

УДК 564.53:551.762

К РЕВИЗИИ ПЕРМСКИХ ЛУЧЕПЕРЫХ РЫБ ИЗ ЛЕНИНСКОЙ И ТАЙЛУГАНСКОЙ СВИТ КУЗНЕЦКОГО БАССЕЙНА

© 2024 г. А. С. Бакаев^{a, b, c, *}

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

^bКазанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, 420008 Россия

^cУдмуртский государственный университет, Ижевск, 426034 Россия

*e-mail: alexandr.bakaev.1992@mail.ru

Поступила в редакцию 31.03.2023 г.

После доработки 23.05.2023 г.

Принята к публикации 23.05.2023 г.

Ревизованы некоторые лучеперые рыбы из пермских пресноводных отложений ленинской (татарский отдел, северодвинский ярус) и тайлуганской (татарский отдел, вятский ярус) свит Кузбасса. Все рассматриваемые в работе таксоны не были формально опубликованы и оставались *nomina nuda*. Описано два новых рода (*Gregarialepis* и *Planalepis*) и два новых вида (*G. binaria* и *P. diserta*). Чешуи *Heterolepis undata* (ныне cf. *Eurynotoides* sp.) и *Mitinolepis surickovens* (ныне *Strelnia* sp.) слишком плохо сохранились; имеющиеся на них признаки недостаточны для выделения новых таксонов, и они могут быть определены только до уровня рода.

Ключевые слова: Actinopterygii, чешуя, пермь, Сибирь, стратиграфия

DOI: 10.31857/S0031031X24010099, EDN: FPSZRU

ВВЕДЕНИЕ

Остатки рыб в пермских отложениях Сибири достаточно редки, и, как правило, фрагментарны. А.А. Сергиенко (1974) были описаны остатки рыб из казанково-маркинской свиты Кузбасса (Бакаев, 2023). Через несколько лет была опубликована работа, в которой, помимо описанных видов, было перечислено несколько новых таксонов (Данилов и др., 1978). Эти таксоны не были формально опубликованы, они считаются *nomina nuda*.

Место хранения материала В.И. Данилова и др. не упоминалось в доступной литературе. Но, по аналогии с описанными сборами А.А. Сергиенко (1974), коллекция хранилась в Сибирском научно-исследовательском ин-те геологии, геофизики и минерального сырья (СНИИГГиМС). В связи с сокращением площадей для хранения коллекций в СНИИГГиМС материалы А.А. Сергиенко по палеозойским рыбам были переданы А.О. Иванову в С.-Петербургский университет, который передал коллекцию лучеперых рыб Д.Н. Есину, а после его смерти она оказалась в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН

(ПИН РАН). Во время работы с этой коллекцией автору удалось обнаружить несколько образцов с этикетками, на которых были указаны номера коллекции СНИИГГиМС. Образцы оказались предполагаемыми голотипами некоторых *nomina nudum* таксонов из пермских отложений Кузбасса (Данилов и др., 1978): *Gregarialepis binaria* Sergienko, *Heterolepis undata* Sergienko, *Mitinolepis surickovens* Sergienko, *Planalepis diserta* Sergienko.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал, представленный изолированными чешуями хорошей и удовлетворительной сохранности, обнаружен в двух местонахождениях Новокузнецкого р-на Кемеровской обл.: *Gregarialepis binaria* Sergienko, *Heterolepis undata* Sergienko, *Mitinolepis surickovens* Sergienko происходят из Ерунаково-1 (ленинская свита; Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н), а *Planalepis diserta* Sergienko из местонахождения Бабий Камень-6 (тайлуганская свита; Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н) (Данилов и др., 1978). Местонахождения расположены в двух опорных разрезах, соответственно: разрезе у д. Ерунако-

во и в разрезе Бабий Камень (рис. 1, а, в). Ленинская и тайлуганская свиты принадлежат к ерунаковской подсерии кольчугинской серии; первая традиционно коррелируется с уржумским и нижней частью северодвинского яруса, а вторая — с верхневятским подъярусом Общей стратиграфической шкалы (Яркова, Шестакова, 2015). Местонахождение Ерунаково-1 расположено в верхней части ленинской свиты, поэтому мы считаем его возраст северодвинским. Местонахождение Бабий Камень-6 расположено в терминальной части тайлуганской свиты, в 3 м ниже подошвы тараканихской пачки мальцевской свиты нижнего триаса. Пограничный интервал двух свит относится, по данным радио-

метрических датировок, к терминальной перми (Davydov et al., 2021).

