

ISSN 0031-031X

Номер 6

Ноябрь - Декабрь 2023



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Номер 6, 2023

Ризолиты и признаки педогенеза в верхней перми Центральной России <i>Е. В. Карасев, А. Г. Сенников, Д. С. Мизинцев</i>	3
О позднепалеозойском подсемействе Neopronoritinae Weyer (Pronoritidae, Ammonoidea) <i>Т. Б. Леонова</i>	15
Новый вид <i>Martinothyris pseudolineatus</i> (Spiriferida) из позднего фамена Северо-Восточного Ирана <i>В. В. Баранов, Ю. Насири, М. Х. М. Гарай, С. Т. Никбахт, М. Хади</i>	27
Новый вид <i>Nucleolites</i> (Echinoidea, Cassiduloida) из нижнего альба Русской плиты <i>Е. А. Калякин, Л. С. Барсуков</i>	33
Первая ископаемая находка ихневмонид подсемейства <i>Roemeniinae</i> (Hymenoptera, Ichneumonidae) с описанием нового рода и вида из балтийского янтаря <i>А. Р. Манукян</i>	40
Новый парейзавр (<i>Parareptilia</i>) из нижневятских отложений верхней перми Оренбургской области <i>Е. И. Бояринова, В. К. Голубев</i>	50
Мелкие утки (Aves: Anatidae) раннего—среднего миоцена Евразии. 3. Ревизия <i>Mionetta natator</i> (Milne-Edwards, 1867) <i>Н. В. Зеленков</i>	62
Находка плейстоценового моржа (<i>Odobenus rosmarus</i> L., 1758) на севере Европейской России (р. Печора) <i>Д. В. Пономарев, Н. В. Крюкова, Л. Н. Андреичева, А. Ю. Пузаченко, Н. Н. Воробьев, Т. И. Марченко-Вагапова, Т. Ван Кольфсхотен, Й. Ван Дер Плихт</i>	76
Новое ископаемое растение из верхнедевонских отложений Северного Тимана (Россия) <i>С. М. Снигиревский, А. П. Любарова</i>	87
Первое свидетельство повреждений микромицетами соплодий мелового рода <i>Friisicarpus</i> N. Maslova et Herman (Platanaceae) <i>Н. П. Маслова, М. В. Теклева, Е. Ю. Благовещенская</i>	97
Результаты морфологических и физико-химических исследований фитолейм древнейших углеобразующих растений <i>О. П. Тельнова, А. В. Гоманьков, Л. С. Кочева, А. П. Карманов</i>	108

Contents

No. 6, 2023

Rhizolites and Signs of Pedogenesis from Upper Permian of Central Russia <i>E. V. Karasev, A. G. Sennikov, D. S. Mizintsev</i>	3
On the Late Paleozoic Subfamily Neopronoritinae Weyer (Pronoritidae, Ammonoidea) <i>T. B. Leonova</i>	15
A New Species <i>Martinothyris pseudolineatus</i> (Spiriferida) from the Late Famennian of Northeastern Iran <i>V. V. Baranov, Y. Nasiri, M. H. M. Gharaie, S. T. Nikbakht, M. Hadi</i>	27
A New Species of (Echinoidea, Cassiduloida) from the Lower Albian of Russian Plate <i>E. A. Kalyakin, L. S. Barsukov</i>	33
The First Fossil Find of Darwin Wasps of the Subfamily Poemeniinae (Hymenoptera, Ichneumonidae) with Description of a New Genus and Species in Baltic Amber <i>A. R. Manukyan</i>	40
A New Pareiasaur (Parareptilia) from the Lower Vyatkian (Upper Permian) of Orenburg Region, Russia <i>E. I. Boyarinova, V. K. Golubev</i>	50
Small Ducks (Aves: Anatidae) from the Early–Middle Miocene of Eurasia. 3. A Revision of <i>Mionetta natator</i> (Milne-Edwards, 1867) <i>N. V. Zelenkov</i>	62
Pleistocene Walrus (<i>Odobenus rosmarus</i> L., 1758) Discovered in the Northern European Russia (Pechora River) <i>D. V. Ponomarev, N. V. Kryukova, L. N. Andreicheva, A. Yu. Puzachenko, N. N. Vorobyev, T. I. Marchenko-Vagapova, T. van Kolfschoten, J. van der Plicht</i>	76
A New Fossil Plant from the Late Devonian Strata of Northern Timan (Russia) <i>S. M. Snigirevsky, A. P. Lyubarova</i>	87
First Evidence of Damage by Micromycetes on Infructescences of Cretaceous Genus <i>Friisicarpus</i> N. Maslova et Herman (Platanaceae) <i>N. P. Maslova, M. V. Tekleva, E. Yu. Blagoveshchenskaya</i>	97
Results of Morphological and Physico-Chemical Investigations of Compressions of the Ancient Coal-Forming Plants <i>O. P. Telnova, A. V. Gomankov, L. S. Kocheva, A. P. Karmanov</i>	108

УДК 56.016.1:551.736.3(470.3)

РИЗОЛИТЫ И ПРИЗНАКИ ПЕДОГЕНЕЗА В ВЕРХНЕЙ ПЕРМИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ

© 2023 г. Е. В. Карасев^{а, б, *}, А. Г. Сенников^{а, **}, Д. С. Мизинцев^{с, ***}

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

^бКазанский федеральный университет, Казань, 420008 Россия

^сПалеонтолог-любитель, Вязники, 601441 Россия

*e-mail: karasev@paleo.ru

**e-mail: sennikov@paleo.ru

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

Поступила в редакцию 28.12.2022 г.

После доработки 06.04.2023 г.

Принята к публикации 06.04.2023 г.

Описаны остатки ризолитов (ископаемых корней) из верхнепермских отложений в окрестностях г. Вязники на востоке Владимирской обл. Ризолиты представлены двумя морфотипами (М1 и М2). Ризолиты М1 вертикально ориентированы и представлены несколькими типами: ризокреции, отпечатки и псевдоморфозы по корням. Исследование поперечных и продольных сколов ожелезненных ризолитов показало, что центральный проводящий пучок (стела) может быть трех типов. На двух ризолитах замечено, что места отхождения боковых корней расположены четырьмя ризостихами, что указывает на тетрархный тип проводящего пучка. Ризолиты М2 представляют собой горизонтальную сеть тонко переплетенных между собой отпечатков корней. Два слоя с инситными ископаемыми корнями без каких-либо следов транспортировки этих корней указывают на то, что толща представляет собой педокомплекс. Описанные в работе находки ризолитов существенно дополняют наши представления о палеообстановках и палеоэкосистеме в поздней перми в центре Русской платформы.

Ключевые слова: ризолиты, ископаемые корневые системы, почвообразование, палеоэкосистемы, вятский ярус, пермская система

DOI: 10.31857/S0031031X23060041, EDN: FWJXT

ВВЕДЕНИЕ

В центральном регионе Европейской России, на востоке Владимирской обл., в Вязниковском и Гороховецком районах распространены пограничные континентальные отложения перми и триаса, содержащие богатую и разнообразную флору и фауну. Особый интерес представляет терминальнопермская вязниковская биота, отражающая предкризисный этап развития и смены континентальных сообществ Восточной Европы на рубеже палеозоя и мезозоя (Сенников, 1995, 2017; Sennikov, 1996; Ивахненко и др., 1997; Afonin, 2005; Naugolnykh, 2005; Наугольных, 2006; Sennikov, Golubev, 2006; Карасев, Красилов, 2007; Аристов, 2008; Сенников, Голубев, 2012, 2017; Owocki et al., 2013; Миних и др., 2014; Lebedev et al., 2015; Bajdek et al., 2016, 2017; Niedźwiedzki et al., 2016; Шишкин и др., 2018; Scholze et al., 2019; Сенников и др., 2020 и др.).

Уже в раннем девоне появляются надежные свидетельства развития корнеобитаемых палеопочв (Kenrick, Strullu-Derrien, 2014). На территории Восточно-Европейской платформы ископаемые корни и палеопочвы описаны из отложений среднего девона и карбона (Алексеева, 2020), семь морфотипов ископаемых корней описаны из пермских отложений Вологодской обл. (Арефьев, Наугольных, 1998).

В связи с этим большой интерес представляет дополнительная информация о вязниковской флоре, в частности, обнаружение здесь ризолитов. Основные задачи данной статьи — описание впервые обнаруженных остатков ископаемых корней из позднепермского местонахождения Балымотиха-3: морфологии, предполагаемой систематической принадлежности, обсуждение возможных условий их произрастания и захоронения, а также других признаков педогенеза.

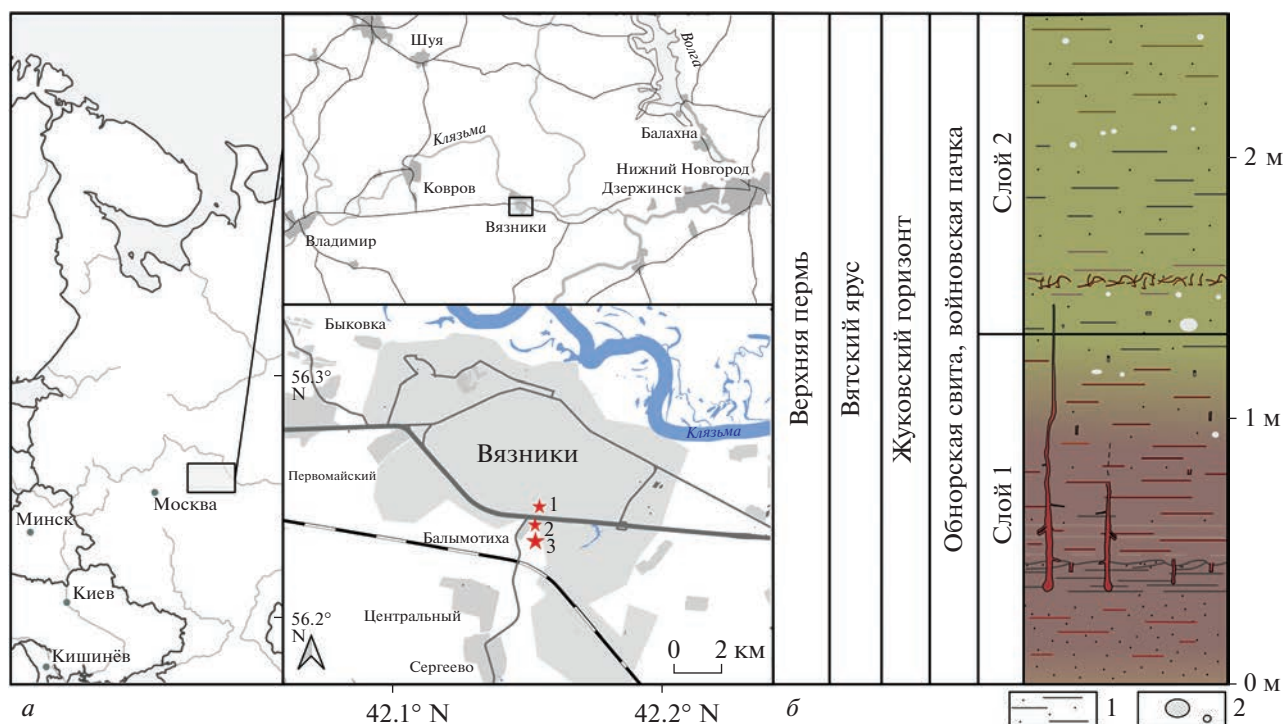


Рис. 1. Схема расположения (а) и стратиграфическая колонка (б) местонахождения Балымотиха-3, Владимирская обл., окрестности г. Вязники; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус, жуковский горизонт. Обозначения: 1 – алевриты; 2 – карбонатные конкреции.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ БАЛЫМОТИХА – ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ И УСЛОВИЯ ОБРАЗОВАНИЯ

Местонахождение Балымотиха (Балымотиха-1 и 2) (Sennikov, Golubev, 2006; Lebedev et al., 2015; Scholze et al., 2019) расположено на южной окраине г. Вязники в глубоком овраге с ручьем, географические координаты: 56.21° с.ш., 42.15° в.д. (рис. 1, а). В этом местонахождении, как и в ряде других местонахождений в Вязниках, обнажаются верхнепермские отложения – войновская и жуковская пачки (жуковский горизонт, верхневятский подъярус, вятский ярус) (Lebedev et al., 2015).

Войновская пачка сформировалась, вероятно, в условиях аллювиально-озерной равнины. В нижней части по оврагу у д. Балымотиха эта пачка представлена старично-озерными отложениями относительно глубокой части застойных водоемов – черными и темно-серыми глинами, обогащенными пиритом, с растительным детритом и редкими остатками конхострак и насекомых плохой сохранности. Выше по разрезу глины становятся темно-серыми и вишнево-серыми, алевритистыми, без конкреций пирита, и содержат остатки разнообразной макрофлоры, конхострак, остракод и рыб, богатую фауну насекомых, а также единичные неопределимые фрагменты костей тетрапод и копролиты. Это отложения более мел-

ководных и благоприятных для жизни частей водоемов. В верхах войновской пачки в обнажениях по оврагу у д. Балымотиха преобладает переслаивание буровато-серых и кирпично-красных алевритов и мелкозернистых буровато-красных полимиктовых песков и песчаников, представляющих собой отложения мелководной, временами осушавшейся части бассейна с более разнообразным гидродинамическим режимом, когда лимнический тип осадконакопления сменялся флювиальным.

В обнажениях по оврагу у д. Балымотиха в войновской пачке не наблюдается прослоев и линз светло-серых, желтовато-серых или оранжевых кварцевых песков, которые в местонахождении Соковка и в других точках на западе Вязников резко переслаиваются с темно-серыми и вишнево-серыми глинами (Newell et al., 2010; Scholze et al., 2019).

Сверху с резким размывом, над неровной эрозионной границей на войновскую пачку налегают красновато-желтые косослоистые полимиктовые пески жуковской пачки, представляющие собой русловые отложения мощного интенсивного потока большой реки. В этой косослоистой толще наблюдаются тонкие горизонтальные прослои красных глин и линзовидные косослоистые прослои конгломератов с галькой и гравием красных глин. В жуковской песчаной пачке в овраге у

д. Балымотиха в прослоях конгломератов были найдены лишь единичные фрагментарные остатки рыб, в т.ч. *Mutovinia stella* (определение А.С. Бакаева).

