, чем голотип *M. palaeotagaica*, и имеет скошенный *cotyla scapularis*, как у голотипа *T. palaeobaikalensis*. По пропорциям этот коракоид сходен с таковым *M. sororata* (и, в частности, с экз. ПИН, № 4869/189) и несколько укорочен по сравнению с таковым современных *Anas*. При этом от коракоида *Mioquerquedula* отличается наклонной ориентацией *facies articularis sternalis* и большим медиальным расширением *extremitas sternalis*. *Angulus medialis* имеет заметно меньшее основание по сравнению с *Mioquerquedula*. *Impressio m. sternocoracoidei* заметно мельче, чем у *Mioquerquedula*.

Левая лопатка (экз. ПИН, № 2614/463) по размерам примерно соответствует экз. ПИН, № 2614/454, относимому к *M. palaeotagaica*, но отличается более коротким *facies articularis humeralis*, более выраженным *tuberculum brachiale* и более длинным и краниально ориентированным акромионом. Общая изогнутость стержня выражена слабее, чем у экз. ПИН, № 2614/454. По форме и ориентации акромиона этот экземпляр сходен с *Anatini* и на этом основании здесь отнесен к данному виду.

Из Тагая известен проксимальный фрагмент плечевой кости (экз. ПИН, № 2614/342), здесь предварительно относимый к этому виду. По абсолютным размерам, как и другие элементы, он соответствует самым мелким экземплярам современных *A. strepera*, от которых отличается незначительно приподнятым, укороченным и субтреугольным (со сглаженной дорсальной вершиной) *tuberculum dorsale*, наличием выраженного каудального гребня стержня, ориентированного на этот бугорок, и расположенной вентральнее него умеренно глубокой *fossa tricipitalis dorsalis*, а также едва выраженной пневматизации *fossa pneumotricipitalis*. Этот комплекс признаков соответствует базальной позиции относительно *Tadornini* + *Aythini* + *Anatini* (у которых гребень и фосса не выражены), что соответствует времени дивергенции указанных клад (конец среднего миоцена) и, в целом, также соответствует эволюционному уровню *Mioquerquedula*. Каудальный гребень и фосса у экз. ПИН, № 2614/342 выглядят более выраженными, а форма *tuberculum dorsale* — более сглаженная (отчетливо менее треугольная за счет выполаживания дорсального угла и некоторого удлинения), чем у экз. из Шарги, относимого к *M. sororata*.

Карпометакарпусы обладают слабой диагностичностью у большинства утиных, поэтому отнесение конкретных экземпляров к определенным таксонам затруднено. К этому виду здесь отнесен самый робустный из экземпляров (ПИН, № 2614/389), известных из Тагая. По размерам

проксимального эпифиза и толщине большой метакarpалии этот экземпляр также сходен с наиболее мелкими особями современных *A. strepera*, как и в случае с другими элементами скелета *T. palaeobaikalensis*, но отличается некоторой укороченностью, что можно связать с отсутствием дальних миграций и, как следствие, несколько более короткой кистью у этого миоценового вида. При этом этот экземпляр все же длиннее, чем карпометакарпус из Сансана, относимый нами к *M. sororata*. Экз. ПИН, № 2614/389 также существенно крупнее, чем у *N. comandulianus* и, таким образом, маловероятно, что он относится к *M. palaeotagaica*, с учетом остеологического и пропорционального сходства *Mioquerquedula* и *Nettapus*. Дистальный фрагмент (экз. ПИН, № 2614/398) по толщине стержня соответствует экз. ПИН, № 2614/389; от карпометакарпусов *M. sororata* он отличается укороченным дистальным симфизом. Из Тагая известны несколько еще более мелких карпометакарпусов, но отнесение их к *T. palaeobaikalensis* предполагало бы выраженное укорочение кисти у этого таксона — это представляется маловероятным, с учетом слабой выраженности нырятельных адаптаций у этого вида, судя по строению цевки (о связи нырятельных и летательных адаптаций у водных птиц см.: Зеленков, 2015).

Несколько более крупный размер карпометакарпуса *T. palaeobaikalensis* по сравнению с *M. palaeotagaica* может коррелировать с удлинением *impressio lig. acrocoracohumeralis* у первого вида. Акрокоракоидно-плечевая связка, крепящаяся к вышеупомянутому отпечатку, служит критическим компонентом передачи сил с передней конечности на туловище (Baier et al., 2007) — таким образом, увеличение указанного отпечатка (и, в целом, *processus acrocoracoideus*) может отражать увеличение передней конечности в целом. Так, современные *Malacorhynchus*, по эволюционному уровню строения коракоида близкие *Nettapus*, имеют более длинный *processus acrocoracoideus* и, соответственно, *impressio lig. acrocoracohumeralis*, что коррелирует с общей удлинённостью передней конечности.

Из Тагая известен терминальный фрагмент рострума надклювья (экз. ПИН, № 2614/393), по размерам сопоставимый с современными *A. strepera*. Для этого экземпляра характерна уплощенная вентральная поверхность и слабо выпуклая дорсальная — это отличает данный рострум от современных *Nettapus* (которые имеют зауженный, дорсально выпуклый и вентрально вогнутый рострум) и позволяет сблизить его с *Anatini*.

Материал. Кроме голотипа, из типового местонахождения: экз. ПИН, №№ 2614/393, вершина рострума надклювья, горизонт “Е”; 2614/338, неполный левый коракоид, горизонт “С”; 2614/341, неполный левый коракоид, предположительно горизонт “Е”; 2614/459, неполный

правый коракоид, горизонт “А”; 2614/463, неполная левая лопатка; 2614/342, проксимальный фрагмент левой плечевой кости; № 2614/389, неполный правый карпометакарпус; 2614/398, дистальный фрагмент правого карпометакарпуса — все из горизонта “Е”; ПИН 2614/340, правый тарсометатарсус, предположительно, горизонт “С”.

Под *Selenonetta* Zelenkov, gen. nov.

Название рода — от *Selene*, древнегреческая богиня луны, и *Netta*, современный род утиных.

Типовой вид — *Selenonetta lacustrina* sp. nov.

Диагноз. В плечевой кости *incisura capitis* не формирует вырезку в вентро-проксимальном профиле кости (между *caput humeri* и вентральным краем *tuberculum ventrale*); расстояние от дорсального края *crus dorsale fossae* до каудального гребня стержня заметно меньше, чем дорсовентральная ширина *fossa pneumotricipitalis* на этом уровне; каудальный гребень стержня достаточно хорошо выражен и ориентирован между *tuberculum dorsale* и *caput humeri*, поперечное сечение стержня субтреугольное; *tuberculum dorsale* явно удлиненный, его дистальный угол острый и “опущен” на уровень стержня; *crista deltopectoralis* короткий (его длина сопоставима с дорсовентральной шириной проксимального эпифиза), его дорсальная поверхность умеренно вогнутая; *crus dorsale fossae* ориентирован дорсовентрально, *tuberculum ventrale* ориентирован каудально; *fossa pneumotricipitalis* не пневматизирована; *caput humeri* умеренно нависает над дорсальной поверхностью стержня

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Плечевая кость *Selenonetta* характеризуется уникальным для Anatidae сочетанием удлиненного *tuberculum brachiale*, отсутствием вырезки *incisura capitis* в вентро-проксимальном профиле кости, не пневматизированной *fossa pneumotricipitalis* и узким расстоянием между *crus dorsale fossae* и каудальным гребнем стержня (узкая дорсальная триципитальная впадина). Отсутствие вырезки *incisura capitis* — по-видимому, плезиоморфная черта для Anatidae, характерная, в частности, для олигоценового рода *Pinpanetta* (Worthy, 2009). В то же время, у *Pinpanetta* имеется длинный *crista deltopectoralis* и короткий и высокий (выступающий каудально) *tuberculum dorsale* (как у современных *Dendrocygninae*), в то время как у *Selenonetta* *crista deltopectoralis* укорочен, а *tuberculum dorsale* удлинен и имеет заостренный и опущенный дистальный угол. Последняя черта — продвинутый признак, характеризующий Anatinae. По ширине дорсальной триципитальной впадины и в целом по чертам проксимального эпифиза *Selenonetta* ближе всего к *Nettapus*, от которого отличается не пневматизированной *fossa pneumotricipitalis* (пневматизирована у *Netta-*

pus) и вышеупомянутым отсутствием вырезки *incisura capitis*. Каудальный гребень стержня у *Nettapus* выражен заметно слабее, чем у *Selenonetta*. От ископаемого рода *Helonetta*, также сходного с *Nettapus* (Emslie, 1992), отличается отсутствием вырезки *incisura capitis* и удлиненным *tuberculum dorsale*. Насколько можно судить из описания (Emslie, 1992), *Helonetta* не отличается по строению *fossa pneumotricipitalis* от *Nettapus*.

Сочетание удлиненного *tuberculum dorsale* и не пневматизированной *fossa pneumotricipitalis* имеется у современных *Mergini* (кроме *Mergus*, у которых эта фossa пневматизирована), от которых *Selenonetta* отличается узкой дорсальной триципитальной впадиной, отсутствием вырезки *incisura capitis* и каудальной ориентацией *tuberculum ventrale* (у *Mergini* этот бугорок ориентирован более дистально, в результате чего нависает над *fossa pneumotricipitalis*). От ископаемого рода *Protomelanitta* (предполагаемых базальных *Mergini*; Зеленков, 2011; Stidham, Zelenkov, 2017) также отличается узкой дорсальной триципитальной впадиной, отсутствием вырезки *incisura capitis*, расширенной *caput humeri* и удлиненным *tuberculum dorsale*.

Замечания. Диагноз рода основан на проксимальном эпифизе плечевой кости — хорошо диагностичном элементе скелета Anatidae и, в частности, имеющем характерную морфологию у *Selenonetta*. Описание других костей см. ниже при описании типового вида.

Плечевая кость *Selenonetta* демонстрирует не характерное для других современных и ископаемых утиных сочетание плезиоморфных и прогрессивных черт, затрудняющее оценку филогенетического положения этого таксона. Сочетание удлиненного *tuberculum brachiale* и замкнутой (не пневматизированной) *fossa pneumotricipitalis* позволяет сближать *Selenonetta* с *Mergini* и *Aythya*, однако отсутствие вырезки *incisura capitis* указывает на базальное положение этого ископаемого рода по отношению не только к *Mergini*, но и ко всем Anatinae. Отсутствие пневматизации *fossa pneumotricipitalis* также может оказаться плезиоморфным признаком, характеризующим, помимо *Mergini* (по-видимому, базальных представителей Anatinae; Sun et al., 2017), также *Oxyurinae* и *Malacorhynchus*. При этом общее структурное сходство с *Nettapus* может рассматриваться как продвинутая черта, указывающая на принадлежность *Selenonetta* к наиболее базальной радиации Anatinae. Плечевая кость *Mioquerquedula minutissima* — типового вида рода *Mioquerquedula* — неизвестна (Зеленков, 2023), однако таковая несколько более крупного вида *M. soporata* морфологически заметно отличается наличием явной вырезки *incisura capitis* (продвинутый признак относительно *Selenonetta*) и коротким субтреугольным *tuberculum dorsale* (примитивный признак относительно *Selenonetta*).

Очень мелкие коракоиды из Тагая, которые здесь отнесены к *Selenonetta lacustrina*, отличаются от сходных по размеру *M. minutissima* общими очертаниями. У *M. minutissima*, как у современных *Anatini*, каудальное (стернальное) расширение стержня развито умеренно, в то время как у *S. lacustrina* оно отчетливое, что выражается в заметной вогнутости обоих краев (и особенно медиального) центральной части коракоида. Очертания стержня коракоида указывают на то, что по морфологии стернального расширения коракоид *S. lacustrina* был ближе к *Malacorhynchus* и раннемиоценовым “*Mionetta*” *natator*, чем к *Anatini* и *Mioquerquedula* *soporata*. Это, в свою очередь, указывает на отличный эволюционный уровень коракоида *Selenonetta* и подтверждает отдельный родовой статус наиболее мелкой утки из Тагая. Строение карпометакарпуса также отличает *Selenonetta* от *Mioquerquedula*.

Selenonetta lacustrina Zelenkov, sp. nov.

Mioquerquedula sp.: Зеленков, Мартынович, 2012, с. 14; 2013, с. 80; Горобец, 2013, с. 72; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 170.

Название вида от *lacustris* *лат.* — озерный.

Голотип — NMNHU-P No Av-52, проксимальный фрагмент левой плечевой кости; Прибайкалье, местонахождение Тагай; нижний-средний миоцен; сборы Н.А. Логачева, 1957–1958 гг.

Описание. См. диагноз рода, который также составляет диагноз вида.

Размеры в мм. Коракоид: минимальная ширина стержня — 2.8 ($n = 2$); высота *facies articularis humeralis* — 3.0, 3.1. Лопатка: минимальная высота стержня 2.5; длина от вершины акромиона до вентрокаудального края *facies articularis humeralis* — 6.6. Плечевая кость (голотип): ширина проксимального эпифиза — 11.4; длина от проксимального края до окончания *crista deltopectoralis* ~14.3. Карпометакарпус: краниокаудальная высота проксимального эпифиза — 7.3; дорсовентральная высота проксимального эпифиза — 3.1, 3.2. Тибиотарсус: ширина дистального эпифиза — 4.5; высота через *incisura intercondylaris* — 2.9.

Сравнение. В роде *Selenonetta* один вид.

Замечания. К данному виду отнесены остатки самой крошечной из мелких утиных Тагая — на границе размерной изменчивости семейства *Anatidae*. По абсолютным размерам эта форма сопоставима с современными *Nettapus auritus* или *Spatula hottentota*, но отчетливо мельче *Anas crecca* и, по-видимому, незначительно мельче *M. minutissima*. Ранее эта форма обозначалась как *Mioquerquedula* sp. 2 (Зеленков, Мартынович, 2013; Зеленков, Курочкин, 2015), однако морфология плечевой кости и коракоидов самой мелкой утки из Тагая указывает на ее отдельный родовой статус (см. выше).

Помимо голотипа, из Тагая известна еще одна очень мелкая проксимальная плечевая кость (экз. ПИН, № 2614/198), здесь относимая к *S. lacustrina*. У экз. ПИН, № 2614/198 *tuberculum dorsale* сохранился не полностью, но при этом отчетливо видна его общая удлинненность — прогрессивная черта, характерная для голотипа, но отличающая *S. lacustrina* от *Mioquerquedula soporata* (на примере экз. ПИН, № 4869/107 из Шарги) и экз. ПИН, № 2614/342, относимого к *T. palaeobaikalensis*. Вентральный край бугорка у экз. ПИН, № 2614/198 ориентирован в значительной мере вдоль длинной оси кости, в то время как у экз. ПИН, № 4869/107 и экз. ПИН, № 2614/342 — примерно под углом 45°. Современные *Nettapus* также имеют несколько более укороченный *tuberculum*. Дорсальная поверхность *crista deltopectoralis* невогнутая (также прогрессивный признак), на каудальной поверхности стержня присутствует умеренно выраженный каудальный гребень. Степень выраженности этого гребня сопоставима с таковой у экз. ПИН, № 4869/107 из Шарги, относимого к *Mioquerquedula*, но несколько меньше, чем у *Tagayanetta*. Сохранилось окончание *crus dorsale fossae*; таким образом, видно, что площадка между *crus* и каудальным гребнем была очень узкая, как у голотипа, но в отличие от широкой площадки (“*dorsal tricipital fossa*”) у *Malacorhynchus*, *Oxyurinae* и *Mergini*. Ширина этой области соответствует состоянию у *Nettapus* и *Anatini*, хотя каудальный гребень стержня у последних не выражен. Поперечное сечение стержня на уровне дистальной части *crista deltopectoralis* субтреугольное. Внутренняя (дорсальная) стенка *fossa pneumaticotricipitalis* цельная, не пневматизирована, в ее глубокой части видно не крупное пневматическое отверстие. Эта область по морфологии более всего соответствует таковой современных *Aythya*, у которых выраженная пневматизация *fossa pneumaticotricipitalis* отсутствует, но в цельной дорсальной стенке впадины также могут присутствовать отверстия. При сходной абсолютной толщине стержня с *N. auritus* обращает на себя внимание более длинный *crista deltopectoralis*, дистальная часть которого ориентирована более краниально, чем дорсально — в отличие от *Nettapus*, но как у *Anatini*.

К этому же таксону здесь отнесены два неполных коракоида (экз. ПИН, №№ 2614/181, 193), сходные по общим размерам с коракоидами *M. minutissima*, но при этом отличающиеся меньшим *facies articularis humeralis* (при схожей длине гленоидной суставной части и равных размерах *cotyla scapularis*) и наличием вентрально очерченной ямки внутри *sulcus m. supracoracoidei* (у *Mioquerquedula* поверхность *sulcus* плоская или слегка вогнутая, но без очерченной ямки). Характерной особенностью этих коракоидов, отличающей их от *M. minutissima*, является зауженность средней части стержня, формирующаяся благодаря

вогнутости его латерального и медиального краев. У *Mioquerquedula* края стержня в средней части ориентированы более параллельно. Для этих коракоеидов также характерна выпуклая медиальная кромка стержня на уровне *facies articularis humeralis* (между *processus procoracoideus* и *processus acrocoracoideus*), отсутствующая у *Mioquerquedula*. Данные коракоеиды очень сходны с коракоеидами наиболее мелкой утиной птицы *Anatidae* gen. indet. из Сансана (Зеленков, 2023).

Левая лопатка (экз. ПИН, № 2614/180) по размерам соответствует *N. auritus* и здесь также отнесена к этому таксону. Этот экземпляр мельче, чем другие фрагменты лопаток из Тагая; характеризуется вытянутым акромионом, который, в отличие от экз. ПИН, № 2614/463 (относимого к *T. palaeobaikalensis*), ориентирован заметно более краниально, чем дорсально. *Facies articularis humeralis* удлиненное, общая изогнутость кости выражена слабо. Морфологически экз. ПИН, № 2614/180 близок современным *Anatini*.

К этому таксону отнесены два фрагментарных карпометакарпуса из Тагая (экз. ПИН, №№ 2614/385, проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса, и 2614/396, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса), отличающихся от *M. palaeotagaica* мелким размером, более низким *processus extensorius*; не выраженным *depressio muscularis externa*, довольно крупной и вогнутой *fossa infratrochlearis* (у *Anatini* эта ямка обычно очень маленькая и имеет характер точечного углубления), проксимально выступающим дорсальным полублоком *trochlea carpalis*, а также отчетливо выраженной *fovea carpalis cranialis*. В целом данные карпометакарпусы ближе к современным *Mergini*. От наиболее мелкого карпометакарпуса из Сансана отличаются несколько меньшим размером, наличием явной седловидной выемки в дистокраниальном контуре *os metacarpale alulare*, более низким *processus extensorius*, а также укороченной проксимальной частью проксимального эпифиза (проксимальнее *processus pisiformis*).

Другие материалы представлены дистальным эпифизом правого тибиятарсуса (экз. ПИН, № 2614/392) и фрагментарным стержнем левого тарсометатарсуса не полностью взрослого индивида (экз. ПИН, № 2614/365), по размерам соответствующим современным *N. auritus*. В тибиятарсусе *condylus medialis* ориентирован субпараллельно *condylus lateralis* (как у *Nettarus*) и не наклонен медиально, как это характерно для *Anatini*. При виде с дистальной стороны тибиятарсус краниокаудально низкий — несколько ниже, чем у *Anatini* и заметно ниже, чем у *Nettarus*; *incisura intercondylaris* узкая в своем основании, как у *Nettarus*. Тарсометатарсус имеет равномерную толщину стержня, т.е., не сужен в центральной части.