Свиты сложены чередующимися песчаниками, алевролитами, аргиллитами и пластами угля различной мощности, накапливавшимися в пресноводных условиях. Во всех случаях вмещающая порода представлена темно-серым, мощным алевролитом.

Топографическая изменчивость чешуй описана с помощью методики Д.Н. Есина (1990): тело рыбы разделено на несколько зон (рис. 1, б), каждой из которых соответствует определенный морфологический тип чешуи, отличающийся от остальных по характерным признакам. Для опи-

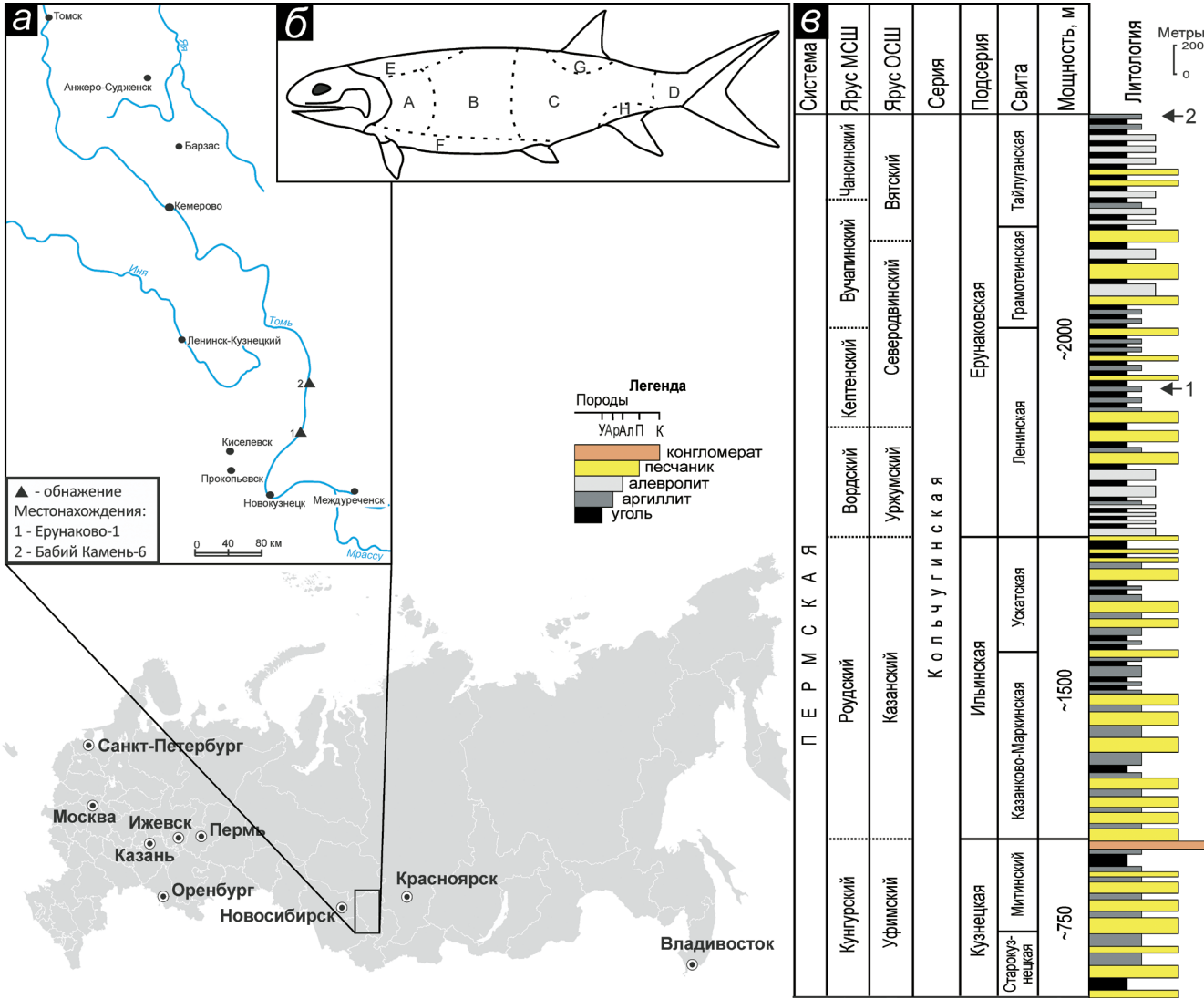


Рис. 1. Географическое и стратиграфическое распространения описываемых рыб: а — карта России с районом исследования; б — зоны топографической изменчивости чешуй; в — сводный разрез кольчугинской серии Кузбасса. Сокращения: МСШ — Международная стратиграфическая шкала; ОСШ — Общая стратиграфическая шкала.