Примерно в 150 м выше по оврагу от основного обнажения местонахождения Балымотиха-2 в русле и правом борту ручья обнажаются глины и алевриты, переслаивающиеся с мелкозернистыми песчаниками. Это обнажение (Балымотиха-3) обнаружил в 2004 г. А.Г. Сенников и собрал первые образцы вертикально расположенных ризолитов. В последующие годы выходы коренных пород в данном месте не наблюдались, т.к. были перекрыты наносами ручья. В 2020 г. Д.С. Мизинцев вновь обнаружил остатки корней и собрал большую их коллекцию. Он выложил фотографии найденных образцов в разделе “Находки” на форуме сайта ПИН РАН, на что обратила внимание Е.А. Сенникова и связала Д.С. Мизинцева со специалистами. Затем полевые исследования местонахождения Балымотиха-3 со сборами ризолитов проводились Е.В. Карасевым, А.Г. Сенниковым и Д.С. Мизинцевым в 2020–2022 гг. Это один из ярких примеров плодотворного взаимодействия и сотрудничества любителей и ученых-палеонтологов, когда новая ценная информация и новые уникальные палеонтологические образцы сохраняются и становятся достоянием науки. Собранный коллекция ризолитов хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) под № 5563.

В местонахождении Балымотиха-3 обнажается верхняя часть войновской пачки, которую несколькими метрами выше по противоположному, левому борту оврага перекрывают базальные конгломераты и косослоистые пески жуковской пачки, плохо здесь обнаженные. Ниже приводится описание разреза снизу вверх (рис. 1, б):

Слой 1. Горизонтальное переслаивание серовато-красновато-буроватых плотных алевритов, мелкозернистых алевритистых песчаников и алевритистых глин с многочисленными тонкими красными прослоями. Окраска таких тонких прослоев или поверхностей более мощных слоев может быть от кирпично-красной до интенсивно-вишнево-красной. Такая же интенсивно-красная окраска и корки наблюдаются по трещинам, что в результате создает впечатление значительной краснотности слоя. На нескольких уровнях имеются прослои с редкими карбонатными (мергелистыми) белыми или светло-серыми стяжениями небольших размеров — до 2–3 см в диаметре. Стяжения начинают встречаться приблизительно выше метра от подошвы слоя. На уровне примерно 50 см выше подошвы на поверхностях напластования наблюдаются знаки ряби, которые прослеживаются на значительное расстояние. В целом они субпараллельно расположенные, немного

изогнутые, их гребни низкие, широкие, в сечении асимметричные, направление — примерно 150° (рис. 2, а). В данном слое имеются многочисленные вертикально расположенные ризолиты, отнесенные нами к морфотипу 1 (М1) — в основном их средние части и нижние окончания, интенсивной красно-вишневой, местами темной фиолетово-вишневой окраски и представляющие собой, как правило, ризокреции. Диаметр ризолитов составляет от 3 до 50 мм, обычно увеличивается сверху вниз. Их нижние окончания, как правило, резко утолщены (до 50 мм) и все достигают одного и того же уровня — примерно 35–40 см выше подошвы слоя. На один квадратный метр приходится около 100 ризолитов (рис. 2, б). Переход к слою 2 постепенный. Видимая мощность — 1.3 м.

Слой 2. Буровато-серые горизонтально-слоистые плотные алевриты с прослоями алевритистых глин. По трещинам и по поверхности прослоев — ржавая и ржаво-буря окраска. На нескольких уровнях имеются прослои с карбонатными (мергелистыми), белыми или светло-серыми крупными стяжениями диаметром 3–7 см (рис. 3, а); диаметр отдельных стяжений достигает 20 см. В данном слое вертикально расположенные ризолиты морфотипа М1 встречаются реже, только их верхние части, как правило, заполненные материалом, сходным с их вмещающим, — зеленовато-или желтовато-серым рыхлым алевритом, т.е. характер их сохранности (или тип формирующегося ризолита) изменяется. Таким образом, ризолиты М1 секут множество прослоев в пределах одного слоя, а самые длинные продолжают из слоя 2 почти до низа слоя 1. Немного выше основания слоя обнаружен горизонт мощностью около 5 см с тонкими переплетенными между собой отпечатками корней, отнесенными нами к морфотипу 2 (М2) (рис. 3, б–в). Общая видимая мощность слоя — 1.2 м.

Слой 2 перекрывается с размывом четвертичным овражным аллювием.

По генезису отложения слоя 1 местонахождения Балымотиха-3, вероятно, являются прибрежно-отмельными, образовавшимися в относительно стабильных условиях ритмического осадконакопления в обширном водном бассейне. Знаки ряби (рис. 3, г), обнаруженные в слое 1, говорят о периодах осадконакопления в субаквальных условиях, когда в бассейн в основном приносился осадочный материал при спокойном, вероятно, плоскостном течении воды.

Наличие ризолитов (ископаемых корней) является первостепенным и часто единственным критерием для обнаружения палеопочв (Алексеева, 2020). Поэтому для слоя 1 с ризолитами морфотипа М1 можно предположить существование эпизодов кратковременного осушения с формированием палеопочв.

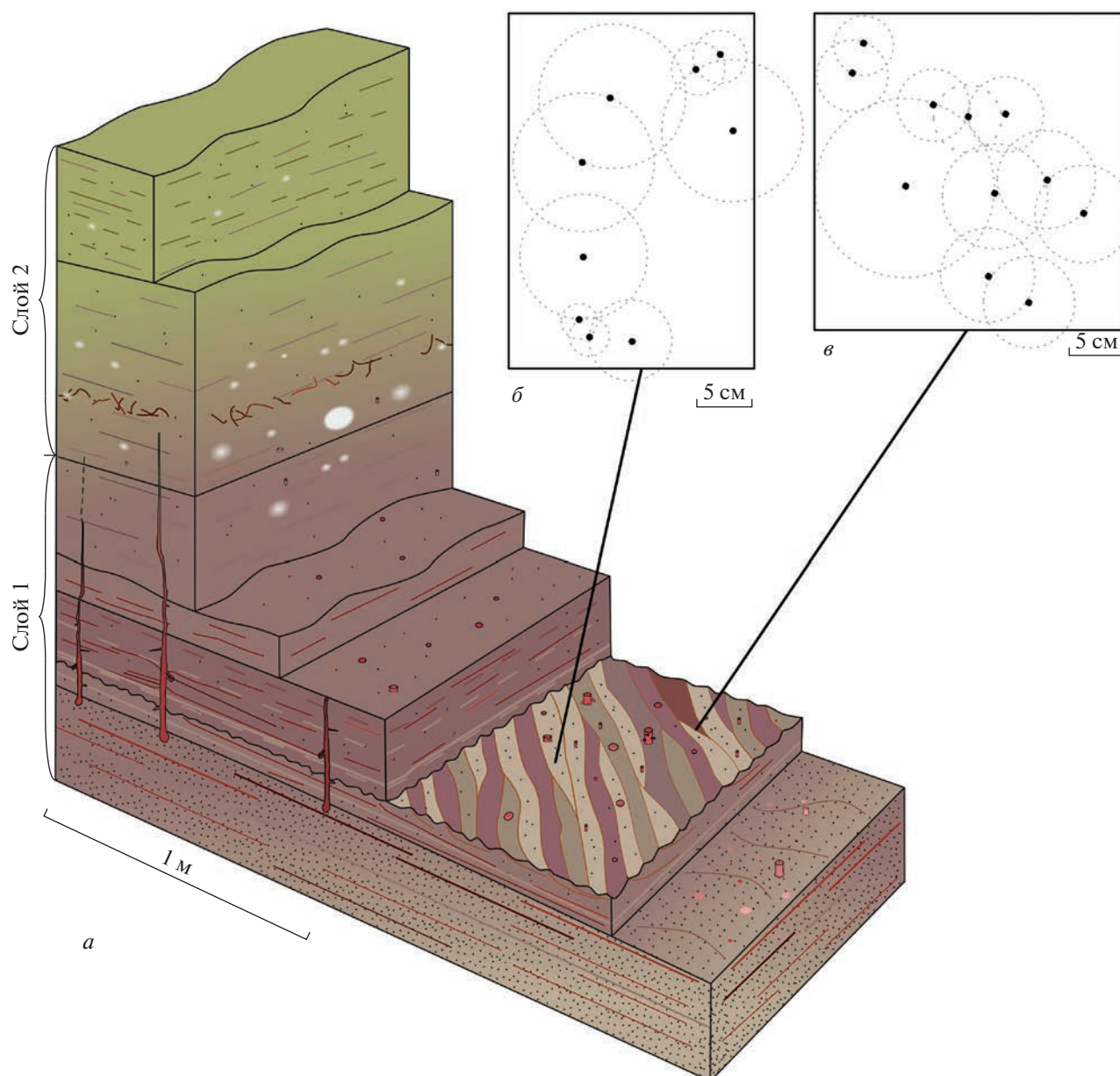


Рис. 2. Блок-диаграмма местонахождения Балымотиха-3 и положение находок ризолитов М1 в обнажении (а); расстояние между отдельными ризолитами на двух образцах (б, в).

Во время образования слоя 2 периоды осушения и формирования палеопочв в субаэральных условиях, вероятно, стали более длительными, поэтому можно говорить уже о пойменных условиях формирования слоя 2, о чем свидетельствуют обнаруженные здесь ризолиты двух морфотипов (М1 и М2), особенно ризолиты М2, образующие единый горизонтальный прослой.

Однако следов существенного изменения условий осадконакопления и длительного осушения, например, трещин усыхания, ни в слое 1, ни в слое 2 не наблюдается, что может говорить об относительно влажных условиях именно для дан-

ного прибрежного участка аллювиально-озерной равнины в конце перми, в то время как климат этого времени в целом на территории Московской синеклизы был скорее сезонным (Арефьев, Наугольных, 1998; Сенников и др., 2003 и др.).

УСЛОВИЯ ЗАХОРОНЕНИЯ КОРНЕЙ И ТИПЫ РИЗОЛИТОВ

Обнаруженные в слое 1 вертикально расположенные ризолиты морфотипа М1 являются инситными. Отсутствие вертикальных стволов деревьев в прижизненном положении, вероятно, говорит об

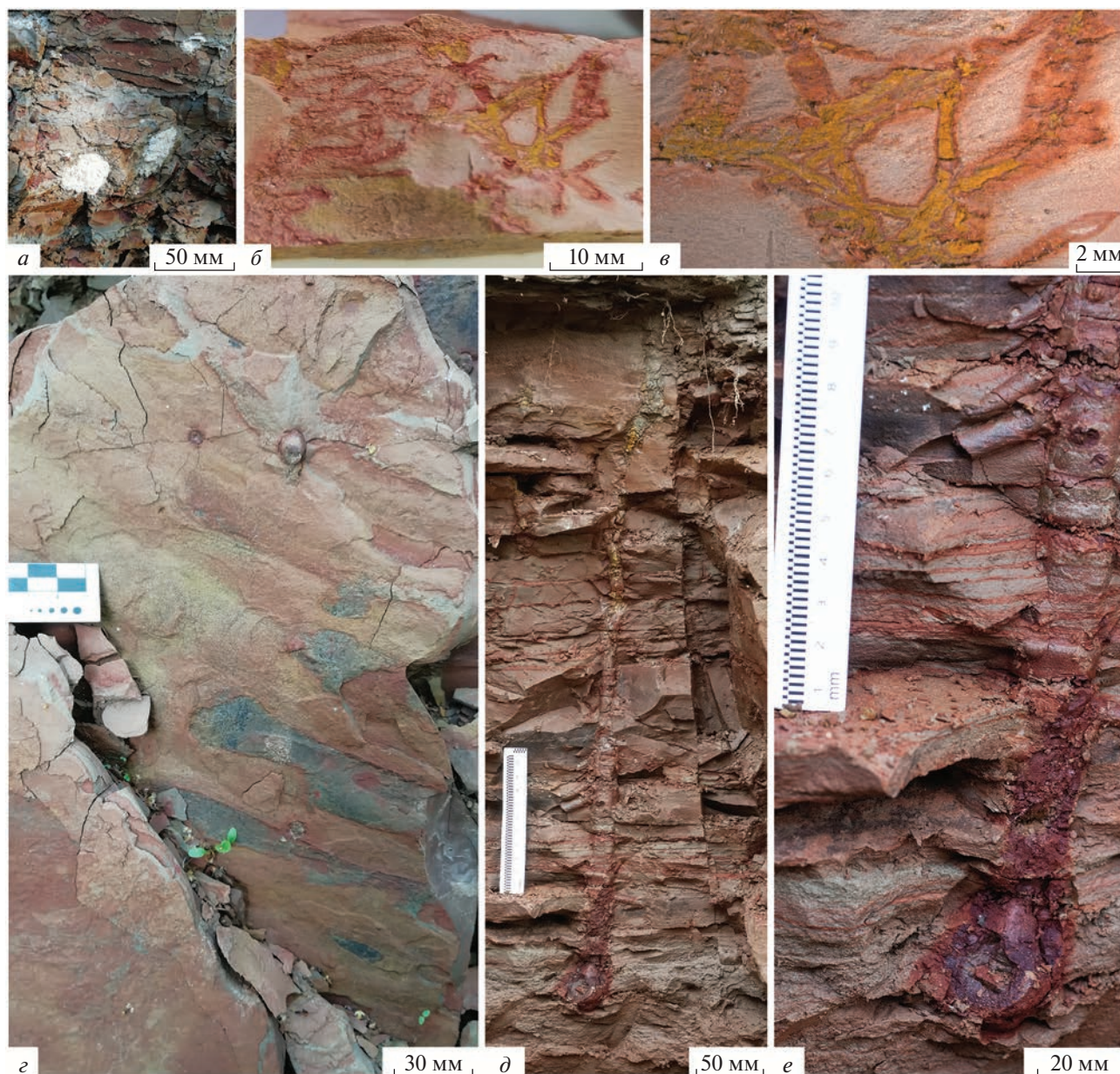


Рис. 3. Карбонатные (мергелистые), внутри белые стяжения (а). Образец из горизонта в слое 2 с тонкими переплетенными между собой ризолитами М2, экз. ПИН, № 5847/44 (б), сеть корней крупнее (в). Знаки ряби и ризолиты М1 в слое 1 (г). Общий вид на ризолит М1 хорошо развитого корня в обнажении, экз. ПИН, № 5847/49 (д), часть, соответствующая верхушке корня (е).