Материал. Кроме голотипа, из типового местонахождения: экз. ПИН, №№ 2614/198,

проксимальный фрагмент правой плечевой кости — горизонт “Е”; 2614/181, 193 два неполных коракоеида; 2614/180, левая лопатка — все из горизонта “А”; 2614/385, проксимальный фрагмент правого карпометакарпуса — горизонт “Е”; 2614/396, проксимальный фрагмент левого карпометакарпуса — горизонт “А”; 2614/392, дистальный эпифиз правого тибиятарсуса — горизонт “Е”; 2614/365, фрагментарный стержень левого тарсометатарсуса — горизонт “С”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вислобокова И.А. О парнопалых из нижнего миоцена бухты Тагай о. Ольхон (Байкал) // Палеонтол. журн. 1990. № 2. С. 134–138.
- Волкова Н.В. Элементы тропической биоты в фауне лесных птиц раннего миоцена Восточной Сибири // Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. Матер. Всеросс. конф. М.: КМК, 2018. С. 90–93.
- Волкова Н.В. Лесные птицы дочетвертичного кайнозоя Азии — ключ к пониманию эволюции и расселения воробьеобразных (Passeriformes) // Биогеография и эволюционные процессы. Матер. LXVI сесс. Палеонтол. об-ва РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2020. С. 227–228.
- Волкова Н.В. Лесные птицы Восточной Сибири и Европы в период миоценового климатического оптимума. Биогеографическое значение сходств и различий орнитокомплексов // Палеонтология и стратиграфия: современное состояние и пути развития. Матер. LXVIII сесс. Палеонтол. об-ва РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2022. С. 201–202.
- Волкова Н.В., Зеленков Н.В. Когтезадающая воробьиная птица (Passeriformes, Certhioidea) из верхов нижнего миоцена Восточной Сибири // Палеонтол. журн. 2018. № 1. С. 53–60.
- Горобец Л.В. Останки миоценовых птиц с острова Ольхон в фондах Национального научно-природоведческого музея НАН Украины // Проблемы эволюции птиц: систематика, морфология, экология и поведение. М.: КМК, 2013. С. 68–73.
- Данилов И.Г., Сыромятникова Е.В., Клементьев А.М. и др. Новые данные по миоценовым позвоночным местонахождения Тагай (Ольхон, Байкал) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тез. докл. М.: ПИН РАН, 2012. С. 19–20.
- Зеленков Н.В. Нырковые утки из среднего миоцена Западной Монголии // Палеонтол. журн. 2011. № 2. С. 70–77.
- Зеленков Н.В. Примитивная поганка (Aves, Podicipedidae) в миоцене Восточной Сибири (озеро Байкал, остров Ольхон) // Палеонтол. журн. 2015. № 5. С. 69–77.
- Зеленков Н.В. Находки фрагментов скелетов птиц в среднем миоцене Северного Кавказа // Докл. Акад. наук. 2017. Т. 477. № 3. С. 372–374.
- Зеленков Н.В. Эволюция утиных (Aves: Anatidae s.l.) Евразии в кайнозое // Журн. общ. биол. 2019а. Т. 80. С. 323–333.
- Зеленков Н.В. Ископаемые птицы Монголии: история изучения и эволюция фаунистических комплексов // Палеонтология, палеобиогеография и биостратиграфия Монголии / Ред. Лопатин А.В. М.: ПИН РАН, 2019б. С. 76–103.

- Зеленков Н.В. Изменчивость посткраниального скелета речных уток (*Anas s.l.*): выявление узлов приложения естественного отбора // Современные проблемы биологической эволюции: матер. IV междунар. конф. М.: ГДМ, 2022. С. 308–310.
- Зеленков Н.В. Мелкие утки (*Aves: Anatidae*) раннего–среднего миоцена Евразии. 1. Ревизия *Anas velox* Milne-Edwards, 1868 и *Anas saporata* Kurochkin, 1976 // Палеонтол. журн. 2023. № 4. С. 94–105.
- 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 рептилии и птицы. Часть 3 / Ред. Курочкин Е.Н., Лопатин А.В., Зеленков Н.В. М.: ГЕОС, 2015. С. 86–290.
- Зеленков Н.В., Мартынович Н.В. Древнейшая фауна птиц Байкала // Байкал. зоол. журн. 2012. № 3(11). С. 12–17.
- Зеленков Н.В., Мартынович Н.В. Богатая фауна птиц из миоценового местонахождения Тагай (остров Ольхон, Байкал) // Тр. Мензбир. орнитол. об-ва. 2013. Т. 2. С. 73–93.
- Зеленков Н.В., Мартынович Н.В., Волкова Н.В. и др. Древнейший байкальский петух // Байкал. зоол. журн. 2018. № 2(23). С. 5–10.
- Логачев Н.А., Ломоносова Т.К., Климанова В.М. Кайнозойские отложения иркутского амфитеатра. М.: Наука, 1964. 194 с.
- Сизов А.В., Клементьев А.М. Геологическое строение и тафономия тагайского местонахождения раннемиоценовой фауны позвоночных // Евразия в кайнозое. Стратиграфия, палеоэкология, культуры. 2015. Вып. 4. С. 206–218.
- Тесаков А.С., Лопатин А.В. Первая находка грызунов семейства Mylagaulidae (*Rodentia, Mammalia*) в миоцене Восточной Сибири (остров Ольхон, озеро Байкал, Иркутская область) // Докл. Акад. наук. 2015. Т. 460. С. 118–121.
- Тесаков А.С., Сыромятникова Е.В., Данилов И.Г. и др. Успехи изучения миоценовых позвоночных местонахождения Тагай (остров Ольхон, озеро Байкал) // Палеонтология Центральной Азии и сопредельных регионов. Междунар. конф. к 45-летию СРМПЭ. Тез. докл. М.: ПИН РАН, 2014. С. 75–77.
- Baier D.B., Gatesy S.M., Jenkins F.A., Jr. A critical ligamentous mechanism in the evolution of avian flight // *Nature*. 2007. V. 445. P. 307–310.
- Emslie S.D. Two new late blancan avifaunas from Florida and the extinction of wetland birds in the Plio-Pleistocene // *Natur. Hist. Mus. Los Angeles Co., Sci. Ser.* 1992. № 36. P. 249–269.
- Erbajeva M.A., Daxner-Höck G., Mörs T. *Amphilagus plicadentis* (*Lagomorpha, Mammalia*) from the Tagay locality (Olkhon Island, Baikal region, Eastern Siberia) // *Palaeobiodiv. Palaeoenviron.* 2022. V. 102. P. 915–920.
- Černaňský A., Syromyatnikova E.V., Kovalenko E.S. et al. The key to understanding the European Miocene chalcids (*Squamata, Scincidae*) comes from Asia: the lizards of the East Siberian Tagay locality (Baikal Lake) in Russia // *Anat. Rec.* 2020. V. 303. P. 1901–1934.
- Daxner-Höck G., Mörs T., Filinov I. et al. Geology and lithology of the Tagay-1 section at Olkhon Island (Lake Baikal, Eastern Siberia), and description of *Aplodontidae, Mylagaulidae* and *Sciuridae* (*Rodentia, Mammalia*) // *Palaeobiodiv. Palaeoenviron.* 2022a. V. 102. P. 843–857.
- Daxner-Höck G., Mörs T., Kazansky A.Yu. et al. A synthesis of fauna, palaeoenvironments and stratigraphy of the Miocene Tagay locality (Olkhon Island, Lake Baikal, Eastern Siberia) // *Palaeobiodiv. Palaeoenviron.* 2022b. V. 102. P. 969–983.
- De Mendoza R.S., Gómez R.O. Ecomorphology of the tarsometatarsus of waterfowl (*Anseriformes*) based on geometric morphometrics and its application to fossils // *Anat. Rec.* 2022. V. 305. № 11. P. 3243–3253.
- Kazansky A.Yu., Shchetnikov A.A., Matasova G.G. et al. Palaeomagnetic data from the late Cenozoic Tagay section (Olkhon Island, Baikal region, Eastern Siberia) // *Palaeobiodiv. Palaeoenviron.* 2022. V. 102. P. 943–967.
- Klementiev A.M., Sizov A.V. New record of anchitherium (*Anchitherium aurelianense*) in the Miocene of Eastern Siberia, Russia // *Russ. J. Theriol.* 2015. V. 14. P. 133–143.
- Mayr G., Lechner T., Böhme M. Nearly complete leg of an unusual, shelduck-sized anseriform bird from the earliest late Miocene hominid locality Hammerschmiede (Germany) // *Hist. Biol.* 2022. V. 35. № 4. <https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2045285>
- Miller A.H. An avifauna from the Lower Miocene of South Dakota // *Univ. Calif. Publ. Bull. Dep. Geol. Sci.* 1944. V. 27. № 4. P. 85–100.
- Mitchell K.J., Wood J.R., Scofield R.P. et al. Ancient mitochondrial genome reveals unsuspected taxonomic affinity of the extinct Chatham duck (*Pachyanas chathamica*) and resolves divergence times for New Zealand and sub-Antarctic brown teals // *Mol. Phylog. Evol.* 2014. V. 70. P. 420–428.
- Rage J.-C., Danilov I.G. A new Miocene fauna of snakes from eastern Siberia, Russia. Was the snake fauna largely homogenous in Eurasia during the Miocene? // *C. R. Palevol.* 2008. V. 7. P. 383–390.
- Sotnikova M.V., Klementiev A.M., Sizov A.V., Tesakov A.S. New species of *Ballusia* Ginsburg and Morales, 1998 (*Ursidae, Carnivora*) from Miocene of Eastern Siberia, Russia // *Hist. Biol.* 2021. V. 33. P. 486–497.
- 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.
- Syromyatnikova E.V. The first record of *Salamandrella* (*Caudata: Hynobiidae*) from the Neogene of Russia // *Russ. J. Herpetol.* 2014. V. 21. P. 217–220.
- Syromyatnikova E.V. A new species of *Bufo* (*Amphibia, Anura*) from the Miocene of Russia // *Russ. J. Herpetol.* 2015. V. 22. P. 281–288.
- Syromyatnikova E.V. Anurans of the Tagay locality (Baikal Lake, Russia; Miocene): *Bombinatoridae, Hylidae*, and *Ranidae* // *Russ. J. Herpetol.* 2016. V. 23. P. 145–157.
- 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: e0184529.
- Volkova N.V. The first fossil barbet (*Aves, Ramphastidae*) from Siberia // *J. Ornithol.* 2020. V. 161. P. 325–332.
- Voyta L.L., Mörs T., Erbajeva M.A. *Erinaceomorpha* and *Soricomorpha* (*Mammalia*) of the Miocene Tagay fauna (Olkhon Island, Lake Baikal, Eastern Siberia): A preliminary report // *Palaeobiodiv. Palaeoenviron.* 2022. V. 102. P. 897–914.

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 Manuherikia (Aves: Anatidae) provides evidence of faunal turnover in the St Bathans Fauna, New Zealand // Geobios. 2022. V. 70. P. 87–107.

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. 2016a. V. 50. № 12. P. 1421–1433.

Zelenkov N.V. The first fossil parrot (Aves, Psittaciformes) from Siberia and its implications for the historical biogeography of Psittaciformes // Biol. Lett. 2016b. 12: 20160717.

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. The oldest diving anseriform bird from the late Eocene of Kazakhstan and the evolution of aquatic adaptations in the intertarsal joint of waterfowl // Acta Palaeontol. Pol. 2020. V. 65. № 4. P. 733–742.

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 X

Корактоиды (фиг. 1–8), тибитарсус (фиг. 9), рострум надклювья (фиг. 10), карпометакарпусы (фиг. 11–14), лопатки (фиг. 15–17), плечевые кости (фиг. 18–20) и тарсометатарсусы (фиг. 21–23) ранне–среднемиоценовых и современных Anatidae с дорсальной (фиг. 1, 2, 3а–8а, 10б, 21а, 22а, 23б), вентральной (фиг. 3б–8б, 10в, 11–14, 21б, 22б), дистальной (фиг. 9а), крадальной (фиг. 9б, 20б), латеральной (фиг. 10а, 15–17, 21в–23в), каудальной (фиг. 18 19, 20а) и медиальной (фиг. 21г) сторон.

Фиг. 1, 19. *Mioquerquedula soporata* (Kurochkin, 1976): 1 – экз. MNHN, № SA 10283; Франция, местонахождение Сансан; средний миоцен; 19 – экз. ПИН, № 4869/107; Монголия, местонахождение Шарга; средний миоцен.

Фиг. 2, 3, 10, 14, 16, 18, 21. *Tagayanetta palaeobaikalensis* gen. et sp. nov.: 2 – экз. ПИН, № 2614/338; 3 – голотип ПИН, № 2614/337 (отражен); 10 – экз. ПИН, № 2614/393; 14 – экз. ПИН, № 2614/389; 16 – экз. ПИН, № 2614/463; 18 – экз. ПИН, № 2614/342; 21 – экз. ПИН, № 2614/340; Прибайкалье, местонахождение Тагай; верхи нижнего миоцена.

Фиг. 4, 9, 13, 15, 22. *Mioquerquedula palaeotagaica* sp. nov.: 4 – голотип ПИН, № 2614/177; 9 – экз. ПИН, № 2614/386; 13 – экз. ПИН, № 2614/458; 15 – экз. ПИН, № 2614/454 (отражен); 22 – экз. ПИН, № 2614/339; Прибайкалье, местонахождение Тагай; верхи нижнего миоцена.

Фиг. 5. *Mioquerquedula integra* (Miller, 1944) comb. nov., экз. USMP, № 37370; США, Южная Дакота, местонахождение Флинт Хилл; нижний миоцен.

Фиг. 6, 12, 17, 20, 23. *Selenonetta lacustrina* gen. et sp. nov.: 6 – экз. ПИН, № 2614/181; 12 – экз. ПИН, № 2614/385; 17 – экз. ПИН, № 2614/180; 20 – голотип NMNHU-P No Av-52; 23 – экз. ПИН, № 2614/365 (отражен); Прибайкалье, местонахождение Тагай; верхи нижнего миоцена.

Фиг. 7. *Mioquerquedula minutissima* Zelenkov et Kurochkin, 2012, голотип ПИН, № 4869/193; Монголия, местонахождение Шарга; средний миоцен.

Фиг. 8. Anatidae gen. indet. (?*Selenonetta lacustrina* gen. et sp. nov.), экз. MNHN, № SA 14006; Франция, местонахождение Сансан; средний миоцен.

Фиг. 11. *Nettarus coromandelianus* Gmelin, 1789, экз. остеологической коллекции ПИН РАН, № 40-7-1, современный. Обозначения: ca – crista acrocoracoidea; cdp – crista deltopectoralis; ch – caput humeri; cl – cotyla lateralis; clh – crista lateralis hypotarsi; cm – cotyla medialis; cs – cotyla scapularis; csr – каудальный гребень стержня плечевой кости; dtf – дорсальная триципитальная фосса; eic – eminentia intercotylaris; fac – facies articularis clavicularis; fah – facies articularis humeralis; fas – facies articularis sternalis; fic – fossa infracotylaris; fpl – fossa parahypotarsalis lateralis; fpt – fossa pneumatico-ipsilateralis; iic1 – развитая вырезка incisura capitis в вентропроксимальном профиле плечевой кости; iic2 – не развитая вырезка incisura capitis в вентропроксимальном профиле плечевой кости; mm – медиальный край стержня корактоида; pa – processus acrocoracoideus; pp – processus procoracoideus; sms – sulcus m. supracoracoidei; td – tuberculum dorsale. Длина масштабной линейки 10 мм. Фиг. 21д, 22г – вне масштаба.

Small Ducks (Aves: Anatidae) from the Early–Middle Miocene of Eurasia.

2. The Fauna of Tagay Locality (Baikal Area; Eastern Siberia)

N. V. Zelenkov

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

Remains of small ducks are described from the boundary early–middle Miocene deposits of Tagay (Baikal area), the only locality in Asia with a representative bird fauna of the Miocene climatic optimum. New taxa *Mioquerquedula palaeotagaica* sp. nov. and *Tagayanetta palaeobaikalensis* gen. et sp. nov., corresponding in size to modern *Anas crecca*, as well as an even smaller duck *Selenonetta lacustrina* gen. et sp. nov. are described. A revision of the genus *Mioquerquedula* is undertaken; “*Anas*” *integra* Miller, 1944 from the Lower Miocene of North America is here transferred to this genus. *Tagayanetta* gen. nov. is here considered as an evolutionarily more advanced genus than *Mioquerquedula*, probably close to Anatini. *Selenonetta* gen. nov. is considered as a taxon close to the divergence between Mergini and other Anatinae. A similar form (possibly the same species) is present in the Sansan locality (France).

Keywords: fossil birds, Anseriformes, evolution, taxonomy, early Miocene, Northern Asia

УДК 569.735.5:551.793(477.75)

OVIS GRACILIS SP. NOV. (ARTIODACTYLA, BOVIDAE) ИЗ НИЖНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА ПЕЩЕРЫ ТАВРИДА В КРЫМУ И ИСТОРИЯ РОДА OVIS

© 2023 г. И. А. Вислобокова*

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

*e-mail: ivisl@paleo.ru

Поступила в редакцию 15.02.2023 г.

После доработки 16.03.2023 г.

Принята к публикации 16.03.2023 г.

На основании изучения ископаемых остатков Bovidae рода *Ovis* из нижнеплейстоценовых отложений пещеры Таврида в Крыму выделен новый вид — *O. gracilis* sp. nov. Этот не очень крупный баран имел гомонимно скрученные рога с короткими синусами и стройные метаподии. Остатки *Ovis* в Тавриде — одни из древнейших в Европе и первое свидетельство присутствия *Ovis* в раннем плейстоцене Крыма. Вид *O. gracilis* входил в состав фауны пещеры Таврида, возраст которой, по данным биохронологии, оценивается в пределах 1.8–1.5 млн лет. Появление этого вида на юге Восточной Европы могло быть связано с одной из ранних дисперсионных волн *Ovis* из Азии, вдоль Альпийско-Гималайского пояса, во время глобального похолодания перед палеомагнитным эпизодом Олдувей.

Ключевые слова: *Ovis gracilis* sp. nov., Bovidae, ранний плейстоцен, Крым, пещера Таврида

DOI: 10.31857/S0031031X23050112, **EDN:** JHGEAH

ВВЕДЕНИЕ

Дикие бараны рода *Ovis* L., 1758 довольно широко распространены в современной фауне горных районов Евразии и Северной Америки, хотя их ареалы и численность заметно сокращаются (напр., Michel, Ghoddousi, 2020a, b; Reading et al., 2020). В палеонтологической летописи они известны с плиоцена, но находки в плиоцене и нижнем плейстоцене Евразии очень редки, и ранняя история этого компонента плейстоценовой мегафауны Палеарктики остается плохо изученной. Новые материалы из отложений этого возраста вызывают особый интерес.

Самые древние *Ovis* описаны из верхнего плиоцена местонахождения Удунга в Забайкалье (Vislobokova et al., 1995; Калмыков, 2013). В Европе единичные остатки раннеплейстоценовых *Ovis* — *Ovis* sp. — известны из четырех местонахождений: часть черепа с основанием рогового стержня из Сенеза во Франции (Schaub, 1943), вторая фаланга из Сливницы (Spassov, Crégut-Bonnoure, 1999; Spassov, 2005), отдельные зубы, две кости заплюсны, третья фаланга из пещеры Козарника в Болгарии и верхний моляр M² из Аполлонии-1 в Греции (Fernandez, Crégut, 2007; Kostopoulos et al., 2022). Кроме того, в состав фауны Куэва Виктория в Испании, возможно, входил *O. ammon antiqua*

Pommerol, 1880, характерный для среднего плейстоцена Европы (Crégut-Bonnoure, 2007).