сания видов пригодны только чешуи участков А и В. Несмотря на отсутствие выборки, изученные чешуи отнесены к различным участками чешуйного покрова на основании сравнения с близкими таксонами. Образцы отсняты в кабинете приборной аналитики ПИН РАН на микроскопах TESCAN VEGA-II XMU и TESCAN VEGA-III XMU.

НАДКЛАСС OSTEICHTHYES
КЛАСС ACTINOPTERYGII
ОТРЯД ELONICHTHUIFORMES
FAMILIA INCERTAE SEDIS

Под *Gregarialepis* Bakaev et Sergienko, gen. nov.

Название рода от *gregarius* лат. — простой, обычный, и *λεπίς* (*lepis*) греч. — чешуя.

Типовой вид — *Gregarialepis binaria* sp. nov.

Диагноз. Свободное поле чешуи плоское, языковидные выступы округлые и широкие. Борозды, разделяющие гребни, узкие и короткие, хаотично изгибающиеся.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Из всех пермских лучеперых рыб наибольшее сходство с *Gregarialepis* gen. nov. демонстрирует *Varialepis*, широко распространенный в уржумско-вятских отложениях Европейской России (Миних, Миних, 2009). *Gregarialepis* отличается от всех видов *Varialepis* (сем. *Varialepididae*) значительно более широкими, округлыми языковидными выступами гребней скульптуры свободного поля. Кроме того, разделяющие гребни борозды у *Varialepis* относительно длинные (у чешуи участка В доходят до задней трети свободного поля или далее), и образуют характерный “луковидный рисунок” (термин по: Ørvig, 1978).

Замечания. Сходство *Gregarialepis* и *Varialepis* как в форме чешуи, так и в характере скульптуры свободного поля довольно велико и, возможно, *Gregarialepis* является представителем сем. *Varialepididae*, но для окончательного заключения необходима репрезентативная выборка чешуи.

Gregarialepis binaria Bakaev et Sergienko, sp. nov.

Gregarialepis binaria Sergienko (nom. nud.): Данилов и др., 1978, с. 142.

Название вида *binaria* лат. — двоичная — из-за попарно сливающихся гребней скульптуры у голотипа.

Голотип — ПИН, № 5797/52 [ранее — СНИ-ИГГиМС, обр. 636/78], чешуя участка В, вблизи с участком С; Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, местонахождение Ерунаково-1; верхняя пермь, татарский отдел, северодвинский (?) ярус, кольчугинская серия, ерунаковская подсерия, ленинская свита.

Описание (рис. 2, а, б). Высота чешуи примерно в 1.3 раза меньше длины, антеродорсальный угол оттянут слабо (рис. 2, а, б). Передний и задний края прямые, верхний край вогнутый, нижний край выгнутый. Антеровентральный угол несколько скошен и имеет нижнюю вырезку, но без нижней шпоры; антеродорсальный слабо вытянут вверх, его конец затуплен. Постероventральный угол острый, постеродорсальный — тупой. Сочленовный шип развитый, немного выше антеродорсального угла. Погруженное поле неширокое, менее 1/4 длины чешуи. Передний край свободного поля неровный, окончания языковидных выступов округлые; некоторые несут тонкие и мелкие гребешки второго порядка, но в основном лишены их. Гребни скульптуры плоские, начинаются как от переднего, так и от верхнего края свободного поля. Борозды, разделяющие гребни, узкие и короткие, хаотично изгибающиеся. Остальная часть свободного поля гладкая и несет редкие поры. Задняя часть свободного поля у голотипа осложнена концентрическими складками, являющимися артефактом сохранности. На заднем крае располагается небольшое число (до трех) зубцов (у голотипа обломаны).

Распространение. Кузнецкий басс.; пермская система, татарский отдел, северодвинский (?) ярус, кольчугинская серия, ерунаковская подсерия, ленинская свита.