относительно медленном осадконакоплении, когда осадок не успевал погребать растущие растения. Стволы же упавших растений либо разлагались, либо уносились с места произрастания при усилении течения, приноса воды и осадка.

Находки остатков корневых систем, часто в вертикальном положении и без каких-либо следов транспортировки, указывают на то, что мы имеем дело с процессами почвообразования (рис. 2, а). Подобные пермские палеопочвы с остатками корней и карбонатными нодулями из-

вестны из верхней части группы Бофорт бассейна Кару в Южном полушарии (Smith et al., 1993).

Корневой горизонт в основании слоя 2 с беспорядочно ветвящимися ризолитами морфотипа М2 принадлежит самостоятельной маломощной палеопочве.

Современными аналогами обнаруженных нами палеопочв слоя 1 могут быть слабо развитая аллювиальная (пойменная) почва или почва вокруг старичных озер. Аллювиальные почвы образуются в поймах и дельтах рек в условиях регулярного за-

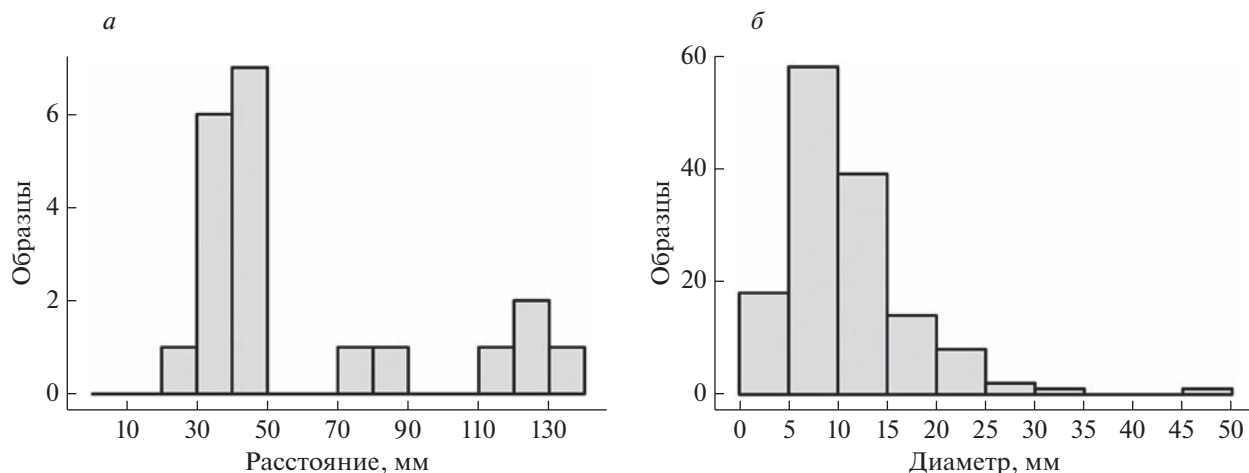


Рис. 4. Гистограммы расстояния между отдельными ризолитами М1 (а) и диаметра ризолитов М1 (б).

топления паводковыми водами. Формирование таких почв (так называемых синлитогенных почв) происходит одновременно с осадконакоплением. Почвы этого типа характеризуются мало-мощным гумусовым горизонтом и выраженным слоистым строением (Егоров и др., 1977; Добровольский, 2011).

Типы ризолитов. Используя классификацию К. Клаппы (Клаппа, 1980), ризолиты морфотипов М1 и М2 представлены следующими типами: ризокреции (конкреции, образованные вокруг корня), псевдоморфозы, замещающие корневые ткани, и отпечатки поверхности корней. В некоторых случаях ризолиты представляют собой комбинацию этих трех способов сохранности. Все ризолиты обогащены железом по сравнению с вмещающей их породой.

Большая часть ризолитов М1 в слое 1 отнесены к ризокрециям (или ризоконкрециям). Ризокреции, или трубки (чехлы) вокруг корней, по-видимому, образовывались при жизни растений. В подтверждение этого предположения можно выдвинуть следующие аргументы. Во-первых, чрезвычайно похожие ризокреции образуются вокруг корней современных растений в течение их жизни (Росликова, 1996; Голубцов и др. 2019). Во-вторых, в Балымотихе-3 в слое 1 на разных корнях одинакового размера ризокреции могут быть или развиты в разной степени, или не развиты вовсе. Последнее естественнее было бы объяснить кратковременной локальной разницей в условиях произрастания конкретного растения, в особенностях состава и характера циркуляции грунтовых вод. Если бы ризокреции образовались в ходе диагенеза, то за многие миллионы лет условия в данном слое были бы усредненными и способствовали бы образованию сходных конкреций на

всех одинаковых корнях, как сходных центрах осаждения минеральных солей.

Ризокреции вытянутой цилиндрической или неправильной формы (табл. I, фиг. 1; см. вклейку). Отличительной особенностью ризокреции является несовпадающая с естественными очертаниями корня форма и заметная горизонтальная слоистость, повторяющая вмещающий осадок (табл. I, фиг. 1–8). Размеры ризокреций в поперечном сечении варьируют от одного до пяти см. Наиболее крупные ризолиты этого типа обнаружены в апикальной части хорошо развитых корней.

Второй тип сохранности ризолитов морфотипа М1 – псевдоморфозы по корням. Они представляют собой частично минерализованные корневые трубки правильной цилиндрической формы с характерной продольной штриховкой на поверхности (рис. 5, а–в), где, в большинстве случаев, ткани корней полностью утрачены. Однако на поперечном сколе можно различить анатомо-топографические зоны, такие как зона первичной коры (кортекса) и пустоты, соответствующие элементам центрального осевого цилиндра (рис. 5, г–е). Кроме этого, обнаружены образцы ожелезненных тканей корней, которые сохранили некоторые детали анатомического строения (рис. 5, е; табл. II, фиг. 1–6; см. вклейку). Иногда верхние части ризолитов М1 представляют собой полые трубки, заполненные зеленовато- или желтовато-серым рыхлым алевритом, слабо отличающимся от вмещающей породы.

Наиболее длинные ризолиты морфотипа М1, переходящие из слоя 1 в слой 2, как правило, сменяют тип сохранности снизу вверх – в своей нижней части, в слое 1 они представляют собой ризокреции, а в верхней, в слое 2 – псевдоморфозы.

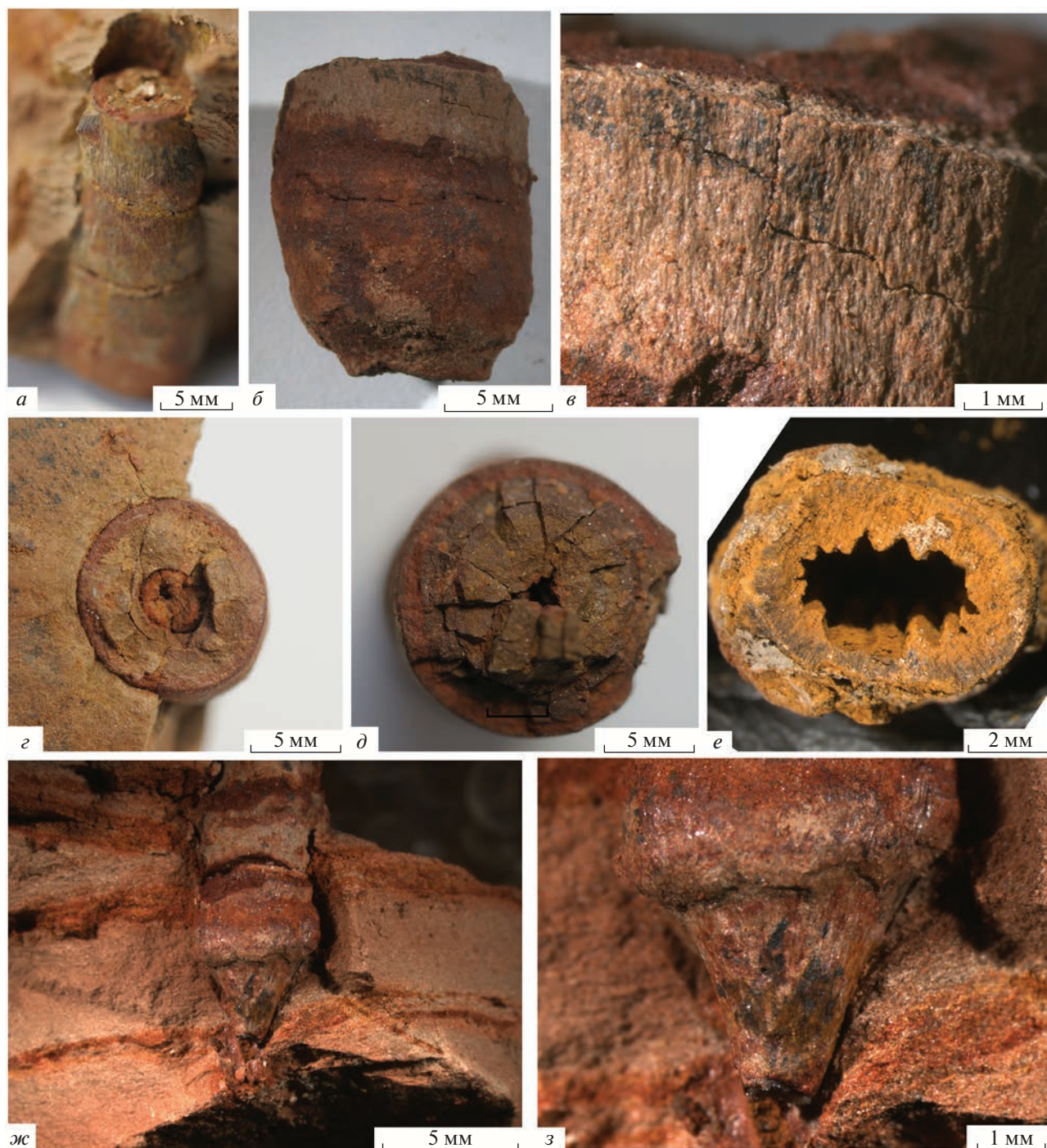


Рис. 5. Ризолиты M1 с сохранившейся характерной продольной штриховкой на поверхности: *а* – экз. ПИН, № 5847/2, *б* – экз. ПИН, № 5847/26, *в* – то же, детальный вид на продольную штриховку; *г–е* – три типа центрального цилиндра на поперечных сколах ризолитов: *г* – экз. ПИН, № 5847/2, *д* – экз. ПИН, № 5847/8, *е* – экз. ПИН, № 5847/31; *ж, з* – ризолит апикальной части корня, видна зона корневого чехлика и отчетливое утолщение, соответствующее зоне всасывания, экз. ПИН, № 5847/37: *ж* – общий вид, *з* – детальный вид на зону корневого чехлика.

Ризолиты морфотипа M1 по простиранию встречаются беспорядочно и расположены на расстоянии в среднем 60 мм друг от друга (от 25 до 130 мм и более) (рис. 2; 3, *д, е*). Их размеры, главным образом, зависят от того, насколько развиты

корни, и от мощности минеральных чехлов вокруг них. Длина сохранившихся фрагментов значительно варьирует от нескольких миллиметров до почти полутора метров, а диаметр – от нескольких мм до пяти см (рис. 4, *а, б*).

Третий тип сохранности — ожелезненные отпечатки — наблюдается только у ризолитов морфотипа М2 в слое 2.

ОПИСАНИЕ И СРАВНЕНИЕ РИЗОЛИТОВ

Реконструкция морфологии и некоторых деталей анатомии корней. Остатки крупных, хорошо развитых корней (ризолиты М1) прямые или слабоизвилистые, в средней и верхней части видны боковые корни, отходящие под углом 80° – 90° , в редких случаях около 45° (рис. 4, б). Оси второго порядка также прямые или слабоизвилистые, длиной более 30 мм. Менее развитые корни могли быть представлены как вертикально ориентированными ответвлениями боковых корней, так и самостоятельными корнями небольших растений. Некоторые ризолиты М1 апикальных частей корня имеют конусовидное сужение, которое, возможно, соответствует зоне корневого чехлика, а отчетливое утолщение выше — зоне всасывания (рис. 5, ж, з).

В тех случаях, когда сохранность ризолитов позволяет установить расположение боковых корней или получить данные о типе проводящей системы, ризолиты М1 можно разделить на три группы.

Первая, самая распространенная, группа ризолитов М1 — с отчетливо видной на поперечном сечении границей между паренхимой и олигоархным центральным проводящим пучком (рис. 5, г). Вторая группа ризолитов М1 включает в себя петрификации средних и мелких корней с центральной полостью треугольных или овальных очертаний с зубчатыми краями (рис. 5, д, е). Корни этих растений имели, скорее всего, полиархный тип ксилемы. Третья группа ризолитов — ризокреции небольших фрагментов корней, диаметром около 10 мм, с боковыми корнями, расположенными четырьмя отчетливыми ризостихами (табл. I, фиг. 4). К этой группе также относится ризолит, боковые корни которого отходят крестообразно в четыре стороны (табл. I, фиг. 5). Ныне живущие растения, как правило, образуют боковые корни напротив лучей первичной ксилемы (Эзау, 1980). Таким образом, группа в четыре ризостиха на обнаруженных образцах указывает на тетрархный тип центрального проводящего луча корней этих растений.

Исследование сохранившихся минерализованных тканей с помощью сканирующего микроскопа (СЭМ) показало, что имеются остатки клеток нескольких типов. На поперечном сколе обр. ПИН, № 5847/31 (табл. II, фиг. 1) видны расходящиеся веерообразные ряды паренхимных клеток, с размером в поперечном сечении около 50×50 мкм (табл. II, фиг. 2, 3). На продольном сколе обр. ПИН, № 5847/28 (табл. II, фиг. 4) видны изомет-

ричные клетки паренхимы с размерами в продольном сечении 50×86 мкм (табл. II, фиг. 5) и длинные вытянутые клетки шириной 40–50 мкм и длиной от 480 мкм, похожие на трахеиды первичной ксилемы (табл. II, фиг. 6).