Недавно остатки *Ovis* (роговой стержень, верхние и нижние челюсти и метаподии) были обнаружены среди материалов из раскопок 2020–2022 гг. в пещере Таврида в 15 км к востоку от Симферополя, Крым. Они найдены в основном костеносном слое, возраст которого по фауне млекопитающих 1.8–1.5 млн лет. Эта фауна сопоставляется с поздним виллафранком Западной Европы, зоной млекопитающих MNQ18 (Лопатин и др., 2019).

Род *Ovis* хорошо отличается от других родов Bovidae по морфологии рогов и синусов (полостей) в роговом стержне, зубной системы и костей конечностей. Современные виды диких баранов различаются, в частности, общими размерами, размерами рогов, типом их скручивания, особенностями передней (фронтальной) поверхности (по: Groves, Grubb, 2011). Диагностика ископаемых видов *Ovis* включает в себя размеры, а также особенности строения роговых стержней, щечных зубов и метаподий. Ископаемые остатки из пещеры Таврида относятся к одной из древнейших европейских популяций рода *Ovis*, которая выделяется в новый вид.

Изучение материалов из Тавриды дает новую информацию о ранней истории *Ovis* в Европе и

расширяет представления о биоразнообразии раннеплейстоценовой фауны Тавриды и ее зоо-географических связях.

Автор выражает благодарность А.В. Лаврову, И.А. Ермольчику (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН — ПИН РАН), Д.О. Гимранову (Ин-т экологии растений и животных УрО РАН) и всем участникам раскопок за сбор материалов, Ф. Райволю (Каталонский ин-т палеоэкологии человека и социальной эволюции, Испания) и М. Ватабэ (Ун-т Васэда, Япония) за присланные статьи, а также Р.А. Ракитову (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 CAPRINAE GILL, 1872

Триба Caprini Gray, 1821

Род *Ovis* L., 1758

Ovis gracilis Vislobokova, sp. nov.

Название вида *gracilis lam.* — стройный.

Голотип — ПИН, № 5644/308, фрагмент левого рогового стержня (рис. 1); Россия, Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен (поздний виллафранк, MNQ 18).

Описание (рис. 1–3). Размеры сравнительно небольшие. Роговые стержни аркообразно изогнутые дорсально, гомонимно скрученные в дистальной половине, сильно сужающиеся к дистальному концу. Они округленные в сечении, с переднелатеральным и медиальным ребрами, задним килем и уплощенной передней поверхностью. Синусы короткие. Ряд премоляров длинный. Коронки щечных зубов не очень высокие. Метаподии длинные, стройные.

Голотип представляет собой среднюю часть левого рогового стержня взрослого самца: внизу он обломан на уровне уплощения передней поверхности (вероятно, на расстоянии около 10 см от основания); его латеральная поверхность местами разрушена, а также повреждена погрызами. Эта часть рогового стержня сильно аркообразно изогнута дорсально, слегка гомонимно скручена (примерно на 15°) и сужается к дистальному концу; дистальный конец заворачивается наружу. Передняя (фронтальная) поверхность сужается кверху, уплощена в нижней трети, с небольшим гребнем у проксимального конца. Переднелатеральное и медиальное ребра сложенные. Киль на задней поверхности выше трех см от проксимального конца резкий. Поперечное сечение у проксимального конца округленное, немного сужающееся

ся кзади, со слегка уплощенной передней стороной, а у дистального конца круглое, с заостренным задним краем. Костная ткань рогового стержня состоит из тонкого плотного внешнего слоя и пористой внутренней части. На проксимальном конце сохранились следы окончаний синусов (рис. 1, з, и). Компьютерная томография показала, что они имеют вид ячеек (небольших камер), разделенных распорками (рис. 1, и, н). На поперечных и продольных сечениях хорошо видна система крупных и мелких сосудистых каналов (рис. 1, и–н). На продольном сечении видны похожие на септы структуры (тонкие полосы), направленные под углом к поверхности. Они наиболее выражены во фронтальной части рогового стержня.

Верхние премоляры экз. ПИН, № 5644/309 умеренно стерты (рис. 2, а–в). Коронки немного отклонены назад, с хорошо развитыми парастилем, метастилем и столбиком паракона. Метастиль очень сильно выступает буккально. Столбик паракона утолщается к основаниям коронок, на Р² его передненааружный край округлен и на поверхности окклюзии образует уступ по отношению к более узкой передней части коронки. Центральная долинка сужается кзади, на Р³ и Р⁴ она с очень маленькой задней шпорой. Дополнительные маленькие узкие поперечные долинки присутствуют у заднего края коронок. На Р² протокон и гипокон не полностью слиты на поверхности окклюзии, а на лингвальной стороне они разделены глубокой бороздкой. Лингвальная сторона коронки Р³ уплощена и лишь слегка вогнута в средней части у основания. Коронка Р⁴ с почти прямыми передним и задним краями и выпуклой лингвальной стороной.

Верхнечелюстная кость экз. ПИН, № 5644/310 обломана спереди у альвеолы dP² и позади M² (рис. 2, г–е). Подглазничное отверстие, foramen infraorbitale, расположено на уровне dP³/dP⁴.

Коронки молочных зубов dP³ и dP⁴ довольно сильно стерты, на поверхности окклюзии dP³ от передней долинки остались лишь ее концы. Коронка моляра M² стерта частично. Коронки dP³ и dP⁴ с широким парастилем (на dP⁴ он отбит с буккальной стороны), выступающим буккально мезостилем и более слабым метастилем. На dP³ передняя доля коронки уже и длиннее задней доли, столбик паракона очень сильно утолщен, мощный, с округлым передненааружным краем. Стертый цингулумообразный валик на dP³ протягивается почти до передненааружного угла коронки.

Коронка M² сравнительно невысокая, она удлинена и заметно крупнее коронки M¹. Задние половины коронок моляров длиннее передних. На буккальной стороне коронок столбик паракона развит сильнее столбика метакона, парастиль



Рис. 1. *Ovis gracilis* sp. nov.: а–г — голотип ПИН, № 5644/308, часть левого рогового стержня спереди (а), сзади (б), снаружи (в), изнутри (г); д — реконструкция положения рогового стержня; е — реконструкция облика животного; ж–и — томография голотипа: спереди (ж), сверху (з), снизу (и); поперечные сечения (к, л); продольные сечения (м, н); цифры 1 и 2 показывают положение продольных сечений, а белый квадрат — положение увеличенного фрагмента с окончаниями синусов; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

немного толще метастилия, а мезостиль наиболее сильно выступает буккально. Лингвальные стенки протокона и гипокона округленные, передние лингвальные полулуния немного заострены лишь на поверхности окклюзии.

Нижние моляры экз. ПИН, № 5644/311 сильно стерты, с цементом; коронка M_1 обломана при жизни и стерта почти до основания (рис. 2, ж–и). Коронки M_2 и M_3 с уплощенной лингвальной стенкой, без метастилида и эктостилида, с широкой капринной складкой.

Рельеф поверхности стирания моляров (т.е. мезостирания) сравнительно высокий, лабиальные бугорки в основном острые или слабо округ-

ленные, углубления между бугорками достаточно глубокие.

Пястная кость экз. ПИН, № 5644/312 удлиненная, стройная (рис. 3, а–г). На проксимальной суставной поверхности фасетка для os trapezoideoscapitatum с сильно выступающим вперед передним краем и вырезкой у медиального края. Отверстие между фасетками маленькое. Бугор на передней поверхности кости для лучевого разгибателя запястья, m. extensor carpi radialis, сильно развит. Передняя (дорсальная) поверхность кости круто выпуклая до нижнего питательного отверстия. Задний край проксимальной суставной поверхности вогнутый. На задней (пальмарной)

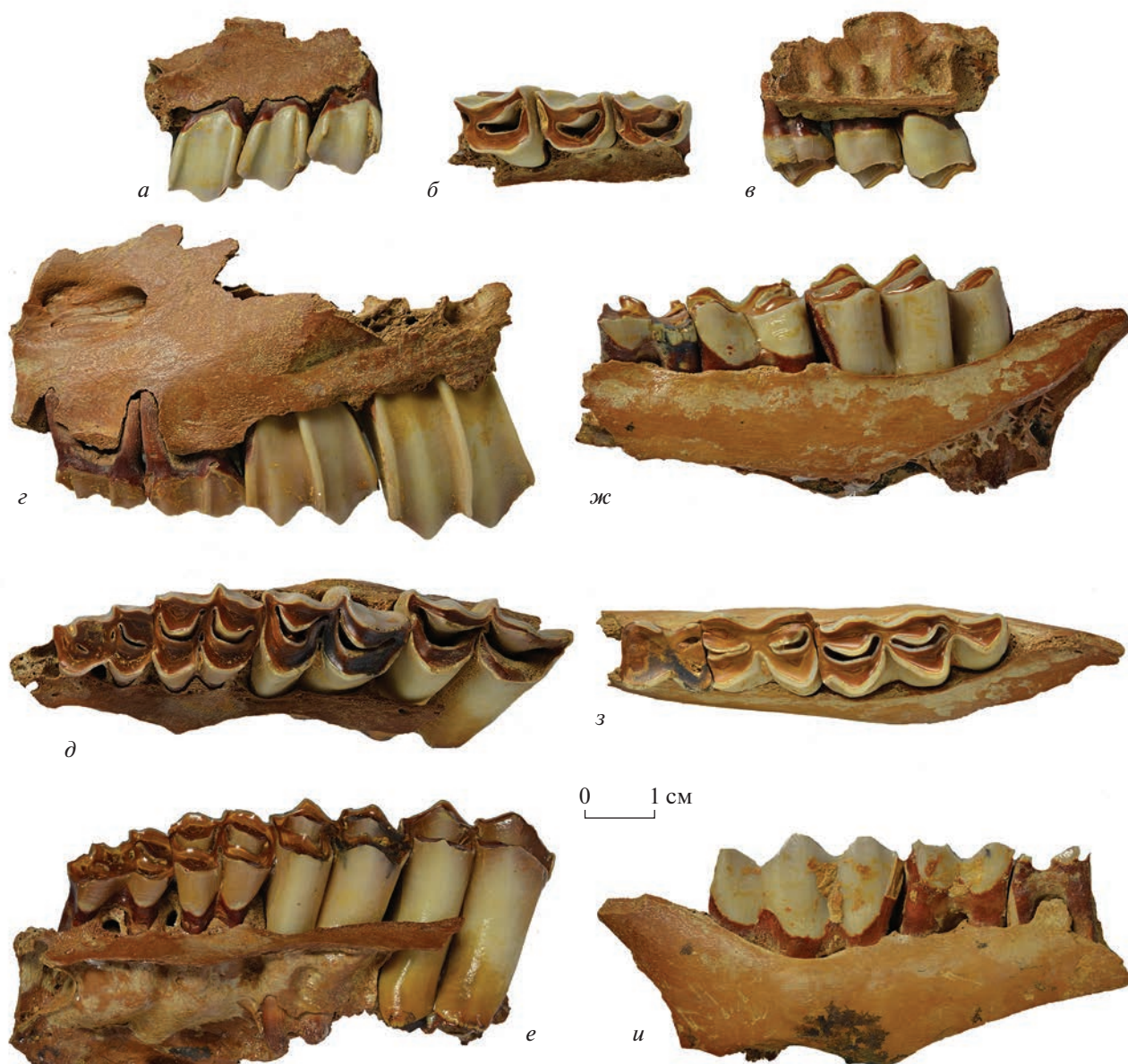


Рис. 2. *Ovis gracilis* sp. nov.: а–в – экз. ПИН, № 5644/309, фрагмент правой верхнечелюстной кости с P^2-P^4 ; г–е – экз. ПИН, № 5644/310, левая верхнечелюстная кость с dP^2-M^2 ; ж–и – экз. ПИН, № 5644/311, фрагмент левой ветви нижнечелюстной кости с M_1-M_3 ; а, г, ж – с буккальной, б, д, з – с лингвальной, в, е, и – с окклюзионной сторон; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

поверхности кости продольный желоб, *sulcus longitudinalis palmaris*, глубокий и длинный, нижняя треть диафиза уплощенная, отверстие канала *canalis metacarpi distalis* маленькое, гребни суставных валиков не заходят на диафиз. Расширение проксимальной и дистальной частей диафиза пястной и плюсневых костей к эпифизам не резкое, контур дистального эпифиза (при взгляде спереди) напоминает прямоугольник.

Плюсневая кость экз. ПИН, № 5644/313 с обломанным дистальным эпифизом (рис. 3, д–ж). Переднезадний диаметр проксимального конца заметно превосходит его поперечный диаметр (индекс $DAPprox/DTrprox$ 116%), что характерно для *Ovis* (см. Громова, 1953). Проксимальная суставная поверхность с выступающим вперед, немного угловатым передним краем медиальной фасетки для *os cuneiforme intermediolaterale* (*os tarsale* II+III). Медиальная сторона суставной по-



Рис. 3. *Ovis gracilis* sp. nov.: а–г — экз. ПИН, № 5644/312, левая пястная кость; д–ж — экз. ПИН, № 5644/313, правая плюсневая кость; а, д — спереди, в, ж — сзади, б, е — сверху, г — снизу; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

верхности менее выпуклая, чем латеральная. Угол заднего края задней медиальной фасетки для *os cuneiforme mediale* (*os tarsale* I) сильно выступает назад. Задняя латеральная фасетка для *os naviculocuboideum* короткая, треугольная, сильно наклонена наружу. Задний край проксимальной поверхности между этим фасетками V-образно вогнут. Питательное отверстие на суставной поверхности между передними фасетками маленькое. Продольный желоб на передней поверх-

ности, *sulcus longitudinalis dorsalis*, углубляется примерно с середины длины кости и расширяется у дистального конца. Отверстие *canalis metatarsi proximalis* на задней поверхности у проксимального конца маленькое (двойное). Продольный желоб на задней поверхности, *sulcus longitudinalis plantaris*, глубокий и длинный.

Размеры в мм, индексы в %. Голотип ПИН, № 5644/308, фрагмент рогового стержня: длина (L), по прямой — са. 120, по большой кривизне —

са. 140, наибольший периметр проксимального конца — са. 170; переднезадний и поперечный диаметры проксимального конца ($DAP \times DT$) — 60×47 , индекс сжатия (DT/DAP) — 78; переднезадний и поперечный диаметры дистального конца — $41.5 \times$ са. 35.

Экз. ПИН, № 5644/309, фрагмент верхнечелюстной кости с P^2 – P^4 , длина P^2 – P^4 — 38.3 мм; зубы ($L \times W$): P^2 — 12.42×10.35 ; P^3 — 12.76×12.3 ; P^4 — 13.1×14.48 .

Экз. ПИН, № 5644/310, верхнечелюстная кость с dP^2 – M^2 , длина и ширина ($L \times W$) зубов: dP^3 — 14.2×10.3 ; dP^4 — 15.6×13.3 ; M^1 — 19.2×13.8 ; M^2 — 22.79×15.2 ; высота с буккальной стороны 23.14.

Экз. ПИН, № 5644/311, фрагмент нижнечелюстной кости с M_1 – M_3 , длина M_1 – M_3 — 57.15; зубы ($L \times W$): M_2 — 15×11.2 ; M_3 — 20.1×12.1 .

Экз. ПИН, № 5644/312, пястная кость: L — 210, $DTprox \times DAPprox$ — 31.6×22.2 , $DTdist \times DAPdist$ — 32×22.1 ; $DTdiaph \times DAPdiaph$ — 18.2×16.3 ; индекс $DAPprox/DTprox$ — 70; индекс $DTdist/L$ — 15.

Экз. ПИН, № 5644/313, плюсневая кость: $DTprox \times DAPprox$ — 28.59×32.8 , $DTdiaph \times DAPdiaph$ — 17.9×21.1 ; индекс $DAPprox/DTprox$ — 116.

С р а в н е н и е. Форма рогового стержня, форма его поперечного сечения, особенности строения зубов и метаподий, а также морфометрические показатели определенно свидетельствуют о принадлежности описываемых материалов к роду *Ovis*. Архитектура костной ткани голотипа и синусов (с распорками) в целом сходна с таковой у современных *Ovis* (напр., Schaffer, Reed, 1972; Vrba, Schaller, 2000; Farke, 2010; Drake et al., 2016). Септовидные пластины похожи по своему положению на септы роговых стержней у современных *Ovis*, у которых они усиливают прочность фронтальной области. Эта часть роговых стержней у *Ovis* испытывает наибольшее ударное давление во время боев. Своеобразное сочетание примитивных и прогрессивных признаков отличает *O. gracilis* от всех других видов.

По морфологии *O. gracilis* sp. nov. проявляет наибольшее сходство с *O. shantungensis* Matsumoto, 1926 (= *O. ammon shantungensis* Matsumoto, 1926) из нижнего плейстоцена Китая. Но по размерам он немного меньше и отличается от этого вида менее мощными роговыми стержнями, более крутым изгибом переднего края и более сильным сужением к дистальному концу, а также некоторыми особенностями строения щечных зубов и более стройными метаподиями. Вид *O. shantungensis* описан из местонахождения Ванчагна в пров. Шаньдун (Matsumoto, 1926) и местонахождений бассейна Нихэвань в пров. Хэбэй (Teilhard de Chardin, Piveteau, 1930; Tong et al., 2021, 2022). На черепе из Санкан-хо (Сяшагоу)

бассейна Нихэвань видно, что синусы у этого вида достигали уровня середины аркообразного изгиба (Teilhard de Chardin, Piveteau, 1930, табл. XIV, фиг. 1), а возможно, поднимались и выше. Длина ряда премоляров P^2 – P^4 у *O. gracilis* sp. nov. попадает в предел изменчивости у *O. shantungensis* (29–39 мм, $m = 32.67$ мм, $n = 3$) (Teilhard de Chardin, Piveteau, 1930), и их строение, а также строение молочных зубов, в целом сходно с таковым у китайского вида. Но коронка P^2 у *O. gracilis* sp. nov. немного длиннее и со слабее слитыми протоконом и гипоконом (примитивные признаки). Передний цингулумообразный валик на dP^3 у *O. gracilis* sp. nov. немного длиннее, чем у *O. shantungensis* (“bourrelet”: Teilhard de Chardin, Piveteau, 1930, рис. 26). Гипсодонтность у *O. gracilis* sp. nov., очевидно, была меньше; индекс высоты коронки M^2 (107%) ниже, чем у *O. shantungensis* (187%: Teilhard de Chardin, Piveteau, 1930, табл. XIII, фиг. 1). Пястная кость у *O. gracilis* sp. nov. немного короче и стройнее, чем у *O. shantungensis* (L — 221–233 мм, индекс $DTdist/L$ — 18–19%: Tong, 2022). По массивности пястной кости *O. gracilis* sp. nov. ближе к современному муфлону *O. orientalis* Gmelin, 1774 (15.8–16.9%: Громова, 1953).

От *O. zdanskyi* Bohlin, 1938 из провинции Хэнань (Loc. 18, Ян-Шао-Цун; верхний плейстоцен: Wang et al., 2016) отличается меньшими размерами, менее утолщенными роговыми стержнями, менее развитыми синусами и более примитивным строением зубной системы. У *O. zdanskyi* ряд верхних премоляров значительно сокращен (см. Bohlin, 1938, табл. VIII, фиг. 4).