Материал. Кроме голотипа две чешуи из тайлуганской свиты разреза Бабий Камень-6.

Под *Planalepis* Bakaev et Sergienko, gen. nov.

Название рода от *planus* лат. — плоский, ровный, и *λεπίς* (*lepis*) греч. — чешуя.

Типовой вид — *Planalepis diserta* sp. nov.

Диагноз. Антеродорсальный угол невысокий, сочленовный шип очень мал. Погруженное поле узкое, гребни скульптуры рельефные, выпуклые, округлые в сечении. Борозды, разделяющие гребни, длинные, направлены в основном параллельно нижнему краю чешуи.

Видовой состав. Типовой вид.

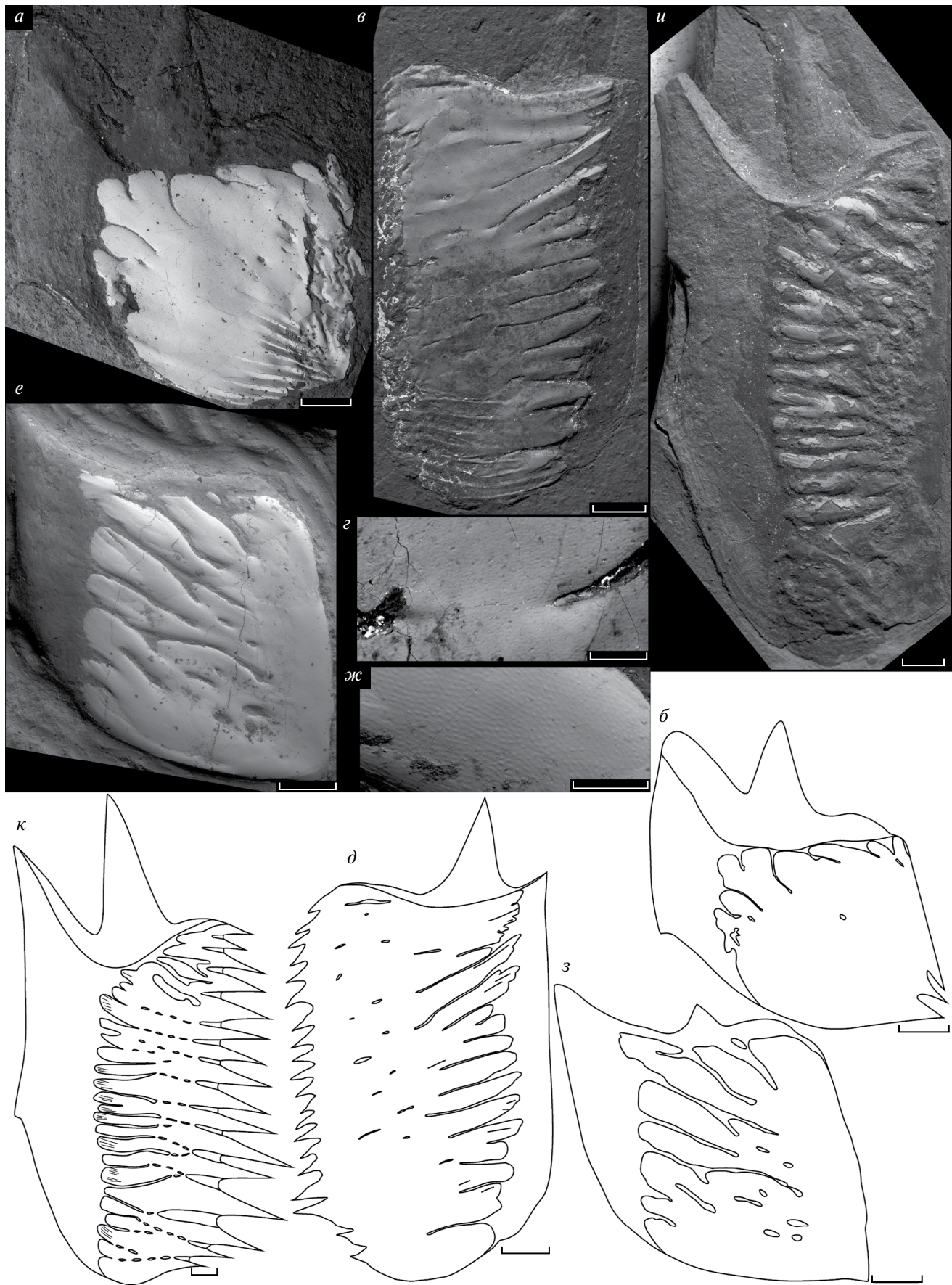


Рис. 2. Чешуи позднепермских лучеперых рыб из ленинской и тайлуганской свит Кузбасса (Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н): *a, б* — *Gregarialepis binaria* Bakaev et Sergienko, sp. nov., чешуя участка В, рядом с участком вблизи с участком С, голотип ПИН, № 5797/52, вид с внешней стороны: *a* — общий вид, *б* — рисунок; местонахождение Ерунаково-1; татарский отдел, северодвинский (?) ярус, кольчугинская серия, ерунаковская подсерия, ленинская свита; *в-д* — cf. *Eugynotoides* sp., чешуя участка А, экз. ПИН, № 5797/53, вид с внешней стороны: *в* — общий вид, *г* — деталь, увеличено, *д* — рисунок; местонахождение Ерунаково-1; татарский отдел, северодвинский (?) ярус, кольчугинская серия, ерунаковская подсерия, ленинская свита; *е-ж* — *Planalepis diserta* Bakaev et Sergienko, sp. nov., чешуя участка В, рядом с участком вблизи с участком С, голотип ПИН, № 5797/49, вид с внешней стороны: *е* — общий вид; *ж* — деталь, увеличено, *з* — рисунок; местонахождение Бабий Камень-6; татарский отдел, вятский ярус, кольчугинская серия, ерунаковская подсерия, тайлуганская свита; *и, к* — *Strelnia* sp., чешуя участка А, экз. ПИН, № 5797/54: *и* — общий вид, *к* — рисунок; местонахождение Ерунаково-1; татарский отдел, северодвинский (?) ярус, кольчугинская серия, ерунаковская подсерия, ленинская свита. Длина масштабной линейки для фиг. *г* и *ж* — 0.1 мм, для остальных — 0.5 мм.