Ризолиты морфотипа М2 представлены ожелезненными отпечатками, формирующими, как сказано выше, корневой горизонт верхней палеопочвы (по типу мата). Ризолиты формируют систему обильно ветвящихся, сильно переплетенных между собой отпечатков. Ширина осей первого порядка составляет 1–1.5 мм, длина — не менее чем 30 мм. Иногда корни ветвятся вильчато, оси второго порядка слабоизогнутые, шириной около 0.5 мм, длиной 10–15 мм.

Сравнение с уже описанными морфотипами ризолитов из близковозрастных отложений. Мы намеренно воздерживаемся от использования бинарной номенклатуры при описании ризолитов, т.к. изучение деталей анатомии показало, что, несмотря на идентичную морфологию, ризолиты могут принадлежать различным группам растений. Тем не менее, ниже приведено сравнение ризолитов из Балымотихи-3 с морфотипами изолированных корней из пермских отложений Вологодской, Архангельской областей и Татарии. В работе М.П. Арефьева и С.В. Наугольных (1998) из верхнепермских отложений бассейна рек Сухона и Малая Северная Двина описано два морфотипа, отнесенных к формальным видам рода *Radicites* Potonie, 1893, пять форм описано в открытой номенклатуре. Морфотипы *Radicites* sp. 1, R. sp. 3 и R. sp. 4 отличаются от ризолитов из Балымотихи-3 тем, что они ориентированы в слое горизонтально, а не вертикально и имеют максимальную длину не более 15 см. Остатки корней *Radicites* sp. 2 отличаются тем, что собраны в единый агрегат с радиально расходящимися осями первого порядка. Вертикально ориентированные *Radicites* sp. 5 отличаются сложным неправильным характером ветвления и очень сильно меняющимся размером осей, а также крючкообразно изгибающимися аппендиксами. Судя по опубликованным изображениям и описанию, вид *Radicites sukhonensis* Arefiev et Naugolnykh, 1998 представляет собой крупные, вертикальные, неветвящиеся корни с многочисленными мелкими аппендиксами, и очень близок к наиболее развитым из описываемых нами ризолитов морфотипа М1. Однако, в описании *R. sukhonensis* указано, что очень редко оси первого порядка могут дихотомически ветвиться, чего никогда не наблюдалось у описываемых нами корней с моноподиальным ветвлением. Кроме того, *R. sukhonensis* могут быть не вертикальными, их диаметр не изменяется по высоте, к основным корням прикрепляются овальные тела, основные и боковые корни тоньше и короче. Наконец, корни *Radicites erraticus* Arefiev et Naugolnykh, 1998 характеризу-

ются обильным беспорядочным сетчатым ветвлением и очень тонкими осями. Мелкие, обильно ветвящиеся ризолиты М2 могли бы быть формально отнесены к этому морфотипу. Различие изученных в данной работе ризолитов морфотипа М2 заключается в том, что, в отличие от *R. erraticus*, они образуют равномерную сеть из корней, а не преимущественно вертикально ориентированные корни.

Достаточно крупные корни *R. trimorphus* Naugolnykh, 2015 и *R. sentjakensis* Esaulova, 1986, описанные из средней перми Архангельской обл. и Татарии, отличаются от описанных нами корней морфотипа М1 грубой продольной ребристостью и наличием боковых ответвлений третьего и более порядков (Есаулова, 1986; Naugolnykh, 2015).

Остатки ископаемых корней в отложениях перми северной части Московской синеклизы встречаются достаточно часто, однако в южной ее части (в низовьях Оки и Клязьмы, в Верхнем Поволжье и на Ветлуге) их находки весьма редки. В районе Вязников и Гороховца только в позднепермском местонахождении Гороховец обнаружен карбонатный палеопочвенный горизонт с корнями, напоминающими *Radicites sukhonensis* (Сенников и др., 2003). Палеопочвы и ископаемые корни не характерны для верхнепермских отложений данного региона, но выше границы перми и триаса, в вохминской свите они появляются повсеместно и в большом количестве, так что служат одним из признаков отложений низов триаса (Голубев и др., 2012). Корни из вохминской свиты низовьев Клязьмы (местонахождения Арефино, Слукино, Старое Слукино и многие другие) более всего похожи на *R. erraticus* из разновозрастных отложений по р. Ветлуга, в т.ч. на описанных Арефьевым и Наугольными (1998). Эти раннетриасовые корни явно отличаются от описанных нами ризолитов морфотипа 2 из Балымотихи-3 по своей морфологии, меньшей ожелезненности и, как правило, наличию вокруг них зоны оглеения. Появление ризолитов иной морфологии и массовое распространение хорошо сформированных палеопочв свидетельствует о существенной смене абиотических условий, характера и состава растительного покрова и в целом палеоэкосистемы в данном регионе на рубеже перми и триаса. Это может быть связано с резким обеднением состава растительности, вымиранием или значительным сокращением числа крупных, прежде всего, древесных форм (голосеменных), и преобладанием мелких травянистых споровых, образующих сплошные заросли на низменностях. Смена растительности, очевидно, привела к изменению характера зарегулированности речного стока и в целом ландшафтов аллювиально-озерных равнин в начале триаса.

Таким образом, можно заключить, что изученные в настоящей работе ризолиты из местонахождения Балымотиха-3 относятся к двум новым для пермских и триасовых отложений Европейской России морфотипам корней.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В настоящее время систематика ископаемых корней из палеозойских и мезозойских отложений разработана довольно слабо и требует ревизии. Поэтому судить о систематической принадлежности корней из местонахождения Балымотиха-3 к какой-либо крупной таксономической группе растений очень сложно. С большей уверенностью можно отвергнуть гипотезу принадлежности корней морфотипа М1 с боковым типом ветвления к плауновидным. Как современные, так и примитивные ископаемые плауновидные имеют апицигенные (нарастающие из апикальной меристемы) корни и гоморизную корневую систему с дихотомически ветвящимися корнями (Hetherington, Dolan, 2017; Hetherington et al., 2019). Напротив, наблюдаемое в некоторых случаях дихотомическое ветвление конечных осей у корней морфотипа М2 скорее может указывать на их принадлежность к плауновидным.

Папоротниковидные растения (хвощовые и папоротники) имеют хорошо развитые корневища, от которых отходят относительно короткие и тонкие придаточные корни с олигоархным типом центрального цилиндра (Тимонин, Филин, 2009; Taylor et al., 2009). Подобных хорошо развитых корневищ среди образцов из Балымотихи-3 обнаружено не было, поэтому принадлежность корней к папоротниковидным также маловероятна. Из пермских отложений Саксонии (Rössler et al., 2014) описаны корневые системы с мощным, но относительно коротким основным корнем без горизонтального корневища, от которого радиально отходят толстые боковые корни. Однако ризолиты М1 (их наиболее крупные экземпляры) достаточно длинные, с тонкими боковыми корнями, поэтому сложно представить, что они могли принадлежать подобным древовидным растениям с хорошо развитым стволем со вторичным ростом.

Таким образом, образцы корней морфотипа М1 как с олигоархным, так и с полиархными (с более чем пятью ксилемными тяжами) типами проводящего пучка, скорее всего, были образованы корнями различных голосеменных растений. Это могли быть пельтаспермовые птеридоспермы или вольциевые хвойные, остатки которых регулярно встречаются в отложениях этого возраста (Naugolnykh, 2005; Карасев, Красилов, 2007; Krassilov, Karasev, 2009).

Следуя разделению растений по типу экологической стратегии на фреатофиты и эфемероиды (Арефьев, Наугольных, 1998), ризолиты морфотипа М1 ближе к фреатофитам, а ризолиты морфотипа М2 — к группе эфемероидов, для которых характерна развитая густая приповерхностная система корней.

Относительно большая длина корней морфотипа М1 может говорить о приспособлении этих растений к низкому уровню грунтовых вод. Ветвящиеся корни М2, скорее всего, подобно *Radici-ites egraticus*, распространились в приповерхностном слое грунта. Формирование карбонатных стяжений в профиле палеопочвы 2 соответствует предположению о сезонном характере климата в конце перми в данном регионе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Новые находки растительных остатков, сохраненных в прижизненном положении, существенно дополняют наши представления о палеообстановке и палеоэкосистемах в поздней перми в центре Русской платформы. Их характеризуют богатые и разнообразные флора и фауна, распространение обширных водоемов с достаточно стабильными обстановками. Характер отложений указывает на относительно спокойные условия ритмического осадконакопления в мелководной прибрежно-отмельной, временами осушавшейся части водного бассейна и на пойме. Осушение сопровождалось почвообразованием, о чем свидетельствуют находки инситных ризолитов.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ № 22-77-10045. Авторы выражают благодарность Е.А. Сенниковой, благодаря работе которой по координации контактов любителей и специалистов на форуме сайта ПИН РАН данное открытие стало достоянием науки, а также глубокую признательность Т.В. Алексеевой и С.В. Наугольных за ценные и конструктивные замечания при подготовке этой статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Т.В. Ризолиты в палеопочвах девона и раннего карбона и их палеоэкологическая значимость // Почвоведение. 2020. № 4. С. 398–413.
- Арефьев М.П., Наугольных С.В. Изолированные корни из татарского яруса бассейна рек Сухоны и Малой Северной Двины // Палеонтол. журн. 1998. № 1. С. 86–99.
- Аристов Д.С. Новые татарские представители подсемейства Chaulioditinae (Insecta: Grylloblattida: Chaulioditidae) из европейской части России // Палеонтол. журн. 2008. № 1. С. 33–36.
- Добровольский Г.В. Аллювиальные и маршевые почвы // Национальный атлас почв Российской Федерации. М.: Астрель, 2011. С. 126–127.
- Голубев В.К., Миних А.В., Балабанов Ю.П. и др. Опорный разрез перми и триаса в Жуковом овраге у г. Гороховец, Владимирская область // Бюлл. региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской платформы. Вып. 5 / Ред. Алексеев А.С. М.: РАЕН, 2012. С. 49–82.
- Голубцов В.А., Хохлова О.С., Черкашина А.А. Карбонатные ризолиты в дюнных песках долины реки Белой (Верхнее Приангарье) // Почвоведение. 2019. № 1. С. 97–108.
- Егоров В.В., Иванова Е.Н., Фридланд В.М. Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 221 с.
- Есаулова Н.К. Флора казанского яруса Прикамья. Казань: Изд-во КГУ, 1986. 176 с.
- Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: ГЕОС, 1997. 216 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268).
- Карасев Е.В., Красилов В.А. Позднепермские филлокладии нового рода *Permophyllocladus* и проблемы эволюционной морфологии пельтаспермов // Палеонтол. журн. 2007. № 2. С. 80–86.
- Красилов В.А. Палеоэкология наземных растений (Основные принципы и методы). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. 212 с.
- Миних А.В., Миних М.Г., Андрушкевич С.Г. Ихтиофауна терминальной перми в окрестностях г. Вязники Владимирской области // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Науки о Земле. 2014. Т. 14. № 2. С. 91–96.
- Наугольных С.В. Вязниковская флора и природа пермо-триасового вымирания // Причинно-следственные связи и факторы глобальных биосферных перестроек в фанерозое. М.: ГЕОС, 2006. С. 83–89 (Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 580).
- Росликова В.И. Марганцево-железистые новообразования в почвах равнинных ландшафтов гумидной зоны. Владивосток: Дальнаука, 1996. 272 с.
- Сенников А.Г. Ранние текодонты Восточной Европы. М.: Наука, 1995. 142 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 263).
- Сенников А.Г. Новые данные по синэкологии вязниковского наземного сообщества (терминальная пермь, Центральная Россия) // Палеонтол. журн. 2017. № 4. С. 65–77.
- Сенников А.Г., Буланов В.В., Шольце Ф. Копролит с конхостраками из терминальной перми Центральной России — палеобиологическое и стратиграфическое значение // Палеонтол. журн. 2020. № 1. С. 6–13.
- Сенников А.Г., Голубев В.К. К фаунистическому обоснованию границы перми и триаса в континентальных отложениях Восточной Европы. 1. Гороховец-Жуков овраг // Палеонтол. журн. 2012. № 3. С. 88–98.
- Сенников А.Г., Голубев В.К. Последовательность пермских фаун тетрапод Восточной Европы и пермо-триасовый экологический кризис // Палеонтол. журн. 2017. № 6. С. 30–41.
- Сенников А.Г., Губин Ю.М., Голубев В.К. и др. Новый ориктоценоз водного сообщества позднепермских позвоночных Центральной России // Палеонтол. журн. 2003. № 4. С. 80–88.
- Тимонин А.К., Филин В.Р. Ботаника. Т. 4. Систематика высших растений. М.: Академия, 2009. 320 с.