От *O. ammon antiqua* Pommerol, 1880 (= *O. antiqua* Pommerol, 1880) из среднего плейстоцена Европы отличается сравнительно небольшими размерами, менее утолщенными роговыми стержнями, их более сильным сужением к дистальному концу, более короткой уплощенной фронтальной частью, а также некоторыми примитивными особенностями зубной системы. Голотип *O. antiqua*, мозговой отдел черепа с неполными роговыми стержнями, и паратипы найдены в местонахождении Пон-дю-Шато во Франции (Pommerol, 1880), неполные черепа с роговыми стержнями описаны и из других местонахождений. У взрослых особей из пещеры Араго около Тотавеля во Франции поперечное сечение роговых стержней в 10 см и в 20 см от основания с уплощенным передним краем, в 20 см от основания оно округленно-треугольное (см. Rivals, 2004, рис. 23, 24). Индекс DT/DAP проксимального конца голотипа *O. gracilis* sp. nov. (78%) немного меньше, чем роговых стержней на расстоянии 10 см от основания *O. ammon antiqua* из Араго (80–89%). Ряд премоляров у *O. ammon antiqua* сокращен сильнее, чем у *O. gracilis* sp. nov. Коронка верхнего

премоляра P² небольшая, короткая и более симметричная (см. Pommerol, 1880, рис. 69).

З а м е ч а н и я. Род *Ovis* обычно относят к трибе Caprini подсемейства Caprinae. Э. Крегу-Боннур выделила его в трибу Ovisini этого подсемейства (Crégut-Bonnoure, 2007). В настоящее время часть исследователей включают Caprini с *Ovis* в подсемейство Antilopinae (s.l.), учитывая данные кладики (напр., Gentry, 1992) и молекулярной генетики (напр., Hassanin, Douzery, 1999; Bibi et al., 2009; Wang et al., 2016).

М а т е р и а л. Кроме голотипа, фрагмент правой верхнечелюстной кости с P²–P⁴, экз. ПИН, № 5644/309; левая верхнечелюстная кость с dP²–M², экз. ПИН, № 5644/310; фрагмент левой ветви нижнечелюстной кости с M₁–M₃, экз. ПИН, № 5644/311; левая пястная кость, экз. ПИН, № 5644/312; правая плюсневая кость без дистального конца, экз. ПИН, № 5644/313; все из типового местонахождения.

О РАННЕЙ ИСТОРИИ РОДА OVIS

Новые данные из Тавриды позволяют обсудить некоторые аспекты эволюции *Ovis* и их вселения в Европу в раннем плейстоцене и первой половине среднего плейстоцена, в интервале примерно от 2.6 до 0.4 млн лет. История *Ovis* в этом интервале протекала на фоне общего тренда нарастающего похолодания климата планеты, подъема горных сооружений Альпийско-Гималайского пояса, периодических горных оледенений, становления ледниковых и межледниковых циклов и смен ландшафтно-климатических обстановок. Эти горные животные одни из первых среди представителей плейстоценовой мегафауны Палеарктики начали приспосабливаться к обитанию в умеренном и холодном климате.

Эволюция и филогения. Основные направления эволюции *Ovis* связаны с адаптациями к обитанию в горных открытых биотопах, развитием грейзинга, а также совершенствованием формы рогов самцов, приспособленных для боя фронтальной поверхностью. Размеры рогов и их пневматизация (синусы) увеличивались. Увеличение рогов сопровождалось усилением их отгиба назад, развала и скручивания. Адаптации к грейзингу проявлялись в усилении гипсодонтности, сокращении цингулумов, уменьшении относительной длины ряда премоляров, увеличении и расширении моляров (особенно последних). Адаптации к передвижению в горах сопровождалась сокращением относительной длины и увеличением массивности метаподий.

Палеонтологические данные позволяют предположить, что первые *Ovis* появились в Центральной Азии. Древнейшие *Ovis* известны из позднелипсценной (ранневилафранкской) фа-

уны Удунга (~3.5–3.0 млн л. н., MN16a) в Забайкалье (Россия) (Vislobokova et al., 1995; Вислобокова, 2008; русциний: Калмыков, 2013) и раннеплейстоценовых фаун Сяшагоу и Шаншенмиауэй (2.2–1.7 млн л. н.) бассейна Нихэвань (Китай) (Wang et al., 2016; Tong et al., 2022). Уже перед палеомагнитным эпизодом Олдувей (1.95–1.77 млн л. н.) ареал рода протягивался до южных районов Европы (рис. 4).

Новые данные из Тавриды показывают, что в раннем плейстоцене в Евразии существовали, по меньшей мере, две рано разошедшиеся филогенетические ветви рода *Ovis*, европейская с *O. gracilis* sp. nov. и азиатская с *O. shantungensis* (рис. 5). Виды *O. shantungensis* из Нихэвань и *O. gracilis* sp. nov. из Тавриды имеют некоторые общие черты (напр., сравнительно небольшие размеры, длинный ряд премоляров, особенности строения dP³ и P², длинные метаподии), но характеризуются разным сочетанием примитивных и прогрессивных морфологических признаков. Большая прогрессивность *O. shantungensis* по сравнению с *O. gracilis* sp. nov. по ряду признаков (длине синусов, степени гипсодонтности, массивности метаподий) свидетельствует о достаточно ранней дивергенции этих ветвей, а также отражает сравнительно высокую скорость эволюции азиатской ветви. Родственные отношения этих видов с другими раннеплейстоценовыми *Ovis* и линиями современных видов этого рода пока не ясны. По уровню эволюционного развития *O. shantungensis* и *O. gracilis* sp. nov. примитивнее ранних *O. ammon*.

Сведений о морфологии *Ovis* из других местонахождений раннего плейстоцена Европы очень мало. Имеющиеся ископаемые остатки до вида неопределимы, и предлагаемые для них Э. Крегу видовые названия достаточно условны (см. Crégut-Bonnoure, 2007). Она считала, что в Сенезе (~2 млн л. н.) присутствует *O. ammon* ssp., а в Сливнице (~2 млн л. н.), Аполлонии-1 (~1 млн л. н.) и Куэва Виктории (0.99–0.78 млн л. н.) — *O. ammon antiqua*. Форма *Ovis* sp. из пещеры Козарника, по мнению Ф. Фернандеса и Крегу, имеет некоторое сходство с муфлоном и могла быть промежуточной между *O. shantungensis* и *O. ammon antiqua* (Fernandez, Crégut, 2007). По строению зубов бараны биозоны B2-2 пещеры Козарника (~1.3–1.2 млн л. н.) несомненно прогрессивнее, чем *O. gracilis* sp. nov., так как степень гипсодонтности у них выше, коронки премоляров короче, а третья доля на M₃ длиннее и шире (см. Fernandez, Crégut, 2007, табл. III, фиг. 4). Следует подчеркнуть, что среди европейских раннеплейстоценовых форм могли быть потомки разных эволюционных линий, в т.ч. близкородственные видам *O. gracilis* sp. nov. и *O. ammon*.

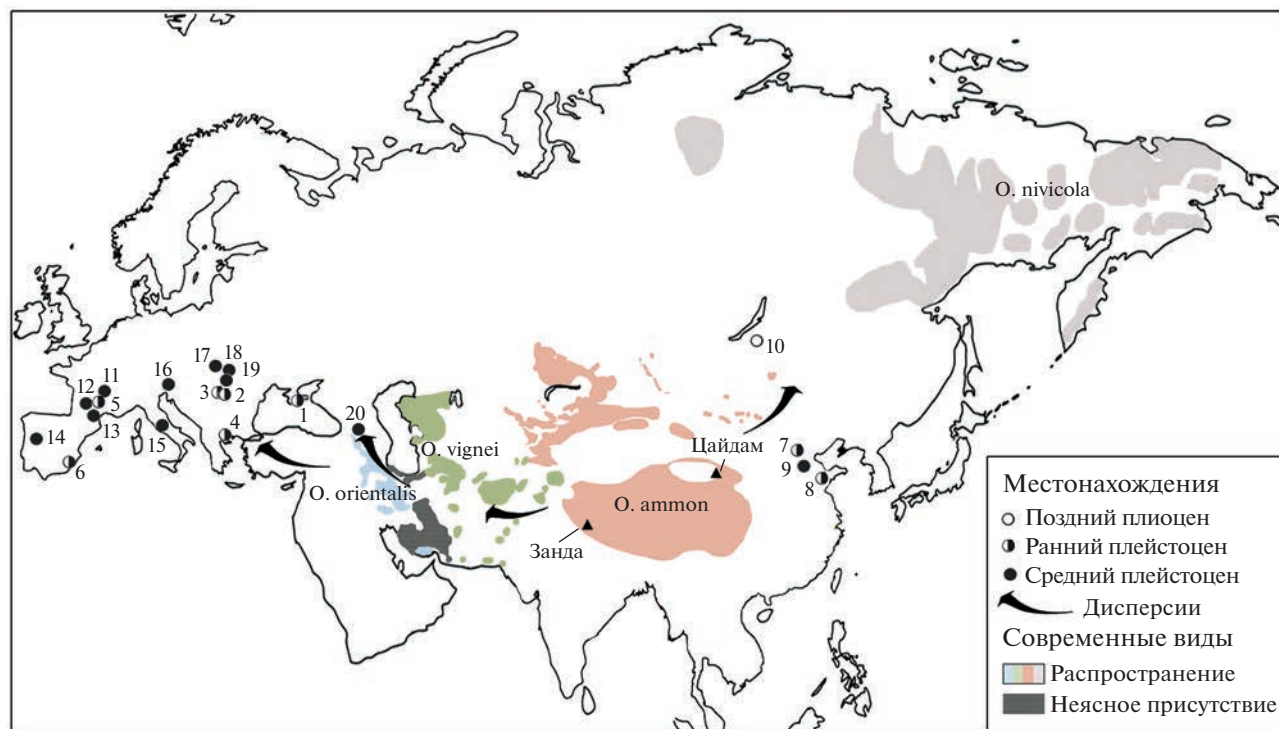


Рис. 4. Основные местонахождения и дисперсии *Ovis* в позднем плиоцене – среднем плейстоцене и распространение современных видов в Евразии (с использованием данных: Rivals, 2004; Crégut-Bonnouire, 2007; Harris, Tsytsulina, 2008; Wang et al., 2016; Michel, Ghoddousi, 2020a, b; Reading et al., 2020; Kostopoulos et al., 2022; Tong et al., 2022). Местонахождения: 1 – Таврида, 2 – Сливница, 3 – Козарника, 4 – Аполлония-1, 5 – Сенез, 6 – Куэва Виктория, 7 – Нихэвань, 8 – Ванчиагна, 9 – Чжоукоудянь, 10 – Удунга, 11 – Пон-дю-Шато, 12 – Камп-де-Пейре, 13 – Араго, 14 – Галерия Песада, 15 – Маглиани, 16 – Визоглиано, 17 – Странска Скала, 18 – Уппони 1, 19 – Тарко, 20 – Кударо 1.

Европейский аргали *O. ammon antiqua* (= *O. antiqua*) отличается от раннеплейстоценовых *O. shantungensis* и *O. gracilis* sp. nov. более крупными общими размерами, более массивными роговыми стержнями и сильнее сокращенным рядом премоляров. От *O. shantungensis*, кроме того, он отличается более сильным загибом роговых стержней назад и их более сильным отклонением в стороны (Pommerol, 1880, 1882; Rivals, 2004). *O. ammon antiqua* был широко распространен на юге Европы от Пиренейского п-ова до Карпат и Балкан в первой половине среднего плейстоцена, в интервале 0.55–0.4 млн л. н. (MIS15–11) (e.g., Rivals, 2004; Rozzi et al., 2011). Но, возможно, он впервые появился на этой территории раньше (Crégut-Bonnouire, 2007).

В Крыму фрагментарные остатки аргалиобразных и муфлонообразных баранов находили в пещерных местонахождениях позднего плейстоцена (напр., Аджи-Коба) (Громова, 1935; Громов, 1948). В Закавказье крупные аргалиобразные бараны встречались со второй половины среднего плейстоцена (напр., пещера Кударо 1, слой 5с) (напр., Верещагин, 1959; MIS10, ca. 0.360 млн л. н.: Barychnikov, 2002), а муфлоны *O. orientalis* присутствуют в позднем плейстоцене Северного Кав-

каза (Мезмайская и Монашеская пещеры) и Закавказья (Ахштырская пещера) (напр., Барышников, 2012). В Китае первое появление *O. ammon* относится к фазе гонванлин (~1.3 млн л. н.) позднего нижневанлин (Tong et al., 1995). Остатки *Ovis* cf. *O. ammon* присутствуют в среднем плейстоцене Чжоукоудяня 1 около Пекина (Young, 1932; 0.69 млн л. н.: Qiu, 2006).

Данные филогенетики говорят о раннем расхождении линий, ведущих к современным видам, но оценка эволюционного уровня современных видов неоднозначна и в дальнейшем может быть пересмотрена с учетом палеонтологических и морфологических данных.

В современной фауне насчитывают от шести до 18 видов диких баранов рода *Ovis* (см. Groves, Grubb, 2011). Три вида или видовые группы – аргали *O. ammon* L., 1758, муфлона *O. orientalis* Gmelin, 1774 (= *O. gmelini* Blyth, 1841) и уриала *O. vignei* Blyth, 1841 – относятся к центрально-западноазиатской подгруппе (или кладе). Анализы, основанные на цитохроме b, полном митохондриальном геноме (mtDNA) и полном геноме, показывают, что наиболее низкую позицию в этой подгруппе занимает *O. ammon* (Hassanin et al., 1998; Bunch et al., 2006; Lv et al., 2015; Chen

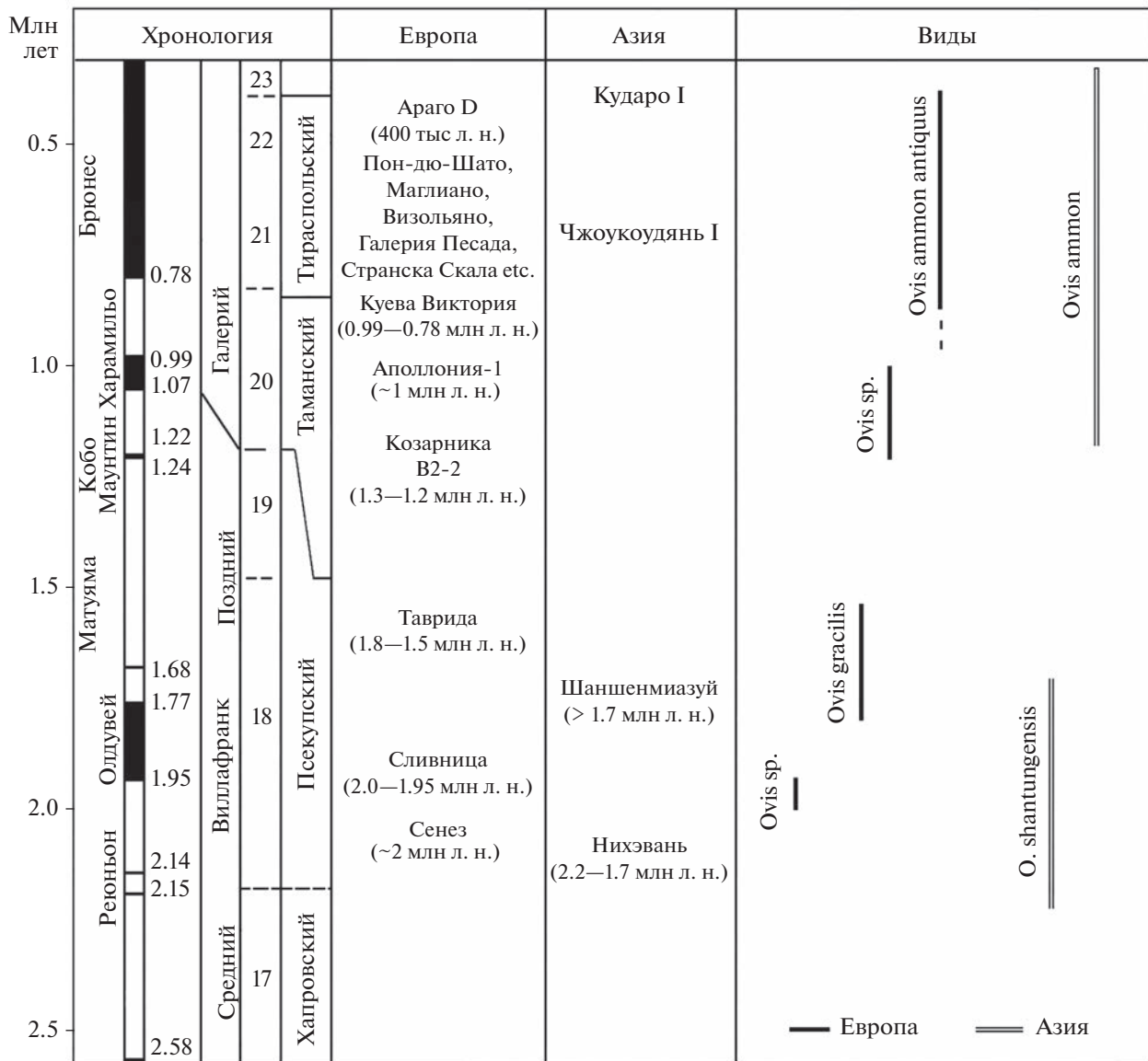


Рис. 5. Хронологическое положение местонахождений и распространение представителей рода *Ovis* в раннем—среднем плейстоцене Евразии (с использованием данных: Tong et al., 1995; Rivals, 2004; Barychnikov, 2002; Spassov, 2005, 2016; Fernandez, Crégut, 2007; Kostopoulos et al., 2022; Tong et al., 2022).

et al., 2021; Upadhyay et al., 2021). Кладистический анализ на основе морфологических признаков и цитохрома b предполагает более низкое положение *O. ammon* и *O. vignei* по сравнению с *O. orientalis* (Bibi et al., 2012). По данным кариосистематики, предковый кариотип у *Ovis* ($n = 60$), а кариотипы видов следующие: *O. ammon* ($2n = 56$), *O. orientalis* ($n = 54$), *O. vignei* ($n = 58$) (напр., Bunch et al., 2006). По индексу массивности роговых стержней, а также индексу длины мозгового отдела реконструируется моноклон, вершину которого занимает *O. ammon* (Groves, Grubb, 2011).

По молекулярным часам аргаливидные и муфлонобразные формы дивергировали от пред-

кового ствола в раннем плейстоцене, но время, вычисленное разными методами на основе разных данных, различается. По одной из версий по цитохрому b время дивергенции аргаливидных форм от предкового ствола — 1.53 млн л. н., а муфлоновидных — 1.23 млн (Bunch et al., 2006). По другой версии *O. ammon* и *O. orientalis* дивергировали около 1.72 млн л. н. (Rezaei et al., 2010). Анализ полных геномов показал, что дивергенция линии *O. ammon* с другими линиями могла произойти 2.312 млн л. н. (Upadhyay et al., 2021), а анализ полных митогеномов понижает ее до 2.68—3 млн л. н. (Lv et al., 2015). Общий предок линий, ведущих к современным видам, мог суще-

ствовать 3.12 млн л. н. (Bunch et al., 2006) или 3.813 млн л. н. (Upadhyay et al., 2021).

Происхождение. Вопрос о непосредственных предках рода *Ovis* остается открытым. Одна из последних гипотез предполагает, что предком *Ovis* мог быть *Protovis himalayensis* Wang, Li et Takeuchi, 2016 из плиоцена местонахождения Гуаньцзинтай (5.46–3.10 млн л. н.) в Западных Гималаях Китая (Wang et al., 2016).