Сравнение. Рельефные гребни скульптуры свободного поля *Planalepis* сходны с гребнями скульптуры чешуй многих *Acrolepididae*. Однако *Planalepis* отличается от всех известных представителей этого семейства невысокими антеродорсальным углом и сочленовным шипом, а также рисунком гребней скульптуры: у *Acrolepididae* они либо направлены диагонально, как у *Acrolepis*, либо образуют характерный “луковидный рисунок”, как у *Acropholis* или *Kazanichthys*.

***Planalepis diserta* Bakaev et Sergienko, sp. nov.**

Planalepis diserta Sergienko (nom. nud.): Данилов и др., 1978, с. 142.

Название вида *diserta* лат. — выразительная, красноречивая — из-за выразительной скульптуры чешуи.

Голотип — ПИН, № 5797/49 [ранее — СНИИГГиМС, обр. 638/8], чешуя участка В, вблизи с участком С; Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, местонахождение Бабий Камень-6 (слой 2); верхняя пермь, татарский отдел, вятский ярус, кольчугинская серия, ерунаковская подсерия, тайлуганская свита.

Описание (рис. 2, *е-з*). Передний и задний края чешуи прямые (рис. 2, *е-з*). Нижний край немного выпуклый, верхний немного вогнутый. Антеродорсальный угол невысокий, с заостренным концом. Антеровентральный угол немного скошен, переход к переднему краю плавный. Постеровентральный угол острый, постеродорсальный — тупой. Сочленовный шип очень мал. Погруженное поле узкое, около 1/5 длины чешуи. Передний край свободного поля прямой, но сильно рассеченный. Языковидные выступы расположены на одной линии, имеют окончания округлой формы. Гребни скульптуры рельефные, выпуклые, округлые в сечении. Борозды, разделяющие гребни, умеренно глубокие и широкие (примерно в три—четыре раза

уже гребней), длинные (доходят до задней трети свободного поля). Они направлены в основном (кроме начинающихся от верхнего края) параллельно нижнему краю. Вдоль края свободного поля иногда образуются отдельные островки ганоина. Задний край не имеет зазубренности. Ультраскульптура свободного поля состоит из микротуберкул (менее 10 мкм в диаметре) (рис. 2, *ж*), в основном округлых, но более вытянутых вдоль края свободного поля.