- Шишкин М.А., Сенников А.Г., Голубев В.К. О статье Б.П. Выюшкова "Местонахождение пермских наземных позвоночных в окрестностях г. Вязники" // Палеонтол. журн. 2018. № 2. С. 66–77.
- Эзю К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. 560 с.
- Afonin S.A. Latest Permian palynological assemblage from Vyazniki, European Russia: stratigraphic and palaeoecological significance in relation to the Permo-Triassic boundary // The Nonmarine Permian. New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. 2005. Bull. № 30. P. 5–8.
- Bajdek P., Owoc K., Sennikov A.G. et al. Residues from the Upper Permian carnivore coprolites from Vyazniki in Russia – key questions in reconstruction of feeding habits // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2017. V. 482. P. 70–82.
- Bajdek P., Qvarnström M., Owoc K. et al. Microbiota and food residues including possible evidence of pre-mammalian hair in Upper Permian coprolites from Russia // Lethaia. 2016. V. 49. № 4. P. 455–477.
- Hetherington A.J., DiMichele W.A., Lucas S.G. et al. Tiny rhizomorphic rooting systems from the Early Permian Abo Formation of New Mexico, USA // Intern. J. Plant Sci. 2019. V. 180. № 6. P. 504–512.
- Hetherington A.J., Dolan L. The evolution of lycopsid rooting structures: conservatism and disparity // The New Phytologist. 2017. V. 215. № 2. P. 538–544.
- Kenrick P., Strullu-Derrien C. The origin and early evolution of roots // Plant Physiol. 2014. V. 166. № 2. P. 570–580.
- Klappa C.F. Rhizoliths in terrestrial carbonates: classification, recognition, genesis and significance // Sedimentology. 1980. V. 27. № 6. P. 613–629.
- Krassilov V., Karasev E. Paleofloristic evidence of climate change near and beyond the Permian–Triassic boundary // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2009. V. 284. № 3–4. P. 326–336.
- Lebedev O.A., Sennikov A.G., Golubev V.K. et al. The first find of Permian ceratodontids (Dipnoi, Osteichthyes) in Russia // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 10. P. 1112–1124.
- Naugolnykh S.V. Upper Permian flora of Vyazniki (European part of Russia), its Zechstein appearance, and the nature of the Permian/Triassic extinction // The Nonmarine Permian. New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. 2005. Bull. № 30. P. 226–242.
- Naugolnykh S.V. Fossil flora from the Kazanian (Middle Permian) Iva-Gora locality, Soyana River, Arkhangelsk Region, Russia // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 11. P. 1193–1205.
- Newell A.J., Sennikov A.G., Benton M.J. et al. Disruption of playa–lacustrine depositional systems at the Permo-Triassic boundary: evidence from Vyazniki and Gorokhovets on the Russian Platform // J. Geol. Soc. 2010. V. 167. № 4. P. 695–716.
- Niedźwiedzki G., Bajdek P., Qvarnström M. et al. Reduction of vertebrate coprolite diversity associated with the end-Permian extinction event in Vyazniki region, European Russia // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2016. V. 450. P. 77–90.
- Owoc K., Niedźwiedzki G., Sennikov A.G. et al. Upper Permian vertebrate coprolites from Vyazniki and Gorokhovets, Vyatkiyan regional stage, Russian platform // Palaios. 2013. V. 27. № 12. P. 867–877.
- Rössler R., Merbitz M., Annacker V. et al. The root systems of Permian arborescent sphenopsids: evidence from the Northern and Southern hemispheres // Palaeontogr. B. 2014. V. 291. № 4–6. P. 65–107.
- Scholz F., Golubev V.K., Niedźwiedzki G. et al. Late Permian conchostracans (Crustacea, Branchiopoda) from continental deposits in the Moscow Syncline, Russia // J. Paleontol. 2019. V. 93. № 1. P. 72–97.
- Sennikov A.G. Evolution of the Permian and Triassic tetrapod communities of Eastern Europe // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1996. V. 120. № 3–4. P. 331–351.
- Sennikov A.G., Golubev V.K. Vyazniki biotic assemblage of the terminal Permian // Paleontol. J. 2006. V. 40. Suppl. 4. P. S475–S481.
- Smith R.M.H., Eriksson P.G., Botha W.J. A review of the stratigraphy and sedimentary environments of the Karoo-aged basins of Southern Africa // J. African Earth Sci. (and the Middle East). 1993. V. 16. № 1–2. P. 143–169.
- Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M. Sphenophytes // Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants. Amsterdam, Boston: Acad. Press, 2009. P. 239–382.
- Walton J. The roots of Equisetum limosum L. // New Phytologist. 1944. V. 43. № 2. P. 81–86.

Объяснение к таблице I

Фиг. 1–8. Ризокреции ризолитов М1; Владимирская обл., окр. г. Вязники, местонахождение Балымотиха-3; верхняя пермь, вятский ярус; верхневятский подъярус, жуковский горизонт: 1 – общий вид на ризолиты; 2 – ризокреция с отходящим боковым корнем, экз. ПИН, № 5847/13; 3 – ризокреция на средней части корня, видна сохранившаяся слоистость осадка, экз. ПИН, № 5847/8; 4 – ризокреция средней части корня с хорошо с видимыми ризостихами, экз. ПИН, № 5847/15; 5 – вид сверху на ризолит с четырьмя боковыми ответвлениями, экз. ПИН, № 5847/36; 6 – ризокреция на дистальной части корня с апикальными утолщениями, экз. ПИН, № 5847/9; 7 – поперечный скол ризокреции небольшого корня, экз. ПИН, № 5847/22; 8 – деталь поперечного скола, видна зона соответствующая центральному цилиндру, экз. ПИН, № 5847/22.

Объяснение к таблице II

Фиг. 1–6. Петрифицированные остатки корней М1; Владимирская обл., окр. г. Вязники, местонахождение Балымотиха-3; верхняя пермь, вятский ярус; верхневятский подъярус, жуковский горизонт: 1 – общий вид поперечного скола корня, экз. ПИН, № 5847/31; 2 – веерообразные ряды клеток на поперечном сечении, экз. ПИН, № 5847/31, СЭМ; 3 – увеличенный фрагмент минерализованных тканей, видны поперечные сечения петрифицированных клеток, экз. ПИН, № 5847/31, СЭМ; 4–6: детали анатомического строения минерализованных тканей корня, экз. ПИН, № 5847/28: 4 – общий вид образца, 5 – радиальный скол клеток паренхимы кортекса, СЭМ; 6 – радиальный скол клеток центрального цилиндра, СЭМ.

Rhizolites and Signs of Pedogenesis from Upper Permian of Central Russia

E. V. Karasev^{1, 2}, A. G. Sennikov¹, D. S. Mizintsev³

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

²*Kazan (Volga Region) Federal University, Kazan, 420008 Russia*

³*Amateur-paleontologist, Vyazniki, 601441 Russia*

The remains of fossil roots (rhizolithes) of two morphotypes (M1 and M2) from Upper Permian deposits near the town of Vyazniki in the east of the Vladimir region are described. In the section, M1 rhizolites are vertically oriented and are represented by several types of preservation: rhizocretions, imprints of the roots surface and root petrifications. The study of transverse and longitudinal sections of ferruginized root fragments showed that among the rhizolites there are three types of structure of the central conducting beam (stele). On two rhizolites, it was noticed that the places of branch of the lateral roots are located by four rhizostiches, which indicates a tetrarch type of stele for these roots. The discovery of the remains of root systems in an upright position and without any traces of transportation indicate the first stages of primary soil formation. M2 rhizolites are a network of finely intertwined roots. New findings of *in situ* rhizoliths are significantly complement our understanding the Late Permian paleoenvironments and paleoecosystems in the center of the Russian Platform.

Keywords: rhizolithes, fossil root systems, paleosoils, paleoecosystems, Vyatkian regional stage, Permian system

УДК 564.533:551.736.1(470.5)

О ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКОМ ПОДСЕМЕЙСТВЕ NEOPRONORITINAE WEYER (PRONORITIDAE, AMMONOIDEA)

© 2023 г. Т. Б. Леонова*

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

*e-mail: tleon@paleo.ru

Поступила в редакцию 29.03.2023 г.

После доработки 05.04.2023 г.

Принята к публикации 05.04.2023 г.

Рассмотрены современные взгляды на систему семейства Pronoritidae. Обсуждено деление семейства на два подсемейства, Pronoritinae и Neopronoritinae, предложенное Д. Вайером (Weyer, 1972), уточнен состав подсемейства Neopronoritinae и филогенетические связи внутри него. Предложено считать эндемичный род Shikhanites Ruzhencev пedomорфным представителем подсемейства Uddenitinae семейства Medlicottiidae Karpinsky. Проведена ревизия родов Neopronorites Ruzhencev и Sakmarites Ruzhencev, основным материалом для которой послужили виды этих родов из нижнепермских отложений карьера Шахтау. Из 16 видов, ранее относимых к роду Neopronorites, валидными признаны 12, 10 из них – раннепермские. К роду Sakmarites отнесено шесть видов, три из которых обнаружены в Шахтау.

Ключевые слова: Ammonoidea, Prolecanitida, Pronoritidae, Neopronoritinae, нижняя пермь, Урал, Башкортостан, Шахтау

DOI: 10.31857/S0031031X23060053, **EDN:** FAGFAJ

ВВЕДЕНИЕ

Семейство Pronoritidae Frech, 1901 выделено уже более ста лет назад и по ревизованной версии “Treatise ...” (Furnish et al., 2009) включает в себя 12 родов. Большая часть этих таксонов была установлена в первой половине прошлого века, и довольно долгое время состав семейства существенно не менялся. После выхода классической монографии В.Е. Руженцева (1949), обобщившего и систематизировавшего весь накопленный материал по восьми родам проноритид, в течение нескольких десятилетий никаких существенных изменений в классификации семейства не происходило. Почти без изменений она была принята в “Treatise ...” (Miller et al., 1957) – американские авторы включали в него шесть родов – и в “Основах палеонтологии” (Богословский и др., 1962) – девять родов, в монографии Т.Б. Леоновой (Леонова, 2002) – 12 родов. Нужно отметить, что все проноритиды обладают очень близкой формой раковины и похожими очертаниями лопастной линии. Вместе с этим, представители этой группы очень изменчивы в мелких деталях (число и зубчатость лопастей). Для того, чтобы уверенно различать их виды, а иногда и роды, необходимо изучить представительные выборки образцов, желательно из нескольких местонахождений.

СОСТАВ ПОДСЕМЕЙСТВА NEOPRONORITINAE WEYER, 1972

Предложение Д. Вайера (Weyer, 1972) о разделении семейства Pronoritidae на два подсемейства, Pronoritinae Frech, 1901 и Neopronoritinae Weyer, 1972, в свое время не получило отклика специалистов. Вероятно, это произошло потому, что оно было изложено очень кратко, всего в нескольких строчках в конце работы, посвященной, главным образом, биостратиграфии нижнего карбона по трилобитам и аммоноидеям. Трудно было ожидать, что, кроме рассмотрения указанных в названии проблем, в ней была предложена ревизованная система нескольких семейств аммоноидей: Prolecanitidae Hyatt, 1884, Prodromitidae Arthaber, 1911, Daraelitidae Tchernow, 1907 и Pronoritidae Frech, 1901. При делении семейства Pronoritidae Вайер использовал в качестве критерия строение дорсальной лопасти. Он включил в подсемейство Pronoritinae формы с нераздельной дорсальной лопастью и перечислил шесть родов, по его мнению, обладающих этим признаком, каменноугольных: Pronorites Mojsisovics, 1882; Megapronorites Ruzhencev, 1949; Stenopronorites Schindewolf, 1934; Uralopronorites Librovitch in Ruzhencev, 1949 и более молодых: Metapronorites Librovitch, 1938 (поздний карбон – ранняя пермь) и Parapronorites Gemmellaro, 1887 (средняя пермь).

Во второе подсемейство Вайер включил формы с двураздельной дорсальной лопастью; он считал, что таких родов всего два: *Neopronorites* Ruzhencev, 1936 и *Sakmarites* Ruzhencev, 1936. Род *Parapronorites* был отнесен к подсемейству *Pronoritinae* ошибочно, по-видимому, из-за неверного изображения внутреннего участка лопастной линии в монографии К. Ганиэля (Haniel, 1915, табл. XLVI (1), фиг. 11 — дорсальная лопасть прорисована пунктирной линией) и отсутствия в то время других изображений. В действительности *Parapronorites* имеет двураздельную дорсальную лопасть (Леорова, Дмитриев, 1989, с. 80, рис. 25в). В целом деление семейства проноритид на два подсемейства адекватно отражает не только соотношение морфологических особенностей, но и стратиграфическое распространение родов. Нужно отметить, что дорсальная лопасть является одной из самых консервативных структур в лопастной линии палеозойских аммоидей и поэтому является надежным систематическим признаком. Представители номинативного подсемейства распространены, главным образом, в карбоне (за исключением единственного долгоживущего рода *Metapronorites* Librovitch, 1938, известного начиная со второй половины карбона и доживающего до сакмарского века; в самом начале перми существовало всего два—три вида). Неопроноритины, наоборот, в основном, существовали в пермскую эпоху: только два вида *Neopronorites* из 12 известны из терминальных слоев карбона, или оренбургского века Руженцева. Следующее после Вайера (Weyer, 1972) упоминание подсемейства *Neopronoritinae* появилось в литературе спустя более 30 лет без какого-либо обсуждения (Glenister et al., 2004). В ревизованном издании “*Treatise ...*” (Furnish et al., 2009) семейство *Pronoritidae* рассматривается в следующем составе: подсемейство *Pronoritinae* (*Pronorites* Mojsisovics, 1882; *Megapronorites* Ruzhencev, 1949; *Metapronorites* Librovitch, 1938; *Pseudopronorites* Nassichuk, 1975; *Stenopronorites* Schindewolf, 1934; *Tridendites* Schindewolf, 1934; *Uralopronorites* Librovitch in Ruzhencev, 1949) и подсемейство *Neopronoritinae* (*Neopronorites* Ruzhencev, 1949; *Paedopronorites* Glenister, Furnish et Zhou, 2004; *Parapronorites* Gemmellaro, 1887; *Sakmarites* Ruzhencev, 1936 и *Shikhanites* Ruzhencev, 1938). С такой трактовкой автор настоящей статьи лишь частично солидарен.