Голотип *P. himalayensis* (часть крыши черепа с роговыми стержнями, IVPP V18928) и единственный паратип (фрагмент рога) хранятся в Ин-те палеонтологии позвоночных и палеоантропологии Академии наук Китая в Пекине (Wang et al., 2016, рис. 2, 3). Роговые стержни у *Ovis* и *Protovis* в целом похожи по форме, но у *Protovis* их строение примитивнее. Они менее утолщенные, с более коротким синусом и лишь с легким гомонимным скручиванием на концах. У голотипа в проксимальной части роговые стержни слабо отклоняются назад, но сильно расходятся в стороны (угол дивергенции 84°) (Wang et al., 2016). Поперечное сечение рогового стержня округленно-треугольное, с равными поперечным и передне-задним диаметрами ($DT = DAP$) в основании, тогда как у *Ovis* поперечный диаметр меньше передне-заднего и роговые стержни в средней части более сжаты медиолатерально. Синусы у *Protovis* с распорками, как у *Ovis*, но развиты лишь в вентральной части проксимальной половины рогового стержня (Wang et al., 2016, рис. 3А). У *Ovis* синусы развиты сильнее и у некоторых современных видов простираются почти до вершины. *O. gracilis* сходен с *P. himalayensis* по размерам, не очень утолщенным роговым стержням и слабому развитию синусов, но отличается более сильным дорсальным изгибом рогового стержня, его более резким сужением в дистальном направлении и более сильным гомонимным скручиванием, а также такими типичными для *Ovis* признаками, как характерная уплощенность фронтальной поверхности и выраженность “бойцовского” ребра. Не исключено, что эволюция *Ovis* и *Protovis* могла идти параллельно. Кладистические анализы *Protovis* допускают оба сценария: 1) сестринское родство в пределах клады *Ovis* или 2) его положение в основании клады *Ovis* (Wang et al., 2016, рис. 5). Судя по тому, что у современных видов *Ovis* представлены разные типы скручивания рогов (гомонимное, гетеронимное или в одной плоскости), предковая форма, вероятно, имела аркообразно загнутые назад рога без гомонимного или гетеронимного скручивания.

Некоторые исследователи предполагают, что близким родственником *Ovis* мог быть род *Sinocapra* Chen, 1991 (Mead, Taylor, 2005; Wang et al., 2016; Kostopoulos, 2022). *Sinocapra* присутствует в позднем плиоцене Юше в Китае (Chen, 1991; 3.6–

2.59 млн л. н.: Qiu et al., 2013) и в нижнем плиоцене Невады в Северной Америке (4.95–4.5 млн л. н.: Mead, Taylor, 2005). Роговые стержни у *Sinocapra* небольшие, сравнительно короткие, почти прямые, очень слабо загнутые назад и без скручивания, овальные в сечении. У *Sinocapra* из Китая они сильно сжаты медиолатерально и больше похожи на роговые стержни козлов (*Capra*), а не баранов (*Ovis*) (Chen, 1991).

И.И. Соколов (1959) считал, что общим предком *Ovis* и *Capra* мог быть род *Tossunnoria* Bohlin, 1937 из позднемiocеновой фауны Таосу бассейна Цайдам на севере Тибетского плато.

Для подтверждения или опровержения этих гипотез нужны новые ископаемые материалы и исследования.

Распространение и экология. “Out of Tibet” модель распространения некоторых видов крупных млекопитающих плейстоценовой мегафауны хорошо подходит и для рода *Ovis* (Wang et al., 2016). Тибетское нагорье и горные системы Центральной и Средней Азии, по-видимому, были тем основным регионом Палеарктики, в котором происходила адаптация предковых форм и ранних *Ovis* к обитанию на все большей высоте, понижению температур и увеличению сезонности климата, и откуда началось их расселение на другие территории. Филогеография современных *Ovis* на основе митохондриальных и ядерных данных отражает последовательное видообразование на путях расселения (Rezaei et al., 2010).

Ранние *Ovis* распространялись на запад и в Европу по горным цепям Альпийского-Гималайского пояса. На путях их расселения могли возникать вторичные центры видообразования (напр., на юго-западе Азии, Армянском или Иранском нагорьях), откуда они проникали через Кавказ в Крым или через Малую Азию на Балканы и далее на запад. Последующее видообразование могло происходить и в Европе в условиях изоляции, при разрывах ареалов во время значительных изменений окружающей среды.

В плейстоцене хорошо прослеживаются дисперсионные волны крупных растительноядных млекопитающих из Азии в Европу в стадии крупных глобальных похолоданий и во время ледниковых эпох. С каждой новой волной во время похолоданий туда приходили формы, адаптированные к все более прохладному климату, а затем формы, приспособленные к обитанию в холодном климате. Вселение *Ovis* в Европу из Азии, вероятно, также могло происходить в раннем плейстоцене неоднократно, при наступлении подходящих ландшафтно-климатических условий. Как показали исследования А.Е. Доданова (2002), такие условия могли возникать при последовательных фазах горных оледенений, вызванных подъемом горных сооружений Центральной и Сред-

ней Азии (Тибета, Памира и Тянь-Шаня) на рубежах около 2.5, 2–1.8 и 0.8 млн л. н. При похолоданиях климат становился суше и континентальнее, с более выраженной сезонностью, широко распространялись открытые пространства.

Хронология местонахождений и данные по другим Artiodactyla позволяют предположить, что вселение ранних *Ovis* в Европу по горным системам из Азии могло быть связано с тремя основными дисперсионными волнами: 1) в первой половине раннего плейстоцена (~2 млн л. н.), перед палеомагнитным эпизодом Олдувей, 2) в конце раннего плейстоцена (~1.2 млн л. н.), на уровне эпизода Кобб Маунтин, и 3) на рубеже раннего и среднего плейстоцена (~0.8 млн л. н.), на уровне инверсии Брюнес/Матюяма (напр., Вислобокова, 2022). С этими волнами в Европу приходили формы, вероятно, все более адаптированные к жизни в открытых горных биотопах и во все более прохладном климате. Этот тренд обусловлен изменениями палеообстановки в связи с продолжавшимся подъемом горных сооружений и глобальными похолоданиями. Адаптации к обитанию в таких условиях способствовали тому, что ареалы центральноазиатских форм значительно увеличивались при крупных глобальных похолоданиях, вызывавших перестройки и расширение соответствующих биомов. Из центральных районов Палеарктики по пологим склонам горных цепей и предгорьям, вероятно, через экотопы, такие формы могли распространяться не только к северу, но и в восточные регионы Западной Палеарктики. Приход европейских аргали в Европу мог быть связан со второй или третьей дисперсионными волнами, а адаптированных к менее прохладному климату, возможно, муфлонообразных форм — с первой волной.

Раннеплейстоценовые бараны *O. gracilis* sp. nov., судя по строению зубной системы, степени гипсодонтности и характеру мезостирания, вероятно, были смешанноядными, с сохранением некоторых черт браузеров. Они были менее приспособлены к грейзингу, чем *O. ammon antiqua* начала среднего плейстоцена и, по-видимому, были более теплолюбивыми. По своим ландшафтно-климатическим адаптациям *O. gracilis* sp. nov., вероятно, был ближе к современным *O. orientalis* (= *O. gmelini*), чем к *O. ammon*. Вид *O. orientalis* обитает как в умеренном климате, так и в субтропиках, в разных биотопах, от лесов до степей (напр., Michel, Ghoddousi, 2020a). Бараны вида *O. gracilis* sp. nov. могли предпочитать пологие склоны с мозаичными ландшафтами, открытые пространства с кустарниками или участками древесной растительности (в т.ч. саванны). Европейский аргали *O. ammon antiqua* по своим адаптациям, по-видимому, был близок к современному *O. ammon*. Экоморфологический анализ и анализ микроизноса зубов барана из пещеры Араго (уро-

вень D, 400 тыс. л. н., MIS 12) на востоке Пиренеев показали, что он предпочитал пологие склоны и открытые пространства, был преимущественно грейзером, значительную долю в его рационе составляли травы (Rivals, Deniaux, 2003; Rivals, 2004). В Европе *O. ammon antiqua* был более обычен в холодные фазы, но, по-видимому, мог переносить и некоторые глобальные климатические флуктуации (Rivals et al., 2008; Rozzi et al., 2011). Характер мезоизноса зубов у этого вида из Араго в холодные и сухие климатические фазы (MIS 12 и 14) соответствовал грейзерам, а в теплые гумидные (MIS 13) — смешанноядным (Rivals et al., 2008).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на основании изучения материалов из пещеры Таврида, в т.ч. с применением томографии, установлено присутствие нового вида *Ovis gracilis* в раннем плейстоцене Крыма (1.8–1.5 млн л. н.). Вселение *Ovis* в Европу в раннем плейстоцене — начале среднего плейстоцена, очевидно, шло по горным сооружениям Альпийско-Гималайского пояса и связано с дисперсионными волнами из Азии. Первые *Ovis* могли прийти в Крым из Юго-Западной Азии через Кавказ перед палеомагнитным эпизодом Олдувей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барышников Г.Ф. Обзор ископаемых остатков позвоночных из плейстоценовых слоев Ахштырской пещеры (Северо-Западный Кавказ) // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2012. Т. 316. № 2. С. 93–138.
- Верещагин Н.К. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 704 с.
- Вислобокова И.А. Основные этапы эволюции сообществ парноногих Северной Евразии в плиоцене—начале среднего плейстоцена. Часть 1 // Палеонтол. журн. 2008. № 3. С. 76–91.
- Вислобокова И.А. О первой находке *Soergelia minor* (Artiodactyla, Bovidae) в нижнем плейстоцене пещеры Таврида в Крыму и истории рода *Soergelia* // Палеонтол. журн. 2022. № 3. С. 61–70.
- Громов В.И. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР (млекопитающие, палеолит). М.: Изд-во АН СССР, 1948. 522 с.
- Громова В.И. Об остатках диких баранов и козлов в четвертичных отложениях Крыма // Докл. АН СССР. 1935. Т. 4. № 1–2. С. 97–100.
- Громова В.И. Остеологические отличия родов *Capra* (козлы) и *Ovis* (бараны). М.: Изд-во АН СССР, 1953. 124 с.
- Додонов А.Е. Четвертичный период Средней Азии. М.: ГЕОС, 2002. 250 с.

- Калмыков Н.П. Самая древняя находка горного барана (Mammalia, Artiodactyla: Ovis) в Голарктике (Западное Забайкалье) // Докл. Акад. наук. 2013. Т. 448. № 2. С. 239–241.
- 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.
- Соколов И.И. Копытные звери (Отряды Perissodactyla и Artiodactyla). М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 640 с.
- Barychikov G. Local biochronology of Middle and Late Pleistocene mammals from the Caucasus // Russ. J. Theriol. 2002. V. 1. № 1. P. 61–67.
- Bibi F., Vrba E., Fack F. A new African fossil caprin and a combined molecular and morphological Bayesian phylogenetic analysis of caprini (Mammalia: Bovidae) // J. Evol. Biol. 2012. V. 25. P. 1843–1854.
- 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. P. 1–10.
- Bohlin B. Einige Jungtertiäre und Pleistozäne Cavicornier aus Nord-China // Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. Ser. IV. 1938. V. 11. № 2. P. 1–54.
- Bunch T.D., Wu C., Zhang Y.-P., Wang S. Phylogenetic analysis of snow sheep (*Ovis nivicola*) and closely related taxa // J. Heredity. 2006. V. 97. № 1. P. 21–30.
- Chen G. A new genus of Caprini (Bovidae, Artiodactyla) from Upper Pliocene of Yushe, Shansi // Vertebr. Palasiat. 1991. V. 29. P. 230–239.
- Chen Z.-H., Xu Y.-H., Xie X.-L. et al. Whole-genome sequence analysis unveils different origins of European and Asiatic mouflon and domestication-related genes in sheep // Communication Biol. 2021. V. 4. № 1307. P. 1–15.
- 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.
- Drake A., Donahue T.L.H., Stansloski M. et al. Horn and horn core trabecular bone of bighorn sheep rams absorbs impact energy and reduces brain cavity accelerations during high impact ramming of the skull // Acta Biomaterialia. 2016. V. 44. P. 41–50.
- Gentry A.W. The subfamilies and tribes of the family Bovidae // Mammal Rev. 1992. V. 22 P. 1–32.
- Groves C., Grubb P. Ungulate taxonomy. Baltimore: John Hopkins Univ. Press, 2011. 310 p.
- 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.
- Fernandez P., Crégut E. Les Caprinae (Rupicapriini, Ovibovini, Ovisini et Caprini) de la séquence pléistocène de Kozarnika (Bulgarie du Nord): morphométrie, biochronologie et implications phylogéniques // Rev. Paléobiol. 2007. V. 26. № 2. P. 425–503.
- Harris R.B., Tsytsulina K. *Ovis nivicola* // The IUCN Red List of Threatened Species. 2008. e.T15740A5076357. 9 p.
- Hassanin A., Douzery E.J. 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.
- Hassanin A., Pasquet E., Vigne J.-D. Molecular systematics of the subfamily Caprinae (Artiodactyla, Bovidae) as determined from cytochrome b sequences // J. Mammal. Evol. 1998. V. 5. P. 217–236.
- 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.
- Lv F.-H., Peng W.-F., Yang J. et al. Mitogenomic meta-analysis identifies two phases of migration in the history of eastern Eurasian sheep // Mol. Biol. Evol. 2015. V. 139. P. 1–19.
- Mead J.I., Taylor L.H. New species of *Sinocapra* (Bovidae, Caprinae) from the Lower Pliocene Panaca Formation, Nevada, USA // Palaeontol. Electron. 2005. V. 8. 11A. 20 p.
- Matsumoto H. On a new fossil race of bighorn sheep from Shantung, China // Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. Ser. 2. 1926. V. 10. № 2. P. 38–41.
- Michel S., Ghoddousi A. *Ovis gmelini* // The IUCN Red List of Threatened Species. 2020a. e.T54940218A22147055. 16 p.
- Michel S., Ghoddousi A. *Ovis vignei* // The IUCN Red List of Threatened Species. 2020b. e.T54940655A195296049. 28 p.
- Teilhard de Chardin P., Piveteau J. Les mammifères fossils de Nihowan (Chine) // Ann. Paléontol. 1930. V. 19. P. 1–134.
- Pommerol F. Le mouflon quaternaire // Congrès de l'Association Française pour l'Avancement des Sciences. C. R. 8e sess., Montpellier, 1879. P., 1880. P. 600–609.
- Qiu Z.-X. Quaternary environmental changes and evolution of large mammals in North China // Vertebr. Palasiat. 2006. V. 44. № 2. P. 109–132.
- Qiu Z.-X., Qiu Z.-D., Deng T. Neogene Land Mammal Stages/Ages of China: Toward the goal to establish an Asian Land Mammal Stage/Age scheme // Fossil Mammals of Asia / Eds. Wang X., Flynn L.J., Fortelius M. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2013. P. 29–90.
- Reading R., Michel S., Amgalanbaatar S. *Ovis ammon* // The IUCN Red List of Threatened Species. 2020. e.T15733A22146397. 32 p.
- Rezaei H.R., Naderi S., Chintauan-Marquier I.C. et al. Evolution and taxonomy of the wild species of the genus *Ovis* (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae) // Mol. Phylog. Evol. 2010. V. 54. P. 315–326.
- Rivals F. Les petits bovidés (Caprini et Rupicapriini) pléistocènes dans le bassin méditerranéen et le Caucase: étude paléontologique, biostratigraphique, archéozoologique et paléocéologique. Oxford: Archeopress, 2004. 252 p.
- Rivals F., Deniaux B. Dental microwear analysis for investigating the diet of an argali population (*Ovis ammon antiqua*) of mid-Pleistocene age, Caune de l'Arago cave, eastern Pyrenees, France // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2003. V. 193. P. 443–455.
- Rivals F., Schulz E., Kaiser T.M. Climate related dietary diversity of the ungulate faunas from the middle Pleistocene succession (OIS 14–12) at the Caune de l'Arago (France) // Paleobiology. 2008. V. 34. P. 117–127.
- Rozzi R., Palombo M.R., Barbieri M. The argali (*Ovis ammon antiqua*) from the Magliana area (Rome) // Il Quaternario. 2011. V. 24. № 1. P. 113–119.

- Schaffer W.M., Reed C.A. The co-evolution of social behavior and cranial morphology in sheep and goats (Bovidae, Caprini) // *Fieldiana*. 1972. V. 61. P. 1–88.
- Schaub S. Die oberpliocäne Säugetierfauna von Senèze (Haute-Loire) und ihre verbreitungsgeschichtliche Stellung // *Ecl. Geol. Helv.* 1943. Bd 36. Hf. 2. S. 270–289.
- Spassov N. Brief review of the Pliocene ungulate fauna of Bulgaria // *Quaternaire*. 2005. V. 2. P. 201–212.
- Spassov N. Southeastern Europe as a route for the earliest dispersal of Homo toward Europe: ecological conditions and the timing of the first human occupation of Europe // *Paleoanthropology of the Balkans and Anatolia: Human Evolution and its Context* / Eds. Harvati K., Roksandic M. Dordrecht: Springer, 2016. P. 281–290.
- Spassov N., Crégut-Bonnoure E. Premières données sur les Bovidae Villafranchiens de Bulgarie // *C. R. Acad. Sci. Paris*. 1999. V. 328. P. 493–498.
- Teilhard de Chardin P., Piveteau J. Les mammifères fossils de Nihewan (Chine) // *Ann. Paléontol.* 1930. V. 19. P. 1–134.
- Tong H.-W., Zhang B., Chen X. et al. New fossils of small and medium-sized bovids from the Early Pleistocene site of Shanshenmiaozui in Nihewan Basin, North China // *Vertebr. Palasiat.* 2022. V. 60. № 2. P. 134–168.
- Tong Y., Zheng S., Qiu Z. Cenozoic mammal ages of China // *Vertebr. Palasiat.* 1995. V. 33. № 4. P. 290–314.
- Upadhyay M., Kunz E., Sandoval-Castellano E. et al. Whole genome sequencing reveals a complex introgression history and the basis of adaptation to subarctic climate in wild sheep // *Mol. Ecol.* 2021. V. 30. № 24. P. 6701–6717.
- Vislobokova I., Dmitrieva E., Kalmykov N. Artiodactyls from the Late Pliocene of Udunga, Western Trans-Baikal, Russia // *J. Vertebr. Paleontol.* 1995. V. 15. № 1. P. 146–159.
- Vrba E.S., Schaller G.B. Phylogeny of Bovidae (Mammalia) based on behavior, glands and skull morphology // *Antelopes, deer, and relatives: fossil record, behavioral ecology, systematics, and conservation* / Eds. Vrba E.S., Schaller G.B. New Haven, CT: Yale Univ. Press, 2000. P. 203–222.
- Wang X., Li Q., Takeuchi G.T. Out of Tibet: an early sheep from the Pliocene of Tibet, *Protovis himalayensis*, gen. et sp. nov. (Bovidae, Caprini), and origin of Ice Age mountain sheep // *J. Vertebr. Paleontol.* 2016. e1169190. 12 p.
- Young C.-C. On the Artiodactyla from the Sinanthropus site at Chouk'outien // *Palaeontol. Sin. Ser. C.* 1932. V. 8. P. 1–158.

Ovis gracilis* sp. nov. (Artiodactyla, Bovidae) in the Lower Pleistocene of the Taurida Cave in the Crimea and the History of the Genus *Ovis

I. A. Vislobokova

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

A new species *Ovis gracilis* sp. nov. is described based on the study of fossil remains of Bovidae from the Lower Pleistocene of the Taurida Cave, the Crimea. This not very large sheep had the horn cores with homonymous torsion and short sinuses, and slender metapodia. The remains of *Ovis* from Taurida are among the oldest in Europe and the first evidence of the presence of *Ovis* in the Early Pleistocene of the Crimea. The species *O. gracilis* was a part of the fauna of the Taurida Cave, dated within 1.8–1.5 Ma. The appearance of this species in the south of Eastern Europe could be associated with one of the early waves of dispersal from Asia, along the Alpine-Himalayan belt just prior to the Olduvai paleomagnetic episode.