Материал. Голотип.

Систематическое положение *Heterolepis undata* и *Mitinolepis surickovensis* из ленинской свиты Новокузнецкого р-на Кемеровской обл. пересмотрено.

Чешуя участка В, экз. ПИН, № 5797/53 (рис. 2, *в-д*) (ранее — СНИИГГиМС, обр. 636/122) из местонахождения Ерунаково-1, выделена в качестве голотипа *Heterolepis undata* Sergienko nom. nud., однако доступных признаков недостаточно для выделения самостоятельного рода и вида.

Передний и задний края чешуи прямые. Нижний край выпуклый, верхний вогнутый. Антеродорсальный угол низкий, гораздо ниже сочленовного шипа. Антеровентральный и постеровентральный углы нерезко скошены, переход к переднему и заднему краям плавный. Постеродорсальный угол тупой, несколько приподнят. Сочленовный шип умеренно высокий, расположен ближе к переднему краю чешуи. Погруженное поле очень узкое, занимает менее 1/6 длины чешуи. Передний край свободного поля прямой. Свободное поле слабо скульптурировано. Почти все языковидные выступы расположены на одной линии, имеют окончания заостренной или округлой формы, некоторые несут слабо выраженные гребешки второго порядка. Гребни скульптуры плоские, относительно многочис-

ленные (18) и тонкие. Борозды, разделяющие гребни, прямые и узкие, относительно длинные (доходят до середины свободного поля), направлены почти параллельно друг другу и немного наклонены вниз. Задняя часть свободного поля несет короткие борозды или отдельные поры, “продолжающие” собой борозды переднего края. Задний край поврежден, нес короткие зубцы (несколько сохранилось в верхней части) неравного размера (сerrated). Свободное поле покрыто микротуберкулами (менее 10 мкм в диаметре), в основном продолговатой формы (вытянуты спереди назад) (рис. 2, з).

Описываемый экземпляр морфологически сходен с *Eurynotoides multa* (Sergienko) из казанково-маркинской свиты Кузбасса (Бакаев, 2023), хотя и отличается от него более прямыми, тонкими, параллельными друг другу гребнями скульптуры, а также смещенным к переднему краю сочленовным шипом. Однако чешуя слишком сильно повреждена, поэтому может быть определена только как cf. *Eurynotoides* sp.

Чешуя участка А, экз. ПИН, № 5797/54 (рис. 2, и, к) (ранее – СНИИГГиМС, обр. 636/9) из местонахождения Ерунаково-1, выделена в качестве голотипа *Mitinolepis surickovens* nom. nud., однако доступных признаков недостаточно для выделения самостоятельного рода и вида.

Сочленовный шип высокий, немного наклонен вперед. Передний край немного вогнутый. Антеродорсальный угол сильно вытянут вверх и немного оттянут вперед, превышает сочленовный шип. Антеровентральный угол у чешуи из передней части тела сильно скошен. Постеровентральный угол также срезан под большим углом. Вентральный край чешуи очень выпуклый. Дорсальный край сильно вогнутый. Погруженное поле широкое, составляет немного менее половины длины чешуи. Передний край свободного поля почти прямой. Окончания языковидных выступов округлые или заостренные. Гребни скульптуры относительно тонкие, округло-треугольные в сечении, несут выраженные гребешки второго порядка. Борозды, разделяющие гребни, длинные (доходят как минимум до середины свободного поля), глубокие, несколько уже гребней, вытянуты горизонтально. Задняя часть чешуи повреждена, однако в верхней части чешуи заметно, что задний край нес длинные зубцы.

Описанный образец укладывается в рамки изменчивости видов рода *Strelnia*, описанного из верхнепермских (татарских) отложений

европейской части России (Миних, Миних, 2009; Бакаев, 2022). Рельефность гребней скульптуры и ширина разделяющих их борозд сближают данную форму с позднесеверодвинско-вятским видом *S. certa* Minich, 2009 в большей степени, чем с более ранним видом *S. insolita* (Esin, 1996). Однако сохранность чешуи не позволяет определить ее точнее, чем *Strelnia* sp.