Наиболее важным моментом, с которым невозможно согласиться, является включение уральского ультра-эндемика *Shikhanites* в состав подсемейства *Neopronoritinae* (Furnish et al., 2009). Этот род, выделенный по единственному экземпляру неполной сохранности, найденному в ассельском ярусе шихана Тратау (Башкортостан), был описан Руженцевым (1938), а впоследствии помещен им (Руженцев, 1951) в отдельное семейство *Shikhanitidae* Ruzhencev, 1951. Как род,

так и семейство не были признаны зарубежными специалистами. В первом издании “*Treatise ...*” (Miller et al., 1957, с. L72) *Shikhanites* был обозначен как синоним рода *Neopronorites*. Самостоятельность этой формы в родовом ранге не вызывает сомнений, но выделение его в качестве отдельного семейства не представляется достаточно обоснованным. Главное затруднение состоит в том, что в наличии имеется лишь один небольшой фрагмент раковины (около 1/5 оборота), на котором можно хорошо видеть поперечное сечение оборота и лопастную линию на наружной стороне. Поверхность вентральной и боковых сторон в значительной степени эродирована, поэтому нет полной уверенности, что соответствующие лопасти в точности сохраняют свою первоначальную форму. Как показало внимательное изучение голотипа (ПИН, № 472/59), по общим очертаниям лопастная линия *Shikhanites* гораздо ближе к представителям подсемейства *Uddenitinae* Miller et Furnish, 1940, включающего в себя примитивных медликоттиид, особенно к роду *Daixites* Ruzhencev, чем к проноритидам. Род *Daixites* сначала считался позднекаменноугольным (Руженцев 1950), но позже несколько его видов было найдено в ассельском и сакмарском ярусах (Руженцев, 1952; Левен и др., 1992). Оба рода характеризуются наличием мелкой вентральной лопасти. В процессе эволюции представителей рода *Daixites* отмечена тенденция к укорочению вентральной лопасти (Руженцев, 1952, с. 49). Это хорошо видно у *D. attenuatus* Ruzhencev из верхнего асселя—нижней сакмары Актюбинской обл. Вторым признаком, сближающим *Shikhanites* с *Daixites*, является большая высота седла, расположенного между второй и третьей боковыми лопастями. Такое очертание бокового участка лопастной линии более характерно для *Daixites* (*D. antipovi* Ruzhencev), а не для неопроноритин (у всех неопроноритин самое высокое седло расположено между первой и второй лопастями). Кроме этого, форма поперечного сечения *Shikhanites* довольно близка к таковой *Daixites* (рис. 1). Отношения ширины к высоте (Ш/В) оборота при сопоставимых размерах раковины составляют: 0.46 у *Shikhanites singularis* Ruzhencev и 0.45 у *Daixites attenuatus*, это значительно меньшие величины, чем у неопроноритин (у *Neopronorites* Ш/В составляет от 0.56 до 0.68, а у *Sakmarites* — от 0.8 до 1.0). Руженцев (1952, с. 47) выявил тенденцию регрессивного развития внутри рода *Daixites* (ряд: *D. meglitzkyi* Ruzhencev из верхов гжельского яруса → *D. antipovi* из верхов гжельского — низов ассельского яруса → *D. attenuatus* из верхов ассельского — низов сакмарского яруса). Регресс выражается в уменьшении размеров раковины, увеличении ее ширины и упрощении лопастной линии. В эту схему хорошо вписывается и *Daixites* sp. Leonova из хориджской свиты

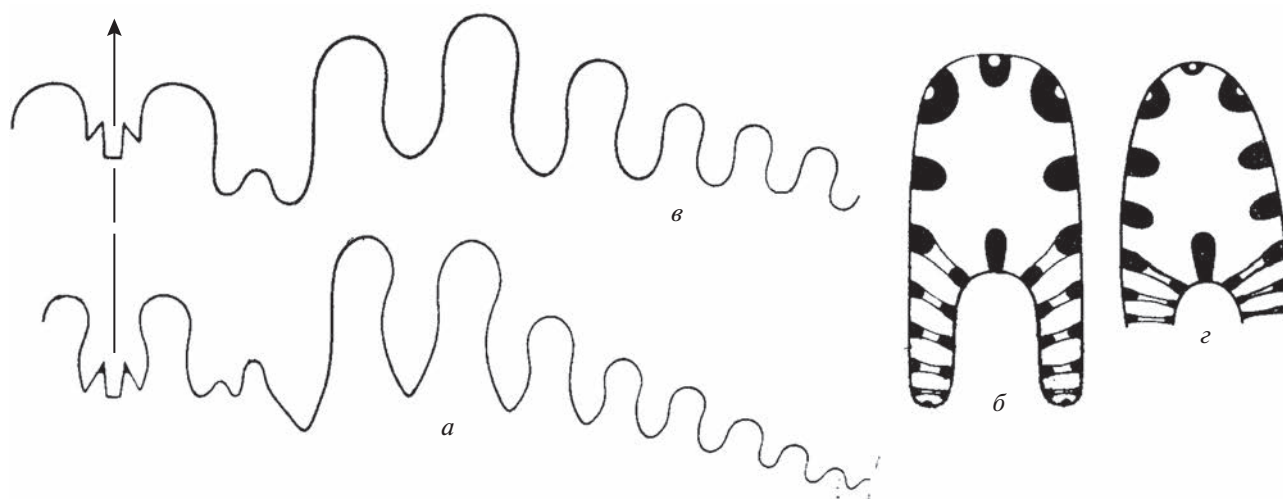


Рис. 1. Лопастные линии и поперечные сечения: а, б — *Daixites attenuatus* Ruzhencev, 1952; в, з — *Shikhanites singularis* Ruzhencev, 1938 (по: Руженцев, 1951, 1952).

(сакмарского яруса) Памира (Левен и др., 1992). Учитывая все перечисленные аргументы, а также характерную для многих ветвей медликоттиид модель пedomорфного развития (Леонова, 2019), можно предположить, что *Shikhanites* также является представителем такой группы. На этом основании предлагается рассматривать этот род в составе подсемейства *Uddenitinae* семейства *Medlicottiidae* Karpinsky, 1889 в качестве aberrантной пedomорфной формы.

Некоторые сомнения также вызывает включение рода *Paedopronorites* в состав подсемейства *Neopronoritinae*. Как следует из его названия, авторы считали его пedomорфным таксоном неопроноритин. Б. Гленистер и др. (Glenister et al., 2004) обосновывали такое заключение следующими факторами: “это самый молодой в геологическом плане представитель группы, охарактеризованный мелкими размерами раковины, упрощением лопастной линии и низкой численностью (the geologically youngest representative in the lineage, and characterized by small size, sutural simplification, and low abundance)” (Glenister et al., 2004, с. 1014). К сожалению, не был указан даже предположительно предковый род. В любом случае, *Paedopronorites* никак не может считаться прямым потомком ни *Neopronorites*, ни *Sakmarites*, возникшим в результате упрощения лопастной линии. У самого позднего кунгурского *Neopronorites*, также имеющего очень мелкие раковины, — *N. asianus* Leonova — на боковой стороне имеется всего шесть лопастей, причем только первая из них подразделена на две ветви, остальные пять — цельнокрайние и очень мелкие. У *Paedopronorites leonovae* Glenister, Furnish et Zhou на боковой стороне до умбиликального шва расположено девять лопастей, четыре из них — двураздельные (рис. 2).

В филогенезе *Neopronorites* нет таких стадий, которые были бы сравнимы с тиморским родом. *Sakmarites* представляет собой еще более упрощенную стадию неопроноритин с тремя, лишь иногда — с четырьмя лопастями на боковой стороне раковины, т.е. является ярко выраженным пedomорфным представителем неопроноритин. Подтвердить тезис о малом количестве (low abundance) тоже не удастся. Крупные ассельские *Neopronorites schucherti* Ruzhencev, 1938 и сакмарские *N. shinini* Ruzhencev, 1938 известны всего по семи экземплярам первый и по 11 — второй, а выборка тиморского вида составляет 18 экз. Связывать тиморский род с *Parapronorites* не позволяет совершенно иная морфология раковины и лопастной линии. Чтобы рассматривать *Paedopronorites* как конечный пedomорфный род подсемейства, необходимо установить для него предковые формы и исследовать онтогенез. По очертаниям лопастной линии этот род ближе к представителям плохо изученного карликового семейства *Sundaitidae* Ruzhencev, 1957. Но очень скудные данные по этой группе не позволяют сделать однозначных выводов. В первую очередь нужно на современном уровне изучить коллекции аммоноидей из перми ов-а Тимор, собранные в конце XX в. (Charlton et al., 2002).

Исходя из вышеизложенного, можно сделать вывод, что в составе подсемейства *Neopronoritinae* совершенно определенно могут рассматриваться всего три рода: *Neopronorites*, *Sakmarites* и исключительно тетический *Parapronorites*.

Относительно филогенеза подсемейства *Neopronoritinae* на основе имеющихся данных можно отметить следующее. Руженцев (1960) считал, что происхождение рода *Neopronorites* связано с каменноугольным *Metapronorites*. При этом он по-

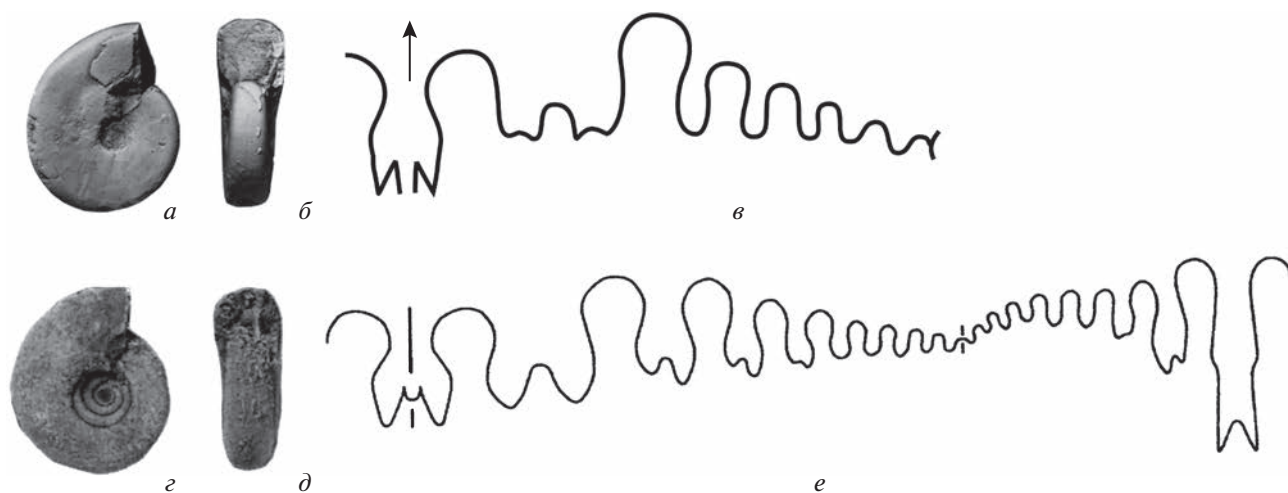


Рис. 2. Раковины и лопастные линии: а–в – *Nepronorites asianus* Leonova, 1989; г–е – *Paedopronorites leonovae* Glenister, Furnish et Zhou, 2004 (по: Леонова, Дмитриев, 1989; Glenister et al., 2004).

мещал *Parapronorites* в основной ряд проноритид: *Pronorites* → *Stenopronorites* → *Metapronorites* → *Parapronorites*, и отдельно в качестве одной из боковых ветвей: *Metapronorites* → *Neopronorites* → *Sakmarites*. Поскольку в настоящее время *Parapronorites* включен в подсемейство *Neopronoritinae*, мы предлагаем рассматривать этот филогенетический ряд несколько иначе: основной ствол *Metapronorites* → *Neopronorites* и далее разделение на две ветви: *Neopronorites* → *Parapronorites* и *Neopronorites* → *Sakmarites*. В первой из этих ветвей проявилась направленность к более сложной морфологии перегородки и увеличению размера раковины, а во второй, наоборот, преобладали тенденции пedomорфного развития, характерные для поздних *Neopronorites*. Таким образом, развитие подсемейства *Neopronoritinae* началось в конце карбона, а в начале перми (*Sakmarites* известен с ассельского века, а *Parapronorites* – с сакмарского) ключевой род дал две ветви с противоположными направлениями эволюции.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Материалом для настоящего исследования послужила коллекция неопроноритин, собранная из нижней перми Стерлитамакских шиханов (главным образом, Шахтау), насчитывающая 66 экз. До начала работ экспедиций А.В. Мазаева из этого района было известно всего 19 экз. неопроноритин (Руженцев, 1951). При подготовке первой статьи с описанием ассельско–сакмарских аммоноидей Шахтау (Leonova, 2020) в нашей коллекции имелось всего четыре экз. этих проноритид, три из них были отнесены к виду *Neopronorites tenuis* (Karpinsky, 1889) и один – к *Sakmarites postcarbonarius* (Karpinsky, 1874).

Сборы последних лет позволили увеличить коллекцию более чем в три раза. Сейчас общий список выглядит следующим образом: из ассельских карбонатов Тратау – *N. rotundus* (11 экз.) и *Sakmarites asaphus* (1 экз.) (Руженцев, 1951), из сакмарских известняков Шахтау – *N. tenuis* (10 экз.), *Sakmarites postcarbonarius* (2 экз.) и *S. asaphus* (2 экз.), в ассельско–сакмарских карбонатах Куштау и Шиханчика найдено по одному экз. *Sakmarites postcarbonarius*. В верхнеартинской части разреза Шахтау собраны: *N. permicus* (21 экз.) и *Sakmarites vulgaris* (19 экз.).

Под *Neopronorites* Ruzhencev, 1936

Типовым видом рода *Neopronorites* является *Parapronorites permicus* Tchernow, 1907 из артинского яруса Урала. По уточненным данным, род включает в себя два позднекаменноугольных и десять пермских видов. Из верхней части гжельского яруса на Южном Урале было описано два вида: *N. prior* Ruzhencev, 1949 и *N. carboniferous* Ruzhencev, 1949. Первый известен только по голотипу и двум дополнительным экземплярам плохой сохранности, условно относимым к этому виду (Руженцев, 1950, с. 64). Второй вид описан по более представительному материалу: 165 экз. найдено в самой верхней части жигулевского яруса и по всему оренбургскому ярусу Руженцева, т.е., оба вида известны с одного стратиграфического уровня и очень близки по форме раковины. Руженцев считал их основным различием более рассеченную лопастную линию и строение перегородки. Внимательно ознакомившись с фоновым материалом, мы пришли к выводу, что *N. prior* скорее является формой изменчивости *N. carboniferous*, чем самостоятельным видом. Зубчатость первой боковой и других лопастей не может счи-

Таблица 1. Основные параметры раковины раннепермских видов *Neopronorites* из Шахтая

Вид, экз. ПИН, №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
<i>N. tenuis</i> , 5615/36	—	28.3	18.0	—	—	—	—	0.64
<i>N. tenuis</i> , 5615/38	—	28.6	18.0	—	—	—	—	0.63
<i>N. tenuis</i> , 5615/25	58.6	32.2	19.8	8.5	0.55	0.34	0.14	0.62
<i>N. tenuis</i> , 5615/4	45.6	24.7	15.5	6.0	0.54	0.34	0.13	0.63
<i>N. tenuis</i> , 5615/35	—	22.6	14.0	—	—	—	—	0.62
<i>N. tenuis</i> , 5615/32	52.6	29.3	19.2	7.4	0.56	0.36	0.15	0.65
<i>N. tenuis</i> , 5615/33	33.6	18.2	12.0	4.1	0.54	0.36	0.12	0.66
<i>N. tenuis</i> , 5615/37	—	33.0	21.0	—	—	—	—	0.64
<i>N. tenuis</i> , 5615/44	75*	41.0	—	7.4	0.55	—	0.10	—
<i>N. tenuis</i> , 5615/45	56.0	29.2	19.0	7.1	0.52	0.34	0.13	0.65
<i>N. permicus</i> , 5615/53	40.0	21.5	15.8	5.3	0.54	0.40	0.13	0.74
<i>N. permicus</i> , 5615/52	26.4	14.0	10.4	4.1	0.53	0.39	0.15	0.74
<i>N. permicus</i> , 5615/51	18.0	9.5	7.2	3.4	0.53	0.40	0.19	0.76

таться надежным диагностическим признаком, как отмечал Руженцев (1950, с. 63), “У *Neopronorites* наблюдается беспорядочная, сильно варьирующая зазубренность”. С.В. Максимова (1938, с. 12, 13) выражала сомнения в стабильности строения перегородки, она указывала, что на образцах из ее коллекции не всегда повторялись связи внешних и внутренних лопасти, которые были описаны Руженцевым для одного и то же вида. Изученный нами материал также позволяет утверждать, что этот признак не является стабильным.