Keywords: *Ovis gracilis*, Bovidae, Early Pleistocene, the Crimea, Taurida Cave

УДК 552.54+55.551-72

ИСКОПАЕМЫЕ ОРГАНИЗМЫ И ИХ РОЛЬ В ФОРМИРОВАНИИ ЧЕРНЫХ ОНКОЛИТОВ КАЛАНЧЕВСКОЙ СВИТЫ ВЕНДА БАЙКАЛО-ПАТОМСКОГО НАГОРЬЯ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

© 2023 г. Т. В. Литвинова*

Геологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

*e-mail: litvinova-geo@rambler.ru

Поступила в редакцию 14.06.2022 г.

После доработки 13.01.2023 г.

Принята к публикации 16.01.2023 г.

С помощью электронного микроскопа впервые изучены микроорганизмы и биогенные ультрамикроструктуры в черных онколитах каланчевской свиты венда Байкало-Патомского нагорья Восточной Сибири и во вмещающих их породах. В результате исследования установлено, что в онколитах, в отличие от вмещающих пород, широко распространены перекристаллизованные нитчатые цианобактерии, фоссилизированные колонии трубчатых организмов, а также отдельные коккоидные образования биогенного происхождения. На основе нового фактического материала анализируются особенности жизнедеятельности организмов и их участие в построении концентрической структуры черных онколитов, отмечаются особенности взаимодействия биогенных и абиогенных факторов в процессе формирования этих образований.

Ключевые слова: онколиты, электронный микроскоп, микрофоссилии, биогенные ультрамикроструктуры, венд, эдиакарий, Восточная Сибирь

DOI: 10.31857/S0031031X23030108, **EDN:** QBZTCS

ВВЕДЕНИЕ.

Не прикрепленные ко дну водоема концентрически-слоистые карбонатные стяжения получили название онколиты (Pia, 1927). История изучения, попытки классификации, генезис и проблемы использования их в стратиграфии и литологии изложены в многочисленных трудах (Маслов, 1955; Журавлева, 1964; Wilson, 1975; Greensmith, 1978, Hallam, 1981; Головёнок, 1989; Колосов, Рожин, 2020 и др.). Большинство исследователей характеризует онколиты как сферические, желваковые или ступенчатые образования карбонатного состава (известняки, доломиты), часто имеющие концентрическое строение. Предполагается, что они формировались в определенных гидродинамических условиях и при участии микроорганизмов (Twenhofel, 1919; Pia, 1927; Odum, 1957; Давыдов, 1975; Колосов, 1977; Selley, 1977 и др.). Их размеры оцениваются по-разному, от долей миллиметра до 100 мм в диаметре. Микроорганизмы миллиметровой размерности чаще относят к оолитам. На основе изучения морфологических особенностей было разработано несколько вариантов классификации сфероморфных образований: одни исследователи выделяют ооиды, оолиты, пизолиты и онколиты (Selley, 1977); другие — онколиты и оолиты, переходные разновидности между которыми весьма

условны (Колосов, Рожин, 2020); третьи рассматривают оолиты и онколиты отдельно.

При стратиграфическом расчленении докембрийских пород, за неимением фауны, долгое время исследователи опирались преимущественно на биогенные постройки, формальные таксоны строматолитов и микрофитолитов (т.е. онколитов и катаграфий). Строматолиты использовались преимущественно в глобальном масштабе, с их помощью выделяли эратемы и субэратемы, и лишь в пределах рифейских строматолитовых провинций удавалось осуществлять дифференциацию на более дробные подразделения (Semikhatov, Raaben, 2000). Применение онколитов в качестве инструмента стратиграфической корреляции оказалось еще более затруднительным. Визуальное сходство либо различие их строения далеко не всегда способны служить опорой при установлении возраста пород.

В настоящее время с помощью растрового электронного микроскопа (РЭМ) стало возможным выявление остатков фоссилизированных организмов в строматолитах и онколитах. Это новое перспективное направление работ позволит расширить микропалеонтологические исследования и повысить их значение для стратиграфии докембрия. При изучении строматолитов разного возраста были выявлены разнообразные остатки фоссилизированных цианобактерий (Litvinova,

2016), в т.ч. и в ченчинской свите Байкало-Патомского нагорья Восточной Сибири (Литвинова, Сергеев, 2018), и установлена роль микроорганизмов в формировании их микроструктуры (Литвинова, 2018). В онколитах каланчевской свиты также обнаружены остатки микрофоссилий и показана возможность решения вопросов возникновения и формирования этих образований (Колосов, Троегубова, 2016; Колосов, 2016). Кроме того, онколиты могут быть востребованы при выделении литолого-генетических типов пород (Колосов, 2010). Это указывает на сложность объектов и необходимость их детального изучения.

Целью настоящей статьи является изложение и интерпретация нового фактического материала, полученного в результате исследования черных онколитов каланчевской свиты Байкало-Патомского нагорья, с использованием возможностей сканирующего микроскопа. С помощью методики, позволяющей наблюдать объекты в объеме (Литвинова, 2015), впервые были определены состав, морфологическое строение, распространение остатков микроорганизмов и биогенные ультрамикроструктуры в этих онколитах и во вмещающих породах. Сопоставление этих данных позволило оценить участие цианобактерий в формировании онколитов и их роль в построении структуры этих образований.

ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

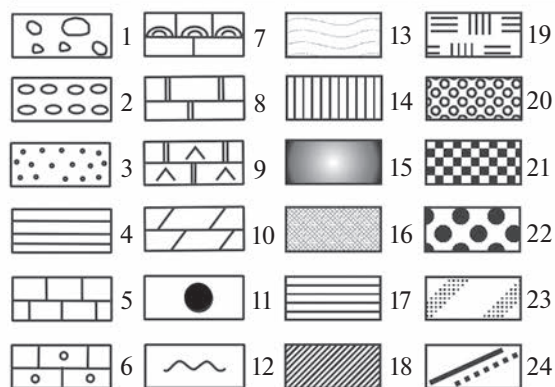
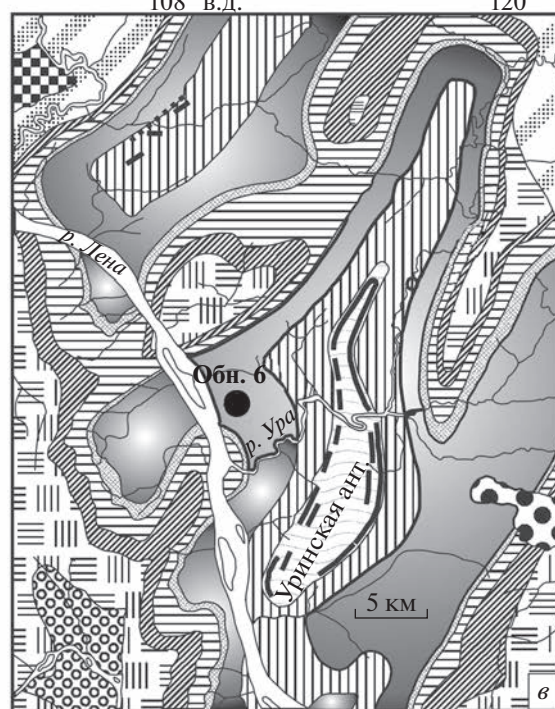
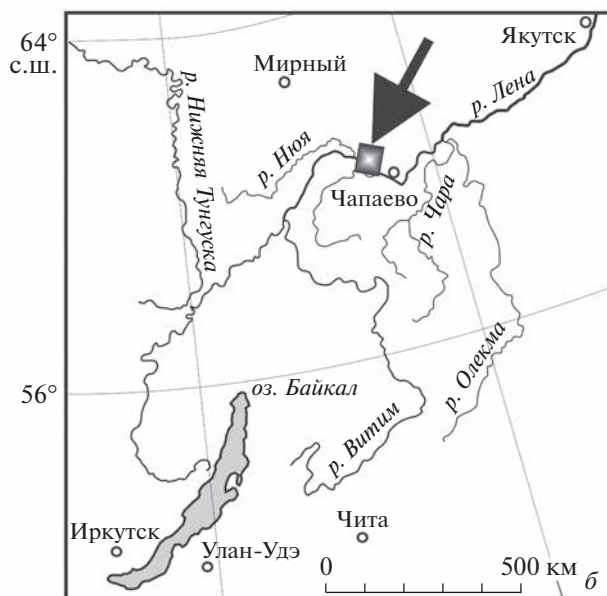
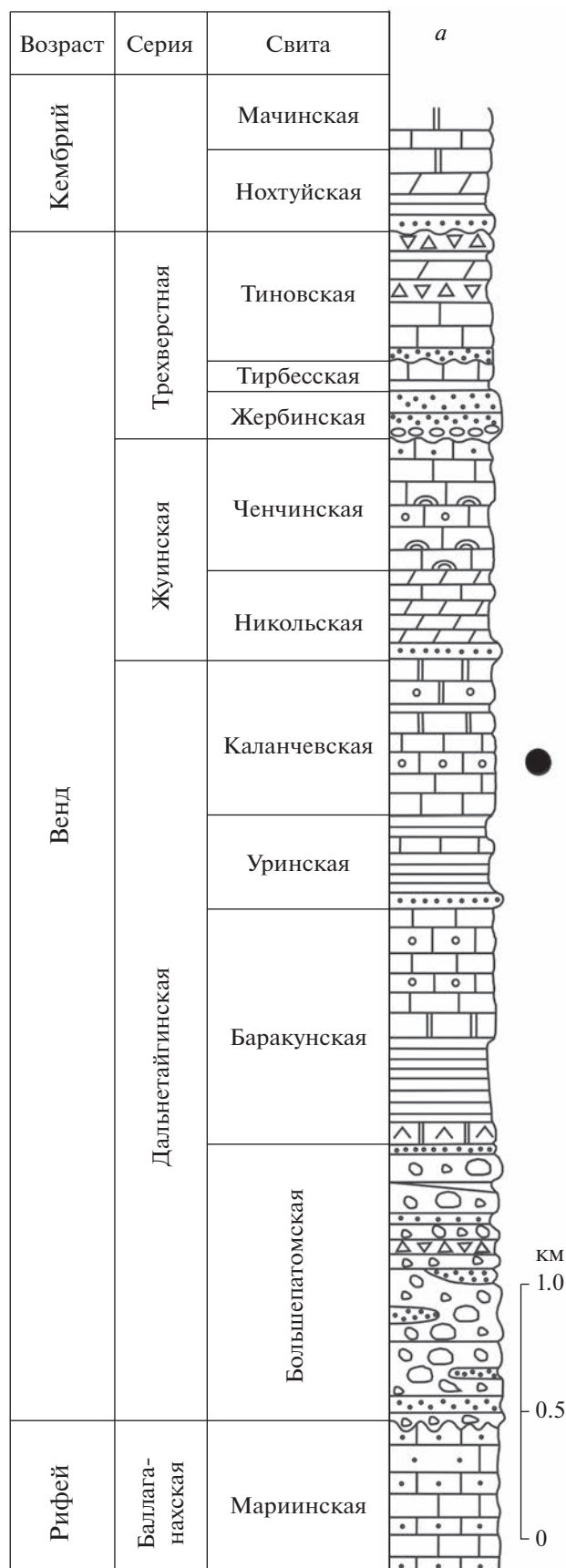
Уринское поперечное поднятие находится на северо-восточной окраине Патомской складчатой дуги (Чумаков и др., 2013) Восточной Сибири. Наиболее полный разрез рифейских и вендских отложений вскрывается близ устья р. Большой Патом и протягивается к северу, пересекая р. Лена между устьями рек Джерба (Жерба) и Малый Патом (рис. 1, *а–в*). Здесь обнажаются верхнерифейская баллаганакская серия и вендские дальнетайгинская, жуинская и трехверстная серии (Дольник, 2000; Чумаков и др., 2013).

Дальнетайгинская серия состоит из четырех согласно залегающих снизу вверх свит: большепатомской, баракунской, уринской и каланчевской. Большепатомская свита сложена в основном массивными и слоистыми тиллитами общей мощностью 900–1100 м (Чумаков и др., 2013). В

основании перекрывающей ее баракунской свиты протягивается шестиметровый базальный горизонт тонкослоистых карбонатов. Он рассматривается как завершающий толщу тиллитов цикл (Чумаков и др., 2013) и называется “венчающий доломит” или *cap-dolomites*. Основная часть баракунской свиты сложена пачками чередования темных известняков и черных сланцев общей мощностью 1100–1200 м. Уринская свита представлена преимущественно алевролитами и аргиллитами, с подчиненными прослоями доломитов и известняков, общая мощность порядка 300–350 м (Колосов, 1975). Дальнетайгинская серия завершается каланчевской свитой, представленной толщами карбонатных, реже – глинисто-карбонатных пород, отлагавшихся в литоральных обстановках мелководного бассейна, ее мощность до 500 м. В ней установлены редкие реликты строматолитовой текстуры (рис. 2, *а*), а также многочисленные и весьма разнообразные онколиты преимущественно донного происхождения (Колосов, 1975, 2010), значительно реже – сформировавшиеся во взвешенном состоянии (Колосов, Троегубова, 2016). Первые из них равномерно либо с перерывами перекатывались по дну, обрастая, соответственно, одинаковыми либо разными по толщине концентрическими слоями, их формирование осуществлялось с участием цианобактерий. Вторые прошли две стадии построения: возникновение ядра во взвешенном состоянии, затем обрастание его цианобактериями. Ядро представляет собой плотно упакованный за счет перекатывания карбонатный материал, а оболочка вокруг него носит комковатый характер (Колосов, Троегубова, 2016).

Отложения дальнетайгинской серии согласно перекрываются жуинской серией, включающей в себя никольскую и ченчинскую свиты. Первая сложена толщей чередования пестроцветных тонкослоистых песчаников, алевролитов и мергелей с редкими прослоями известняков, мощность от 120 до 360 м (Чумаков и др., 2013). Вверх по разрезу она постепенно сменяется строматолитовыми известняками ченчинской свиты, в которой установлены реликты хроококковых и гормогониевых строматолитообразующих сообществ цианобактерий, а также проблематичные остатки эвकारीотных микроорганизмов пертататакского типа (Литвинова, Сергеев, 2018; Litvinova, Sergeev,

Рис. 1. Стратиграфическое и географическое положение черных онколитов каланчевской свиты: *а* – сводный разрез венда Уринского поднятия, *б* – схема расположения Уринской антиклинали, *в* – геологическая карта Уринской антиклинали. Обозначения: 1 – диамиктиты; 2 – конгломераты; 3 – песчаники; 4 – алевролиты и аргиллиты; 5 – известняки; 6 – оолитовые известняки и доломиты; 7 – строматолитовые известняки и доломиты; 8 – доломиты; 9 – венчающий доломит (*cap dolomite*); 10 – мергели; 11 – местонахождения черных онколитов каланчевской свиты; 12 – стратиграфические несогласия; 13 – большепатомская свита; 14 – баракунская свита; 15 – каланчевская и уринская свиты; 16 – никольская свита; 17 – ченчинская свита; 18 – жербинская свита; 19 – тирбесская и тиновская свиты; 20 – нохтуйская свита; 21 – мачинская свита; 22 – юрские отложения; 23 – четвертичные отложения; 24 – силлы, дайки и главные разломы (по: Чумаков, 1959; Sergeev et al., 2011; Чумаков и др., 2013). Примечание: темный квадрат со стрелкой – район работ (*б*); обн. – обнажение (*в*).



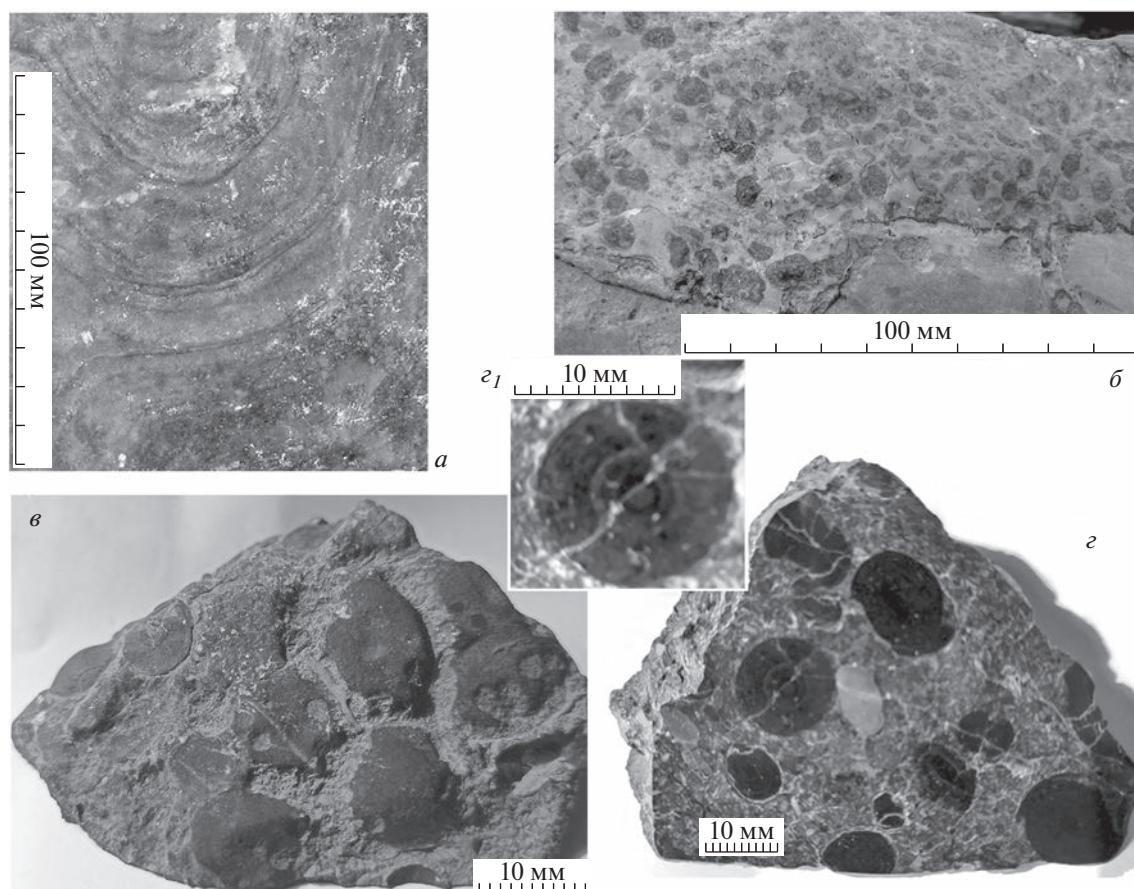


Рис. 2. Некоторые из биогенных текстур каланчевской свиты: *а* — строматолиты; *б* — пласт, включающий черные онколиты; *в*, *г* — черные онколиты соответственно в образце и в шлифовке, *г₁* — круглый онколит с хорошо выраженным концентрическим строением, фрагмент *г*.

2019). Общая мощность ченчинской свиты на Уринском поднятии оценивается от 400–600 м на р. Лена (Стратиграфия..., 2005) до 800–1200 м в более южных районах (Melezhik et al., 2009).