ОБСУЖДЕНИЕ

Присутствие cf. *Eurynotoides* sp. в ихтиокомплексе ленинской свиты может быть свидетельством как преемственности с казанково-маркинским ихтиокомплексом (Бакаев, 2023), так и происходивших в это время миграций рыб между Ангаридой и Еврамерикой. Однако присутствие *Strelnia* sp., очень близкой к *S. certa*, подтверждает наличие миграционных путей между провинциями. Вероятно, данный путь так же, как и раньше (Бакаев, Kogan, 2020; Бакаев, 2023), пролегал через территорию Печорского бассейна. Однако присутствие *Gregarialepis*, не имеющего близкородственных форм среди ихтиокомплексов из перми Восточно-Европейской платформы, свидетельствует о некотором провинциализме фауны. О сохранении провинциализма в конце перми свидетельствует и *Planalepis*, также не имеющий близких родственников в одновозрастных отложениях европейской части России.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-77-10045. Автор выражает признательность А.О. Иванову и В.Н. Глинскому за рецензирование, которое значительно улучшило качество данной работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакаев А.С. К ревизии пермских лучеперых рыб Европейской России. Часть 2 // Палеонтол. журн. 2022. № 6. С. 80–91.
- Бакаев А.С. К ревизии пермских лучеперых рыб из казанково-маркинской свиты Кузбасса // Палеонтол. журн. 2023. № 3. С. 97–104.
- Данилов В.И., Евтушенко В.Е., Меньшикова Л.В. и др. Палеонтологическая характеристика опорного разреза верхнепермских отложений кольчугинской серии Кузнецкого бассейна // Новое в стратиграфии и палеонтологии среднего и верхнего палеозоя Средней Сибири. Новосибирск: СНИИГГиМС, 1978. С. 130–144.
- Есин Д.Н. Чешуйный покров *Amblypterygia costata* (Eichwald) и таксономия палеонисцид по изоли-

рованными чешуям // Палеонтол. журн. 1990. № 2. С. 89–96.

Миних А.В., Миних М.Г. Ихтиофауна перми Европейской России. Саратов: Изд. центр “Наука”, 2009. 244 с.

Сергиенко А.А. Остатки чешуй позднепермских лучеперых рыб в отложениях казанково-маркинской свиты Кузбасса // Материалы по стратиграфии и палеонтологии Сибири. Новосибирск, 1974. С. 63–70 (Тр. СНИГГиМС. Вып. 192).

Яркова Н.М., Шестакова О.Е. Стратиграфия каменноугольно–пермского интервала отложений Кузбасса // Сборник материалов всероссийской научно-технической конференции “Современные проблемы в горном деле и методы моделирования горно-гео-

логических условий при разработке месторождений полезных ископаемых”. Кемерово: Изд-во КузГТУ, 2015. С. 1–5.

Bakaev A., Kogan I. A new species of *Burguklia* (Pisces, Actinopterygii) from the Middle Permian of the Volga Region (European Russia) // *Paläontol. Z.* 2020. V. 94. P. 93–106.

Davydov V.I., Karasev E.V., Nurgalieva N.G. et al. Climate and biotic evolution during the Permian-Triassic transition in the temperate Northern Hemisphere, Kuznetsk Basin, Siberia, Russia // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2021. V. 573. № 1. P. 110432.

Ørvig T. Microstructure and growth of the dermal skeleton in fossil actinopterygian fishes: *Birgeria* and *Scanilepis* // *Zoologica Scripta.* 1978. V. 7. P. 33–56.

Revision of Permian Ray-Finned Fishes from the Leninsk and Tailugan Formations of the Kuznetsk Basin

A. S. Bakaev^{1, 2, 3}

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

²*Kazan Federal University, Kazan, 420008 Russia*

³*Udmurt State University, Izhevsk, 426034 Russia*

Permian ray-finned fishes from freshwater deposits of the Leninsk (Tatarian Series, Severodvinian Stage) and the Tailugan Formations (Tatarian Series, Vyatkian Stage) of Kuznetsk Basin are revised. The taxa considered in the work were not previously formally published and remained *nomina nuda*. Two new genera (*Gregarialepis* and *Planalepis*) and two new species (*G. binaria* and *P. diserta*) are described. Scales of *Heterolepis undata* (reidentified cf. *Eurynotoides* sp.), *Mitinolepis surickovens* (reidentified *Strelnia* sp.), are too poorly preserved, the available features are not sufficient to distinguish new taxa, and they can only be identified to genus-level.

Keywords: Actinopterygii, scales, Permian, Siberia, stratigraphy