Второй каменноугольный вид — *N. boesei* (Smith) — описан из верхней части формации Гэптэнк штата Техас по небольшому образцу; отличается от уральского *N. carboniferous* более широким умбиликом (Smith, 1929).

В начале ранней перми (ассель—ранняя сакмара) неопронориты стали занимать более заметное место в сообществах аммоноидей. В уральских разрезах известны *N. rotundus* (Maximova, 1938) (ассельский ярус) и *N. schucherti* Ruzhencev, 1938 (верхняя часть ассельского яруса), отличающиеся более узкими оборотами. Ко второй группе, с более широкой раковиной, можно отнести многочисленных *N. tenuis* (Karpinsky, 1889) из ассельского и сакмарского ярусов, а также стерлитамакского *N. shinini* Ruzhencev, 1938, артинских *N. skvorzovi* (Tchernow, 1907) и *N. permicus* (Tchernow, 1907).

Кроме этого, на Памире известны *N. darvasicus* Leonova, 1988 из артинского (яхташского) яруса и *N. asianus* Leonova, 1988 из кунгурского (болорского) яруса, близкие *N. permicus* и представляющие собой последние звенья этого ряда (мелкие формы с упрощенной лопастной линией) (Леонова, Дмитриев, 1989; Левен и др., 1992).

Из сакмарского яруса Техаса (формация Вольфкэмп) описан *N. bakeri* Miller et Furnish, 1940, который отличается от уральских видов гораздо более широким умбиликом.

Кроме перечисленных видов, был описан *N. milleri* Ruzhencev, 1938 из тастубского подъяруса Урала. Этот образец был найден А.К. Миллером в ходе Уральской полевой экскурсии на р. Сим во время XVII Международного геологического конгресса 1937 г. (Руженцев, 1951). Первое, что нужно отметить, этот вид установлен по единственному экземпляру, который как “по общему очертанию лопастной линии”, как отмечал Руженцев (1951, с. 73), так и по параметрам раковины (экз. ПИН, № 472/20 при Д = 43 мм В/Д = 0.53, Ш/Д = 0.36, Ду/Д = 0.13) очень близок ко многим экземплярам *N. tenuis* (экз. ПИН, № 318/115 при Д = 46.6 мм В/Д = 0.55, Ш/Д = 0.36, Ду/Д = 0.12). Изученная коллекция *N. tenuis* показывает довольно широкое разнообразие как в соотношениях параметров раковины (табл. 1), так и в деталях очертания первой боковой лопасти. Данные по *N. milleri* вполне вписываются в границы изменчивости *N. tenuis*. Учитывая эти факты, мы предлагаем считать *N. milleri* младшим синонимом *N. tenuis*.

Еще один сакмарский вид, *N. praepermicus* (Karpinsky, 1874), описан очень неполно, голотип утерян и топотипов не найдено (Руженцев, 1951), на этом основании предлагается изъять его из списка валидных видов рода *Neopronorites*.

В отношении неопроноритов, найденных на Северо-Востоке России, трудно сказать что-либо определенное. За все время исследований с 60-х гг. прошлого века было найдено всего несколько экземпляров, но их сохранность не позволяет сделать однозначных выводов. Верхоянские формы

Таблица 2. Основные параметры раковины раннепермских видов *Neopronorites* с Урала (по: Руженцев, 1951, 1956)

Вид, экз. ПИН, №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
<i>N. rotundus</i> , 323/598	46.5	24.3	14.8	6.0	0.52	0.32	0.13	0.61
<i>N. rotundus</i> , 323/604	35.2	18.0	11.1	5.8	0.51	0.32	0.16	0.62
<i>N. schucherti</i> , 318/109	36.7	20.2	11.2	3.5	0.55	0.30	0.10	0.56
<i>N. tenuis</i> , 318/117	54.5	29.5	18.6	6.6	0.54	0.34	0.12	0.63
<i>N. tenuis</i> , 318/116	36.3	25.5	17.0	5.4	0.53	0.36	0.15	0.68
<i>N. milleri</i> , 318/119	43.0?	23.0	15.6	5.4	0.53	0.36	0.13	0.68
<i>N. shinini</i> , 318/180	41.4	22.2	15.7	5.0	0.54	0.38	0.12	0.71
<i>N. skvorzovi</i> , 317/136	51.5	28.0	18.0	6.0	0.55	0.35	0.12	0.64
<i>N. skvorzovi</i> , 317/349	30.5	16.0	11.1	4.6	0.52	0.36	0.15	0.69
<i>N. permicus</i> , 317/87	27.2	14.5	10.8	3.7	0.53	0.40	0.14	0.74
<i>N. permicus</i> , 317/92	21.7	11.6	8.6	3.2	0.53	0.40	0.15	0.74

N. aff. milleri и *N. aff. skvorzovi* (Андрианов, 1985) из-за очень плохой сохранности не могут быть отнесены ни к какому определенному виду. Единственным адекватно описанным видом можно назвать *Neopronorites tenkensis* Kutugin, 2015 из артинского яруса Приохотья (Kutugin, Biakov, 2015). К сожалению, этот вид также описан по материалу очень плохой сохранности. Остальные находки упоминаются как *Neopronorites* sp. в хоротыкской и нижней части эчийской свиты (ассель и сакмара) Верхоянья (Kutugin, 2006). Неопронориты Северо-Востока нуждаются в дополнительном изучении более качественного материала, только после этого можно решить вопрос об их видовой принадлежности и филогенетических связях.

Кроме перечисленных районов, есть указания на находки *Neopronorites*, описанных в открытой номенклатуре как *Neopronorites* sp., из ассельского яруса (формация Hare Fiord) Арктической Канады (Nassichuk, 1995) и из артинско-кунгурских отложений (формация Longyin) Южного Китая (Zhou, 1979). Эти данные могут быть использованы только для оценки географического распространения рода *Neopronorites*.

Из изложенного выше следует, что несомненно валидными являются 12 видов *Neopronorites*, из них два позднекаменноугольных и 10 раннепермских. Большая часть этих видов обитала, главным образом, в Уральском бассейне и в меньшей степени — Памирском, Северо-Американских и Североазиатских бассейнах.

Все представители рода характеризуются очень похожей формой раковины, это платиконы или субплатиконы с широкими боковыми сторонами и уплощенной вентральной, с умбиликом от узкого до средних размеров. Различия заключаются в большей или меньшей ширине раковины, умбилика и большей или меньшей округленности

вентральной стороны. Максимова (1938) даже выделяла род *Eipronorites*, который отличался от *Neopronorites* более узкими и высокими оборотами и округлой вентральной стороной. Впоследствии Максимова (1948) сама признала *Eipronorites* младшим синонимом *Neopronorites*. Руженцев (1949) показал, что между этими «родами» существуют плавные переходы, и различия могут рассматриваться только на видовом уровне. Виды неопроноритов формируют две ветви, по-видимому, связанные генетически. Узкораковинные: *N. carboniferous*, *N. rotundus*, *N. schucherti* ($Ш/В = 0.56–0.61$), и с более широкой раковинной: *N. boesei*, *N. bakeri*, *N. tenuis*, *N. shinini*, *N. skvorzovi*, *N. permicus*, *N. darvasicus*, *N. asianus* ($Ш/В = 0.63–0.75$). Но, как уже было отмечено выше, резких переходов между этими двумя группами нет. Как показывают данные измерений, *N. tenuis* и *N. rotundus* часто бывают близки по этим параметрам (табл. 2). Руженцев (1951) указывает следующие различия между *N. rotundus* и *N. tenuis*: более широкие обороты у *N. tenuis*, а у *N. rotundus* в целом неширокие приостренные ветви вентральной лопасти (с зубчиками или без), также иногда наблюдаются пять, а не шесть лопастей на боковой стороне.

Все указанные виды были детально описаны ранее (Руженцев, 1938, 1951, 1956; Максимова, 1938; Leonova, 2020). Поэтому здесь мы приводим таблицы измерений *N. tenuis* и *N. permicus* из карьера Шахтау (табл. 1), а для сравнения — данные по другим уральским видам *Neopronorites* (табл. 2) при сопоставимых размерах раковины. Кроме этого, представляем рисунки лопастных линий неопроноритов Шахтау, которые демонстрируют изменчивость мелких элементов, главным образом, зазубренности первых лопастей на боковой стороне. На некоторых экземплярах наблюдается разное число зубчиков на ветвях пер-

вой боковой лопасти на разных сторонах раковины в пределах одной лопастной линии (рис. 3). Изображения раковин *Neopronorites* из изученной коллекции приводятся на фототаблицах (табл. III, IV).

Род *Sakmarites* Ruzhencev, 1936

Второй род подсемейства, *Sakmarites*, известен практически только на Урале. Единственная находка за пределами этого региона описана Ганиэлем из слоев Битауни о-ва Тимор, это экземпляр диаметром 11 мм с очень широкой эволютной раковинной и тремя лопастями на боковой стороне (Haniel, 1915). По-видимому, именно узким географическим распространением *Sakmarites* можно объяснить длительное непризнание его самостоятельности американскими палеонтологами (Miller, Furnish, 1940). Несомненно, что он произошел непосредственно от *Neopronorites*. Самым древним видом рода *Sakmarites* считается *S. asaphus* из верхов ассельского яруса шихана Тратау. В течение нескольких десятков лет этот вид относили к неопроноритам (Руженцев, 1949), поскольку он обладает признаками, которые можно считать промежуточными между двумя родами. Ширина его оборотов не превышает их высоты, а на боковой стороне расположено четыре лопасти. Сложность в том, что до настоящего времени не было найдено ни одного дополнительного экземпляра *S. asaphus*, кроме обнаруженного Н.П. Герасимовым (1937) и описанного Руженцевым (1938) в качестве голотипа *Neopronorites asaphus*. Впоследствии Руженцев (1951) отнес его к роду *Sakmarites*. До сих пор голотип *S. asaphus* остается единственным экземпляром, достоверно принадлежащим этому виду. Основное отличие его от второго вида, достаточно часто встречающегося в сакмарских отложениях — значительно меньшая относительная ширина оборота (см. табл. 3).

Кроме указанного вида, к роду *Sakmarites* относятся еще четыре раннепермских уральских вида: типовый вид *Pronorites postcarbonarius* var. *vulgaris* Karpinsky, 1889 (*S. vulgaris*) из артинского яруса Урала; *S. postcarbonarius* (Karpinsky, 1874) из сакмарского яруса и два вида из верхней части сакмарского яруса: *S. inflatus* Ruzhencev, 1951 и *S. ajdaralense* Ruzhencev, 1951. Единственный вид, известный за пределами Урала — *S. hanieli* Ruzhencev, 1949 из кунгурского яруса (слои Битауни) о-ва Тимор.

В карьере Шахтау и его окрестностях (Шиханчик, Куштау) было обнаружено несколько экземпляров наиболее массовых и хорошо изученных видов: *S. postcarbonarius* из ассельско-сакмарской части разреза и *S. vulgaris* из верхнеартинского подъяруса. Кроме этого, в изученной коллекции из пяти экземпляров ассельско-сакмарских *Sakmarites* три безусловно относятся к *S. postcarbonarius*, так

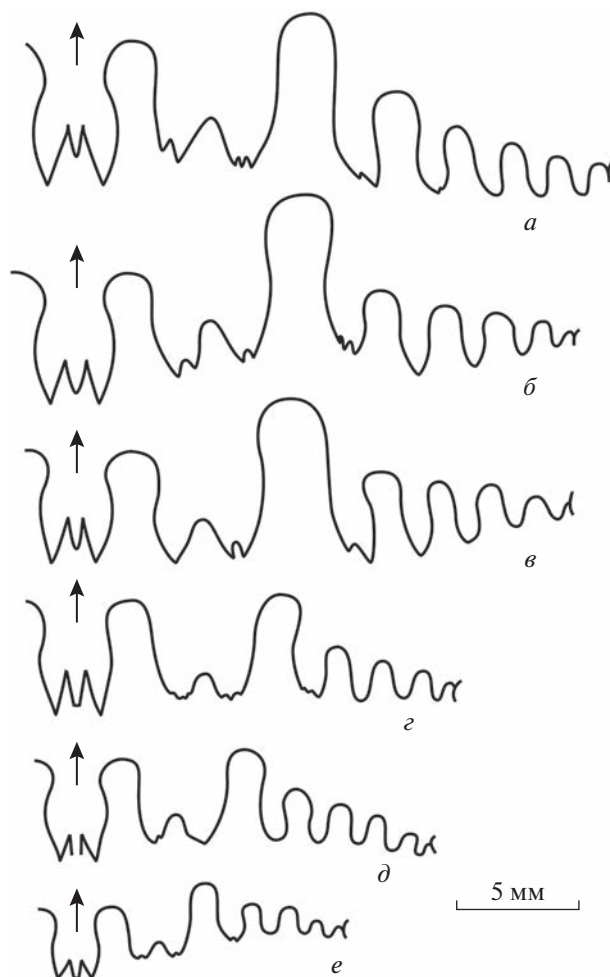


Рис. 3. Лопастные линии *Neopronorites*: а–в — *N. tenuis* (Karpinsky, 1889): а — экз. ПИН, № 5615/32 при $B = 19$ мм; б — экз. ПИН, № 5615/35 при $B = 17.6$ мм; в — экз. ПИН, № 5615/4 при $B = 23.3$ мм; сакмарский ярус, тастубский горизонт; г–е — *N. permicus* (Tchernow, 1907): г — экз. ПИН, № 5615/52 при $B = 13$ мм; д — экз. ПИН, № 5615/53 при $B = 12$ мм; е — экз. ПИН, № 5615/51 при $B = 8.8$ мм; артинский ярус, байгенджинский горизонт; все из карьера Шахтау, Башкортостан.