Комплекс литологических и изотопно-геохронологических данных указывает на ранневендский возраст дальнетайгинской и жуинской серий Патомского комплекса (Чумаков и др., 2013), подтверждаемый палеонтологическими находками по ассоциации уринской микробиоты (Воробьева и др., 2008; Голубкова и др., 2010; Sergeev et al., 2011; Moczydlowska, Nagovitsin, 2012).

Завершает разрез трехверстная серия, сложенная преимущественно карбонатными отложениями с редкими прослоями терригенных пород (Дольник, 2000; Чумаков и др., 2013).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Образцы черных онколитов и вмещающих их пород отобраны автором в обнажениях каланчевской свиты, протянувшейся вдоль левого берега Лены, на расстоянии около 2.7 км от скалы Ка-

ланча. В темно-сером невыдержанном по простиранию пласте карбонатных пород мощностью до 0.8 м неравномерно рассеяны черные онколиты размером от 4–5 до 12 мм в диаметре (рис. 2, *б*, *в*). В разрезе они имеют овальную либо круглую форму (рис. 2, *г*); в некоторых из них, несмотря на густой черный цвет, достаточно хорошо просматривается концентрическое строение (рис. 2, *г₁*). Пробы представляют собой механически выделенные фрагменты из разных частей онколитов и вмещающих их пород, размером около 5 × 5 мм. Выявление фоссилизированных организмов и биогенных ультрамикроструктур, а также определение их элементного химического состава проводилось на РЭМ модели TesScanMV-2300, снабженным энергодисперсной приставкой (микроанализатором) Cambrige Instrumente INCA-200; диаметр анализируемого участка — 1 мкм, чувствительность составляет 0.001%. Напыление свежего скола проб осуществлялось золотом, что позволило устанавливать количество углерода. Заметное повышение этого элемента на фоне вмещающей породы подтверждает биогенное происхождение исследуемого объекта (Litvinova, 2020).

Все образцы и изготовленные из них палеонтологические шлифы и пробы хранятся в Геологическом ин-те РАН, колл. № 1005/16.

БИОГЕННЫЕ УЛЬТРАМИКРОСТРУКТУРЫ И МИКРООСТАТКИ ОРГАНИЗМОВ В ЧЕРНЫХ ОНКОЛИТАХ И ВО ВМЕЩАЮЩИХ ПОРОДАХ

И в онколитах, и во вмещающих породах установлены фоссилизированные микроорганизмы, каждый из которых протестирован с помощью микроанализатора, что позволило подтвердить их биогенное происхождение. Сопоставление находок показало, что и в тех, и в других присутствуют остатки бактериальных пленок и коккоидных цианобактерий *Mухососсойдес* sp., однако по количеству, степени сохранности и расположению они существенно различаются. Так, во вмещающей породе остатки бактериальных пленок размером от 20 до 40 мкм могут формировать микрослойки (рис. 3, а), либо скапливаться в группы из нескольких тесно соприкасающихся образований (рис. 3, б). Они имеют неопределенную облаковидную конфигурацию, плотное сложение (их толщина до 3 мкм); сморщенную, иногда бугристую поверхность (рис. 3, а, б). В онколитах обрывки бактериальных пленок преимущественно меньшего размера, более тонкие и гладкие (рис. 3, в). Относительно крупные среди них встречаются очень редко (рис. 3, з, д) и могут сопровождаться единичным маленьким (1.5 мкм в диаметре) биогенным образованием в форме правильного шарика (рис. 3, д, д₁). Коккоидные цианобактерии *Mухососсойдес* sp. (Schopf, 1968) установлены повсеместно. Во вмещающей породе они беспорядочно рассеяны в местах распространения бактериальных пленок, имеют округлую форму, плавные очертания и ровную поверхность (рис. 3, е). На их оболочке возможно обнаружить единичное биогенное образование (рис. 3, д₁), по форме, гладкой поверхности и размеру идентичное вышеописанному “шарику” в онколитах (рис. 3, е₁). Остатки деформированных оболочек коккоидных цианобактерий онколитах скапливаются в пределах небольшого участка пробы (рис. 3, ж). Их поверхность сплющена, покрыта вмятинами (рис. 3, ж₁) или пустотами, с относительно ровными, запавшими внутрь краями (рис. 3, ж₂); бактериальными пленками они не сопровождаются.

В онколитах выявлены и другие многочисленные биогенные ультрамикроструктуры, а также фоссилизированные остатки организмов:

1. Округлые однотипные образования размером около 20 мкм, хорошо выделяемые в породе, благодаря оконтуривающему их полюму пространству шириной около 1–2 мкм (рис. 4, а), и сгуженности в пределах небольшого участка пробы (рис. 4, б). С помощью микроанализатора в них

фиксируется повышенное, по сравнению с вмещающей породой, количество углерода и присутствие биофильных микроэлементов, обычных для ископаемых микроорганизмов (Литвинова, 2019). В пределах участков скопления этих образований встречаются круглые пустоты размером 8–10 мкм (рис. 4, а).

2. Остатки мелких полых перекристаллизованных трубчатых образований с круглым поперечным сечением диаметром от 0.8 до 2.1 мкм, длиной до 10 мкм. Формируют либо небольшие группы из двух–трех организмов (рис. 4, в), либо вкрапленники неопределенной формы (рис. 4, з). И те, и другие отделены от окружающего их карбонатного материала полым пространством. При увеличении фрагментов вкрапленника видно, что он практически полностью сложен остатками тесно соприкасающихся полых несегментированных частично сплюснутых трубчатых образований (рис. 4, з₁–з₃). Все они слегка наклонены примерно в одном направлении, и заметно расширяются в сторону открытого окончания. Вкрапленники приурочены к центральной части онколита, группы из двух–трех организмов – к его периферии.

3. Остатки относительно крупных (2 × 30 мкм) перекристаллизованных нитчатых микрофоссилий (рис. 4, д), количество которых возрастает к периферической части онколита.

Во вмещающих породах какие-либо нитевидные формы биогенных образований отсутствуют, за исключением единственного обрывка бактериальной пленки, в пределах которого отчетливо проступают пучки нитей (рис. 4, е, е₁).

Практически все минеральные частицы в черных онколитах имеют окатанные, округлые очертания (рис. 4, ж), формируя подчас плотные ультраонколиты (рис. 4, ж₁). На поверхности некоторых из них могут возникать трубчатые формы цианобактерий. Они либо погружены в спрессованную карбонатную массу ультраонколита (рис. 4, ж₂), либо располагаются на его поверхности, тесно соприкасаясь с ним боковой стенкой (рис. 4, ж₃). Перекристаллизованные остатки нитчатых микрофоссилий (рис. 4, ж₄) также формируют округлые структуры. В периферийной части онколита вкрапленники с трубчатыми цианобактериями не установлены, лишь небольшие группы из двух–четырех экз. Остатки нитевидных образований выравнивают поверхность, вписываясь в общую тенденцию закругленности форм, присущих окатым минеральным образованиям (рис. 4, ж₄), в целом чрезвычайно распространенным в изученных онколитах.

ОБСУЖДЕНИЕ МАТЕРИАЛА

Анализ остатков биогенных образований, установленных в ходе работы, показывает, что и во

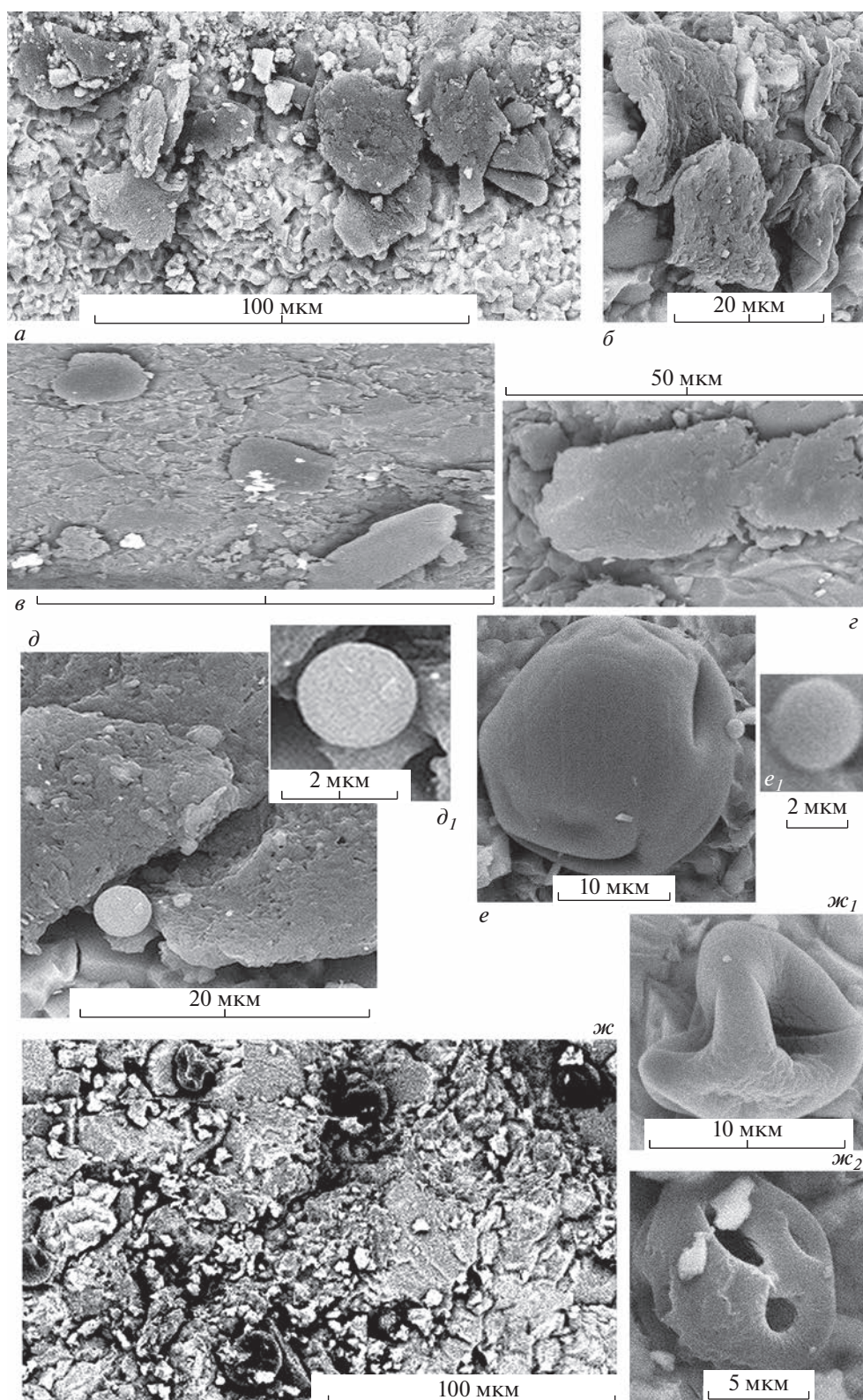


Рис. 3. Сопоставление биогенных ультрамикроструктур в черных онколитах (онк) и во вмещающих породах (вп): *а–д* – бактериальные пленки: *а, б* – вп; *в–д* – онк, возможно, колонии *Eoentophysalis*; *д1* – “шарик” в пределах бактериальной пленки, фрагмент *д*; *е, ж* – коккоидные цианобактерии *Mucosocoides* sp. либо их оболочки: *е1* – “шарик” на поверхности цианобактерии (вп); *ж* – скопление коккоидных оболочек цианобактерий *Mucosocoides* (онк), *ж1, ж2* – деформированные коккоидные оболочки, фрагмент фиг. *ж* (онк).

вмещающих породах, и в онколитах находились микрофоссилии, однако их количество, состав и распределение по площади существенно различались. Некоторые из организмов, характерных в целом для отложений тиновской свиты, не выявлены в онколитах; другие, напротив, приурочены исключительно к этим образованиям. Так, коккоидные микрофоссилии *Мухососсойдес* sp., известные из отложений рифея и венда (Микрофоссилии ..., 1989), характерны преимущественно для вмещающих пород. Широкое распространение *Мухососсойдес* sp. в породе свидетельствует об активном гидродинамическом режиме, существовавшем в вендском бассейне в каланчевское время (Колосов, 1975).

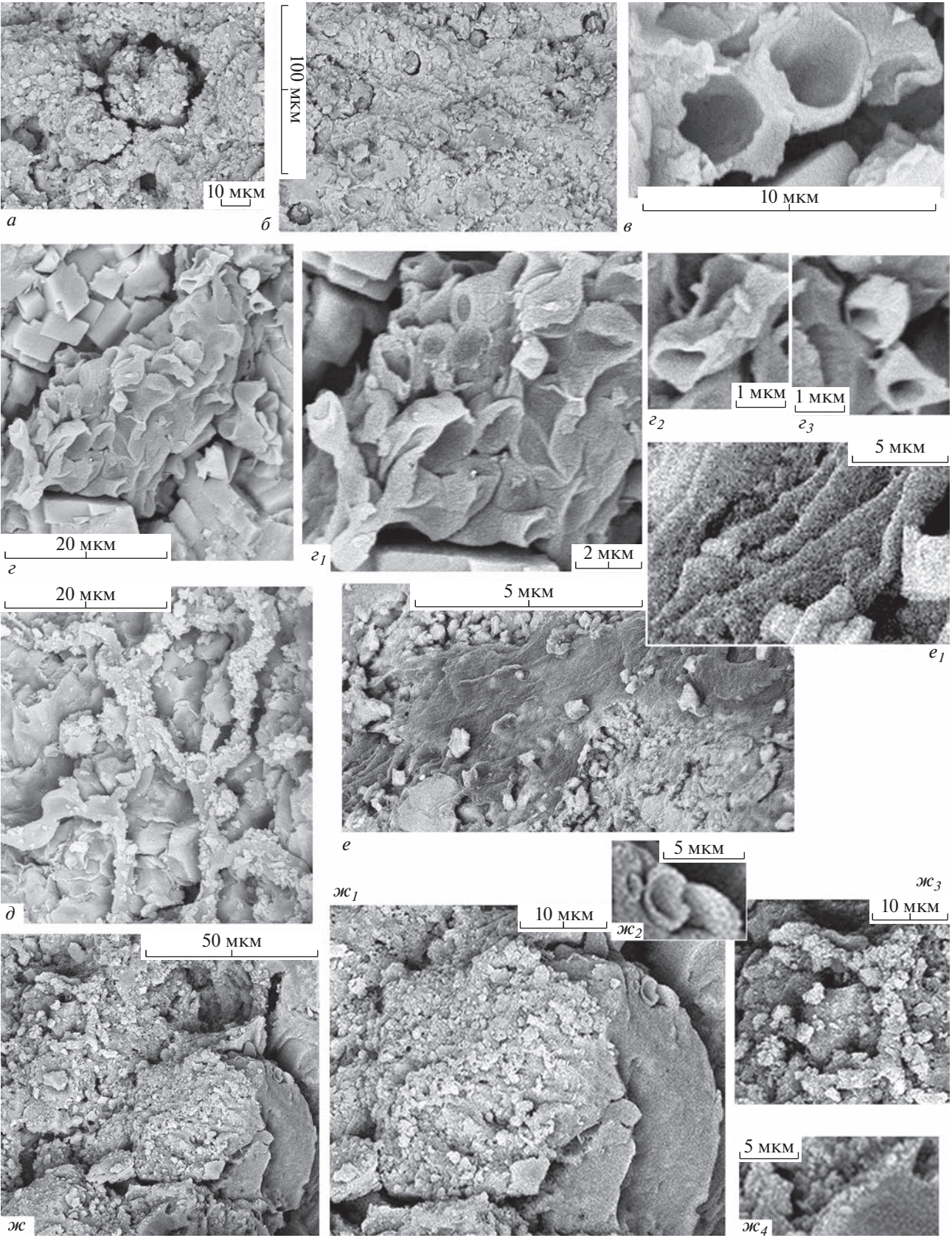
Несколько иная картина наблюдается в онколитах, где эти же микрофоссилии сгружены (рис. 3, ж) и деформированы значительно сильнее, чем во вмещающих породах (рис. 3, з, и), как это видно при большем увеличении. Трудно предположить в данном случае их прижизненное скопление ввиду полного отсутствия, в местах распространения коккоидных микрофоссилий, обрывков бактериальных пленок. На это же указывают и соответствующие им по размерам и форме карбонатно-органогенные образования (рис. 4, а, б), которые могли сформироваться только вокруг этих коккоидных микрофоссилий, поскольку какие-либо другие подобные им округлые организмы в исследованных пробах отсутствуют. Биогенная природа этих образований подтверждается повышенным количеством углерода. Большинство из них посмертно подхватывалось перекатывающимся минеральным стяжением либо прилипало к нему, находясь во взвешенном состоянии. В результате движения онколита, эти микрофоссилии были не только смяты и побиты, но и повреждены до дыр, впоследствии в результате усыхания их края плавно деформировались вовнутрь (рис. 3, и). Собираясь механическим путем, они покрывались слоем ила и запечатывались в карбонатном цементе. Оконтуривающая полость вокруг этих образований возникла в результате того, что процесс обезвоживания биогенного материала происходил быстрее, чем вмещающего их карбонатного ила. Высыхая, часть остатков коккоидных микрофоссилий деформировалась, уменьшалась в объеме, некоторые из них вывалились, оставляя полые круглые отверстия. Подобные пустоты не могли появиться в результате выпадения акцессорных минералов, поскольку они отсутствуют в исследованных породах.

Вероятно, образование округлых органогенно-осадочных структур (рис. 4, а) происходило поэтапно. 1. Посмертное облипание поверхности покрытых слизью коккоидных микрофоссилий илом, что могло происходить и во взвешенном состоянии этих частиц, приводя к их утяжелению и погружению. 2. Включение их в более крупные

онколиты. Как сжатые и поврежденные, так и заключенные в минеральный чехол остатки организмов в процессе передвижения онколита захватывались совместно с осадочным материалом. 3. Утрамбовывание карбонатного материала вокруг остатков организмов и формирование плотных стяжений. В то время, как часть более тяжелых минеральных зерен периодически осыпалась, биогенный материал концентрировался, переносился и распределялся в матрице онколита, в зависимости от своих физических характеристик (силы тяжести, удельного веса и т.д.) и особенностей гидродинамического воздействия на процесс в целом. Благодаря такой дифференциации, осуществлялась своеобразная селекция: в пределах небольшого участка онколита скапливались либо клеточные стенки (рис. 3, ж), либо округлые стяжения (рис. 4, б). Это предположение подтверждается тем, что подобные органогенно-осадочные образования не установлены во вмещающих породах, а остатки коккоидных микрофоссилий *Мухососсойдес* sp. рассеяны по площади и сопровождаются обрывками бактериальных пленок, не наблюдаемых рядом с такими же организмами в онколитах.

Нитевидные цианобактерии, представленные в онколите двумя разновидностями — полыми трубчатыми (рис. 4, в, г) и перекристаллизованными относительно крупными нитчатыми образованиями (рис. 4, д₁) — существовали только в пределах карбонатного стяжения. По-видимому, эти фотосинтезирующие микроорганизмы поселялись на его освещенной стороне, постепенно осваивая всю поверхность онколита и покрывая его слизью. В процессе роста онколита и перекатывания по дну будущие бактериальные пленки истончались, их поверхность сглаживалась, и при последующем налипании осадочного материала пленки спрессовывались (рис. 4, д). Этим и объясняются их небольшое количество в онколите и гладкая окатанная поверхность. Литификация осадка приводила к полному высыханию слизи, при этом удельная концентрация углерода возрастала. Таким образом, организмы принимали активное участие в построении структуры онколита, дальнейшие процессы преобразования породы с их посмертным участием приводили к формированию концентрических черных слоев (рис. 2, г₁) с высоким содержанием углерода и к перекристаллизации остатков нитчатых микрофоссилий.

Скопления многочисленных обрывков бактериальных пленок и построение ими отдельных слойков во вмещающих породах являются свидетельством существования цианобактерий и в них. Однако этим организмам не удалось стать полноценными строителями рифов, так широко распространенных в более поздних отложениях ченчинской свиты, но элементы строматолитовой текстуры указывают на подобные попытки (рис. 2, а).



Отдельные коккоидные шаровидные образования размером менее 2 мкм повсеместно обнаруживались на чехлах других микрофоссилий либо в их слизистой оболочке, не создавая колоний (рис. 3, *e*₁, *ж*₁). Такое окружение обеспечивало им благоприятное существование, играя не только роль защиты и амортизатора при движении в водном потоке, но и своего рода холодильника с запасом влаги, органического углерода и микроэлементов, необходимых для их жизнедеятельности. Очевидно, что эти бактерии тем или иным образом взаимодействовали с другими организмами — к примеру, имели симбиотические отношения либо паразитировали на них.

Тесно расположенные трубчатые образования напоминают трихомы одного из родов микрофоссилий — *Eomicrocoleus* либо *Polytrichoides* Herman (Герман, 1974). Некоторые исследователи рассматривают подобные организмы как остатки гормогониевых цианобактерий типа *Microcoleus*, *Schizothrix* (Герман, 1974; Horodyski, 1980). Эти цианофиты могли занимать свободное, еще не плотно спрессованное место в карбонатной массе онколита. Если пространство, освещение и прочие условия существования на данный момент позволяли, вырастали колонии, наблюдаемые ныне в виде вкрапленников. Их распространение преимущественно во внутренней части онколитов позволяет предположить, что первоначально именно на такую плавающую колонию микроорганизмов осаждались минеральные пылинки и органогенно-биогенные новообразования, способствуя ее погружению. Перекатываясь по дну, они обрастали крупными нитевидными микрофоссилиями (рис. 4, *д*) и внеклеточным полимерным веществом — гликокаликсом (слизью). Размножение этих фотосинтезирующих микроорганизмов первоначально происходило на освещенной стороне онколита, а в результате его движения колония перемещалась и разрасталась, опоясывая слизью всю его поверхность. Липкий онколит поневоле собирал и прочий, иногда уже отмерший биогенный материал, и взвешенный, и осажженный. Как только сообщество организмов погибало под очередным осадочным чехлом, наиболее жизнеспособные особи выбирались на его поверхность, размножались и вновь покрывали его слизью. Нитчатые цианобактерии — одни из самых сложно устроенных прокариот, их оптимальная форма и способность проскальзывать между частицами ила позволяют успешнее других организмов восстанавливать ци-

анобактериальную колонию. Этот процесс был неоднократно продемонстрирован при экспериментальных исследованиях (Орлеанский и др., 2000; Сумина, 2007 и др.), имитирующих построение строматолита и возникновения в нем слоистости за счет чередования минерального и биогенного материала. Он также подтвердился при изучении строматолитов с ленточной микроструктурой (*Colonella laminata* Komar), построенных полностью нитчатыми цианобактериями. В их минеральном слое были выявлены как следы проскользнувших на поверхность нитей, так и отдельные остатки погибших организмов, не сумевших выбраться на поверхность (Литвинова, 2009). В онколитах обезвоженный гликокаликс (слизистая оболочка) нитчатых цианобактерий принял участие в формировании черных, насыщенных органическим углеродом, концентрических слоев. На это же указывает широкое развитие нитчатых микрофоссилий исключительно в пределах онколитов и полное отсутствие этих организмов во вмещающей породе. Обволакивая овальные минеральные составляющие слизью, колония выравнивала неровности поверхности онколита.

Аналогичные находки нитчатых перекристаллизованных микрофоссилий были обнаружены и в других онколитах каланчевской свиты (Колосов, Троегубова, 2016), что указывает на существование комфортных для их жизнедеятельности условий именно в этих образованиях. Некоторые исследователи не исключают того, что, по крайней мере, часть из них можно отнести к грибоподобным организмам (Колосов, Троегубова, 2016), однако доподлинно установить природу этих образований в настоящее время не представляется возможным.

Сообщества цианобактерий вырабатывают слизистую массу, обычно заметную на дне мелких водоемов. Бактериальная пленка с пучком нитчатых образований, установленная во вмещающих породах (рис. 4, *е*), могла возникнуть во время перекачивания по ней онколита, на поверхности которого развивались крупные нитчатые микрофоссилии. Впоследствии от гликокаликса остаются лишь обрывки бактериальной пленки, на одном из которых и сохранился отпечаток пучка нитчатых бактерий при возможном скольжении онколита по пленке. В то же время, подобная слизь, совместно с нитевидными цианобактериями, развивалась и на его поверхности, и в любой момент могла соскользнуть даже с плавающего онколита на дно. К таким предпо-

Рис. 4. Биогенные ультрамикроструктуры в черных онколитах: *а* — округлое образование и круглые пустоты, фрагмент *б*; *б* — размещение округлых образований на площади; *в* — остатки полых трубчатых микрофоссилий, поперечное сечение; *г* — вкрапленник с тесно соприкасающимися остатками организмов, *г*₁–*г*₃ — фрагменты вкрапленника с остатками трубчатых микрофоссилий; *д* — перекристаллизованные нитчатые образования; *е* — пучки нитей и их отпечатки в пределах бактериальной пленки, *е*₁ — фрагмент *е*; *ж* — округлые минеральные составляющие онколита с нитевидными и трубчатыми образованиями: *ж*₁ — ультрамикронеонколит, фрагмент *ж*; *ж*₂, *ж*₃ — остатки трубчатых микрофоссилий в пределах ультрамикронеонколита, фрагменты *ж*; *ж*₄ — остатки перекристаллизованной нитчатой микрофоссилии, фрагмент *ж*.

жениям приводит факт отсутствия нитчатых бактерий во вмещающих породах и, одновременно, их скопления в единственной, расположенной рядом с онколитом бактериальной пленке.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, черные онколиты следует рассматривать как сложные органогенно-осадочные образования. Они возникли в результате гидродинамических донных процессов, сопровождавшихся жизнедеятельностью преимущественно нитевидных цианобактерий двух разновидностей: относительно крупных нитчатых форм, развивавшихся на их поверхности, и мелких трубчатых образований, формирующих вкрапленники.

В результате движения по дну карбонатное стяжение или колония трубчатых организмов, наподобие снежного кома, облипала осадочным материалом, часть которого осыпалась. На поверхности органогенно-осадочного образования развивались нитчатые цианобактерии, слизистая масса которых (гликокаликс) частично либо полностью обволакивала онколит. Выемки, возникающие в результате выпавших песчинок, вновь осваивали колонии трубчатых цианобактерий. За счет высокого содержания углерода в организмах и, особенно, в гликокаликсе, еще более концентрировавшемся при обезвоживании слизи, крупные нитевидные цианобактерии формировали концентрическую слоистость с высоким содержанием органического углерода. Последующее перемещение покрытого слизью онколита сопровождалось облипанием его поверхности карбонатным материалом, на которую вновь выбирались наиболее жизнеспособные трихомы и воссоздавали колонию. В результате обезвоживания и уплотнения осадка в процессе литификации возникали четкие, очень темные даже на фоне черного онколита, монолитные концентрические прослои. Разделяющие их минеральные слои также частично разбавлялись органогенным материалом — колониями трубчатых цианобактерий и микроскопическими остатками прочих организмов. Слоистость онколитов носит более сложный и менее дифференцированный характер по сравнению со строматолитами, в которых минеральный слой практически не содержит остатков организмов. Преобладание округлых форм и выравнивание их усилиями организмов доминируют на каждом этапе роста онколита, что говорит о единстве биотических и абиотических процессов при его формировании.

Во вмещающей онколиты породе небольшое количество относительно равномерно рассеянного по площади биогенного материала (остатки коккоидных микрофоссилий и бактериальные пленки) придает ей темно-серую, несколько пятнистую окраску, иногда с элементами строматолитовой текстуры.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена в рамках госбюджетной темы Геологического ин-та РАН “Периодизация протерозоя и роль глобальных изменений среды и климата в эволюции докембрийской биосферы” (FMMG-2023-0004).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воробьева Н.Г., Сергеев В.Н., Чумаков Н.М.* Новые находки ранневендских микрофоссилий в уринской свите: пересмотр возраста патомского комплекса средней Сибири // Докл. Акад. наук. 2008. Т. 419. № 6. С. 782–787.
- Герман Т.И.* Находки массовых скоплений трихомов в рифее // Микрофоссилии протерозоя и раннего палеозоя СССР. Л.: Наука, 1974. С. 6–10.
- Головёнок В.К.* Докембрийские кремневые конкреции: морфология, генезис, значение для познания древнего органического мира // Конкреции докембрия. Сб. науч. трудов. Л.: Наука, 1989. С. 94–102.
- Голубкова Е.Ю., Раевская Е.Г., Кузнецов А.Б.* Нижневендские комплексы микрофоссилий Восточной Сибири в решении стратиграфических проблем региона // Стратигр. Геол. корреляция. 2010. Т. 18. № 4. С. 3–27.
- Давыдов Ю.В.* Рифейские карбонатные отложения юго-востока Сибирской платформы и ее обрамления (состав и происхождение). Новосибирск: Наука, 1975. 107 с.
- Долник Т.А.* Строматолиты и микрофитолиты юга Сибирской платформы. Новосибирск: СО РАН, 2000. 319 с.
- Журавлева З.А.* Онколиты и катаграфии рифея и нижнего кембрия Сибири и их стратиграфическое значение. М.: Наука, 1964. 75с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 114).
- Колосов П.Н.* Стратиграфия верхнего докембрия юга Якутии. Новосибирск: Наука, 1975. 155 с.
- Колосов П.Н.* Древние нефтегазоносные толщи юго-востока Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1977. 90 с.
- Колосов П.Н.* Фациально-генетические типы органо-генных карбонатных пород и потенциальные коллекторы нефти и газа в каланчевской свите неопротерозоя Предпатомской нефтегазоносной области // Отечеств. геол. 2010. № 6. С. 49–56.
- Колосов П.Н.* Новые микроорганизмы из венда (эдиакария) Березовского прогиба (юг Сибирской платформы) // Палеонтол. журн. 2016. № 6. С. 11–18.
- Колосов П.Н., Рожин С.С.* Биохемотрогенные микрофитолиты неопротерозоя среднего течения реки Лены // Вестн. Северо-Восточного федер. ун-та. 2020. № 4. С. 11–22.
- Колосов П.Н., Троегубова И.Н.* Онколитоподобные образования в каланчевской свите неопротерозоя северо-восточной окраины Патомского нагорья: ультрамикроструктуры и органические остатки // Отечеств. геол. 2016. № 4. С. 29–34.
- Королюк И.К.* Строматолиты нижнего кембрия и протерозоя Иркутского амфитеатра // Тр. ИГиРГИ АН СССР. 1960. Т. 1. С. 112–161.
- Литвинова Т.В.* Новые данные по строению и составу строматолитовых построек (С. Прианбарье) // Литол. и полезн. ископ. 2009. № 4. С. 428–437.

- Литвинова Т.В.* Биогенные ультрамикроструктуры, их происхождение и роль цианобактерий в образовании строматолитов // Современная микропалеонтология. Сб. трудов XVI Всеросс. микропалеонтол. совещ. Калининград, 2015. С. 444–453.
- Литвинова Т.В.* К вопросу о роли микроорганизмов в формировании структурно-текстурных особенностей строматолитов // *Lethaea rossica*. Росс. палеобот. журн. 2018. Т. 16. С. 1–16.
- Литвинова Т.В.* Особенности минерализации цианобактериальных матов // Органическая минералогия. Матер. Всеросс. совещ. с международным участием. Пушино, 2019. С. 58.
- Литвинова Т.В., Сергеев В.Н.* Биогенные микрообразования в строматолитах Байкало-Патомского нагорья: результаты комплексного изучения // Литол. и полезн. ископ. 2018. № 2. С. 171–183.
- Маслов В.П.* Карбонатные проблематики округлой формы // Тр. Ин-та геол. наук АН СССР. Сер. геол. 1955. Вып. 155. № 66. С. 156–163.
- Микрофоссилии докембрия СССР. Л.: Наука, 1989. 187 с.
- Орлеанский В.К., Герасименко Л.М., Сумина Е.Л.* Лабораторные цианобактериальные маты и минеральные прослои // Водные экосистемы и организмы. Матер. конф. М.: МАКС Пресс, 2000. С. 56.
- Сергеев В.Н.* Окремненные микрофоссилии докембрия и кембрия Урала и Средней Азии. М.: Наука, 1992. 139 с.
- Стратиграфия нефтеносных бассейнов Сибири. Рифей и венд Сибирской платформы и ее складчатого обрамления. Новосибирск: Гео, 2005. 428 с.
- Сумина Е.Л.* Экспериментальное изучение сообщества нитчатых цианобактерий и проблема изучения морфогенеза строматолитов. Автореф. ... канд. биол. наук. М., 2007. 26 с.
- Чумаков Н.М.* Стратиграфия и тектоника юго-западной части Вилуйской впадины // Тектоника СССР. Т. IV. М.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 345–460.
- Чумаков Н.М., Семихатов М.А., Сергеев В.Н.* Опорный разрез вендских отложений юга Сибирской платформы // Стратигр. Геол. корреляция. 2013. Т. 21. № 4. С. 26–51.
- Greensmith J.T.* Petrology of the Sedimentary Rocks. Oxford: George Allen & Unwin Ltd, 1988. 241 p.
- Hallam A.* Facies Interpretation and the Stratigraphic Record. San Francisco: W.H. Freeman and Co, 1981. 291 p.
- Horodyski R.J., Donaldson J.A.* Microfossils from the middle Proterozoic Dismal lakes group, Arctic Canada // Polar. Res. 1980. V. 11. P. 125–159.
- Litvinova T.V.* Biogenic–abiogenic interactions in stromatolitic geosystems and their mineralization // Abiogenic Interactions in Natural and Anthropogenic Systems. Springer, 2016. P. 55–66. <http://avxhome.se/ebooks/3319249851.html>.
- Litvinova T.V.* Biogenic–abiogenic interactions in stromatolites: Study possibilities and outlooks // Processes and Phenomena on the Boundary Between Biogenic and Abiogenic Nature. Springer, 2020. P. 207–221.
- Litvinova T.V., Sergeev V.N.* Integrated study of microfossils in stromatolites of the Vendian Chenchu Formation, Central Siberia // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 9. P. 977–982.
- Melezhik V.A., Pokrovsky B.G., Fallick A.E. et al.* Constraints on $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ of Late Ediacaran seawater: insight from Siberian high-Sr limestones // J. Geol. Soc. London. 2009. V. 166. P. 183–191.
- Moczydlowska M., Nagovitsin K.* Ediacaran radiation of organic-walled microbiota recorded in the Ura Formation, Patom Uplift, East Siberia // Precamb. Res. 2012. V. 198–199. P. 1–24.
- Odum H.T.* Biochemical deposition of strontium // Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas. 1957. V. 4. № 2. P. 38–114.
- Pia J.* Die Erhaltung der fossilen Pflanzen. Thallophyta // Handbuch der Paläobotanik. München, Berlin, 1927. Bd 1. S. 31–136.
- Schopf J.W.* Microflora of the Bitter Springs Formation. Late Precambrian, Central Australia // Paleontology. 1968. V. 42. № 3. P. 651–688.
- Selley R.C.* An Introduction to Sedimentology. L.: Acad. Press, 1977. 408 p.
- Semikhatov M.A., Raaben M.E.* Proterozoic stromatolite taxonomy and biostratigraphy // Microbial Sediments. Berlin: Springer, 2000. P. 295–307.
- Sergeev V.N., Knoll A.H., Vorob'eva N.G.* Ediacaran microfossils from the Ura Formation, Baikal-Patom Uplift, Siberia: taxonomy and biostratigraphic significance // J. Paleontol. 2011. V. 85. № 5. P. 987–1011.
- Twenhofel W.H.* Pre-Cambrian and Carboniferous algal deposits // Amer. J. Sci. 1919. V. 48. № 4. P. 339–345.
- Wilson J.L.* Carbonate Facies in Geologic History. Heidelberg: Springer, 1975. 471 p.

Fossil Organisms and Their Role in the Formation of Black Oncolites of Kalancha Formation of Vendian in the Baikal-Patom Highlands of Eastern Siberia

T. V. Litvinova

Geological Institute, RAS, Moscow, 119017 Russia

With the help of an electron microscope, the remains of microorganisms and biogenic ultramicrostructures were identified in the black oncolites of the Kalancha Formation and the rocks containing them. As a result of the research it was revealed that only in oncoliths as opposed to containing rocks are other remnants of microorganisms widely distributed: recrystallized filamentous cyanobacteria, fossilized colonies of tubular organisms, as well as individual coccoid formations of biogenic origin. Based on the new factual material, the features of the vital activity of organisms and their participation in the construction of the concentric structure of black oncoliths are analyzed, the features of the interaction of biogenic and abiogenic factors are established.

Keywords: oncolites, electron microscopy, microfossils, biogenic ultramicrostructures, ediacarium, Eastern Siberia

ВОПРОСЫ
НОМЕНКЛАТУРЫ

УДК 564.52:551.735

**LINTEROCERAS NOM. NOV. – НОВОЕ ЗАМЕЩАЮЩЕЕ НАЗВАНИЕ
ДЛЯ РОДА КАМЕННОУГОЛЬНЫХ НАУТИЛОИДЕЙ
LINTER SHIMANSKY, 1968**

© 2023 г. А. А. МIRONENKO*

Геологический институт Российской академии наук, Москва, 119017 Россия

*e-mail: paleometro@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.04.2023 г.

После доработки 18.04.2023 г.

Принята к публикации 18.04.2023 г.

DOI: 10.31857/S0031031X23050069, EDN: XKVLNC

В 1968 г. В.Н. Шиманским был описан род раннекаменноугольных наутилоидей *Linter Shimansky, 1968* (Шиманский, 1968). Этот род был помещен Шиманским в семейство *Pseudactinoceratidae* Schindewolf, 1943 отряда *Actinocerida*. Род включает в себя два валидных вида: типовый вид *Linter incommoda* Shimansky, 1968 и *L. deflexum* (Trautschold, 1867). Однако родовое название *Linter Shimansky, 1968* оказалось преокупировано: оно было использовано Л. Стефенсоном (Stephenson, 1937) для рода позднемеловых двусторчатых моллюсков *Linter Stephenson, 1937* (*Bivalvia*, *Pteriomorpha*, *Arcida*). В связи с этим здесь в соответствии со статьей МКЗН 60.3 (Международный..., 2004) для рода *Linter Shimansky, 1968* предлагается новое замещающее название *Linteroceras* Mironenko, nom. nov. Название рода образовано от предложенного Шиманским слова “linter” (лат. — лодка) и *ceras* (греч. — рог), традиционно

используемого в родовых названиях ископаемых головоногих моллюсков.

Автор выражает благодарность С.В. Николаевой и Т.Б. Леоновой за замечания и рекомендации к тексту публикации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4-е. М.: КМК, 2004. 223 с.

Шиманский В.Н. Каменноугольные *Orthoceratida*, *Oncosceratida*, *Actinoceratida* и *Bacritida* // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1968. Т. 117. 151 с.

Stephenson L.W. *Linter*, a new taxodont genus from the Upper Cretaceous of Texas // J. Washington Acad. Sci. 1937. V. 27. № 11. P. 449–458.

Trautschold H. Einige crinoideen und andere Thierreste des jüngeren Bergkalks im Gouvernement Moskau // Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou. 1867. T. 40. № 3. P. 1–49.