как имеют очень широкие и низкие обороты, а отношение $Ш/В$ значительно превышает единицу (№№ 5615/20, 40, 41). Как хорошо видно из табл. 3, два экземпляра (№№ 5615/42 и 43) характеризуются заметно меньшей относительной шириной оборота. Относительная ширина оборота этих форм несколько больше, чем у голотипа *S. asaphus* — 0.97 против 0.85 при близких размерах. Вместе с этим, обсуждаемые формы четко отличаются от *S. postcarbonarius* меньшей относительной шириной и на взрослых, и на молодых оборотах (см. табл. 3). У маленького экземпляра при $D = 11.6$ мм, $Ш/В = 1.04$, в то время как у *S. postcarbonarius* при $D = 14.4$ и даже при $D = 17.6$ мм это соотношение значительно больше,

Таблица 3. Основные параметры раковины ассельско–сакмарских видов *Sakmarites* (* обозначены данные по: Руженцев, 1951)

Вид, экз. ПИН, №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
<i>S. postcarbonarius</i> , 5615/41	22.7	11.0	11.7	4.7	0.48	0.52	0.21	1.06
	17.6	8.3	9.5	3.8	0.47	0.54	0.22	1.14
<i>S. postcarbonarius</i> , 5615/20	21.4	10.2	10.7	4.0	0.48	0.50	0.19	1.05
	15.5	6.8	7.9	3.7	0.44	0.51	0.24	1.16
<i>S. postcarbonarius</i> , 5615/40	19.1	9.2	9.8	4.6	0.48	0.51	0.24	1.07
	14.5	6.5	7.7	3.8	0.45	0.53	0.26	1.18
<i>S. aff. asaphus</i> 5615/42 5615/43	19.2	9.2	8.9	3.6	0.48	0.46	0.19	0.97
	11.6	5.6	5.8	2.8	0.48	0.50	0.24	1.04
<i>S. vulgaris</i> 5615/15	15.0	6.9	8.1	3.3	0.46	0.54	0.22	1.17
<i>S. vulgaris</i> 5615/54	11.5	5.4	5.9	2.9	0.47	0.51	0.25	1.09
<i>S. vulgaris</i> 5615/55	9.6	3.7	4.9	2.5	0.39	0.51	0.26	1.32
<i>S. asaphus</i> 472/21*	22.0	10.7	8.8	4.6	0.49	0.40	0.21	0.82
	19.0	9.4	8.0	4.3	0.49	0.42	0.23	0.85
<i>S. postcarbonarius</i> 472/37* 590/162*	17.4	8.6	9.0	3.0	0.49	0.52	0.17	1.05
	16.5	7.9	8.6	2.8	0.48	0.52	0.17	1.09
<i>S. ajdaralensis</i> 318/711*	15.4	7.3	6.7	3.3	0.47	0.44	0.21	0.92
<i>S. vulgaris</i> 317/1010* р. Белая	14.8	7.4	7.7	3.0	0.50	0.52	0.20	1.04
<i>S. vulgaris</i> 317/400* Жиль-Тау	14.2	6.4	7.5	4.0	0.45	0.53	0.28	1.17
<i>S. vulgaris</i> 317/1011* р. Белгушка	12.0	5.6	6.4	2.6	0.47	0.53	0.22	1.14

1.18 и 1.14, соответственно. Поскольку материал очень скудный, а для сравнения имеется лишь один голотип, на этом этапе исследования мы определяем эти формы как *S. aff. asaphus*.

Ниже приводятся данные по измерениям раковин *Sakmarites* из изученной коллекции № 5615, для сравнения даны параметры раковин этого рода из коллекций Руженцева (1951) с Южного Урала (табл. 3). Кроме этого, представлены рисунки лопастных линий видов *Sakmarites* из изученной коллекции (рис. 4) и фотографии раковин (табл. IV).

Руженцев (1956) на основании изучения огромного материала по *S. vulgaris* (в его коллекциях насчитывалось более 1000 экз. этого вида)

показал, что экземпляры из разных местонахождений отличаются относительной шириной не только в зависимости от онтогенетической стадии раковины, но и от конкретной выборки. При одном и том же диаметре раковины около 15 мм, соотношение ширины и высоты оборота колеблется от 0.99 до 1.17 (Руженцев, 1956, с. 93). Но в любом случае, это соотношение уменьшается с ростом раковины, т.е., постепенно раковина более увеличивается в высоту, чем в ширину. В нашем материале наблюдается та же тенденция. При сравнении с другими местонахождениями Южного Урала выяснилось, что по основным параметрам раковины *S. vulgaris* из Шахтау наиболее близки к *S. vulgaris* из местонахождения с г. Жиль-Тау (см. табл. 3).

Объяснение к таблице III

Для всех фигур: а — с вентральной стороны, б — сбоку, в — с устья.

Фиг. 1–4. *Neopronorites tenuis* (Karpinsky, 1889): 1 — экз. ПИН, № 5615/4; 2 — экз. ПИН, № 5615/32; 3 — экз. ПИН, № 5615/25; 4 — экз. ПИН, № 5615/33; Башкортостан, карьер Шахтау; пограничные ассельско–сакмарские рифовые известняки.

Фиг. 5–8. *Neopronorites permicus* (Tchernow, 1907): 5 — экз. ПИН, № 5615/53; 6 — экз. ПИН, № 5615/57; 7 — экз. ПИН, № 5615/52; 8 — экз. ПИН, № 5615/51; Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинский подъярус.

Таблица III

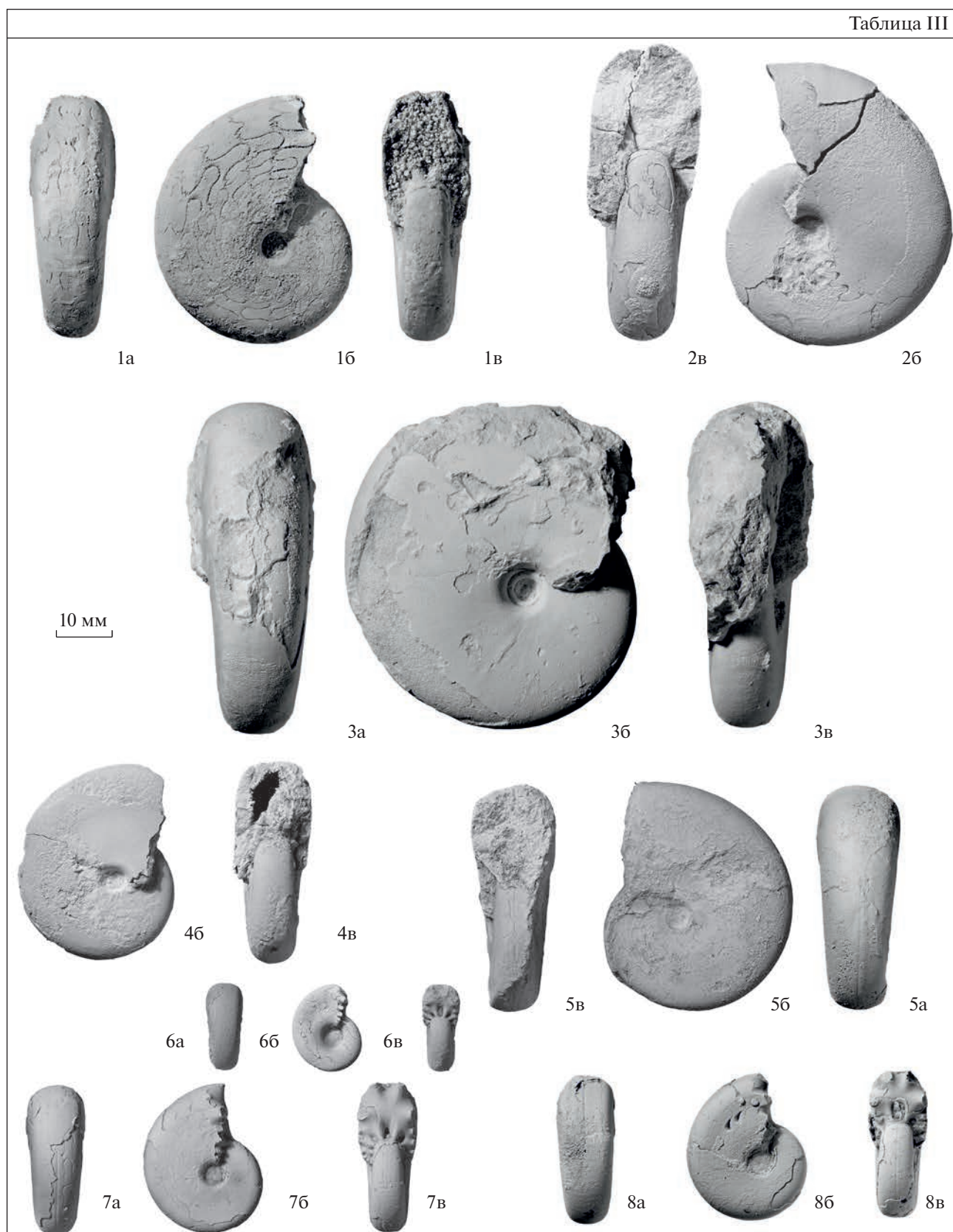
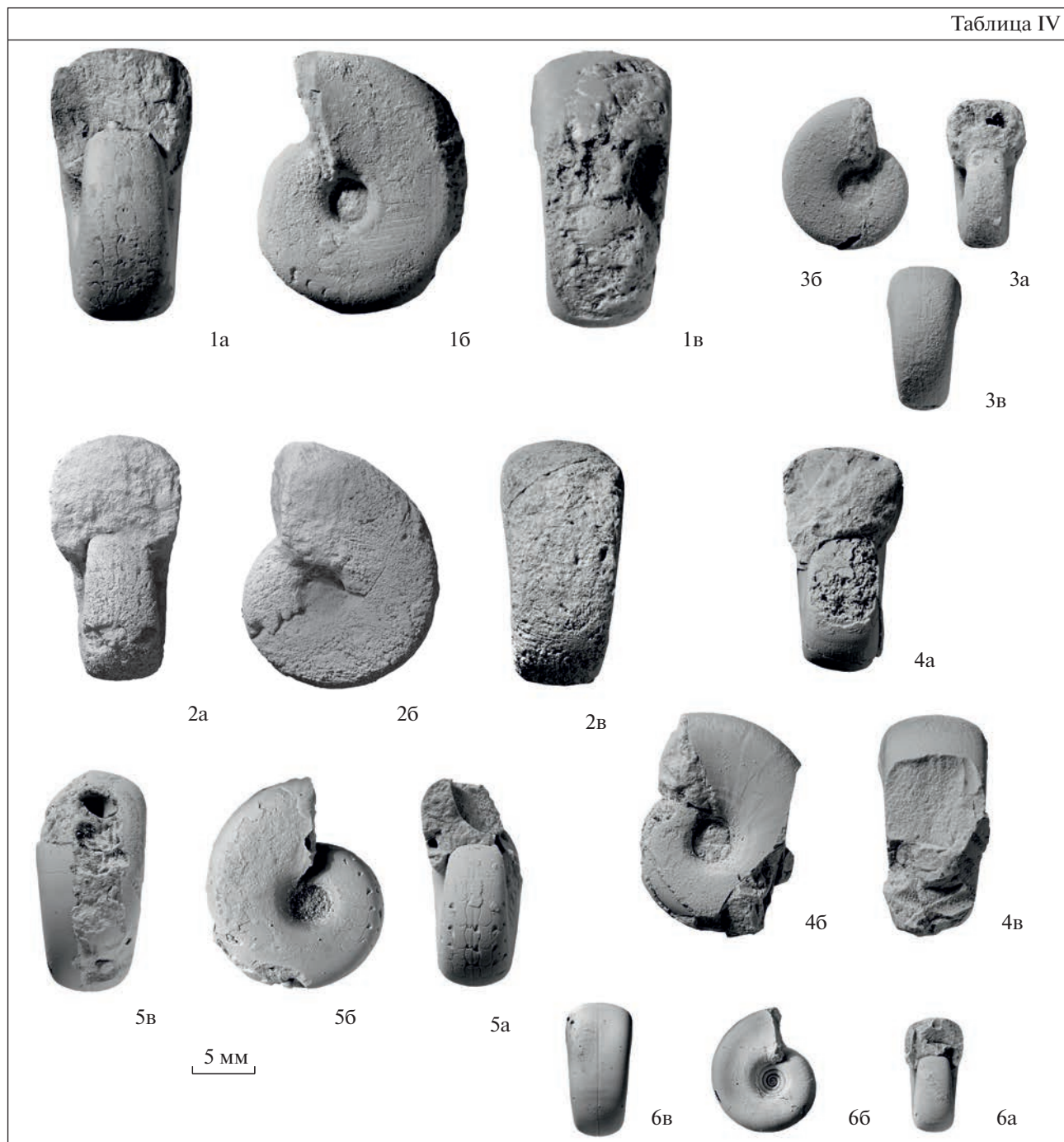


Таблица IV



Объяснение к таблице IV

Для всех фигур: а — с устья, б — сбоку, в — с вентральной стороны.

Фиг. 1, 2. *Sakmarites postcarbonarius* (Karpinsky, 1874): 1 — экз. ПИН, № 5615/20; Башкортостан, карьер Шахтау; пограничные ассельско-сакмарские рифовые известняки; 2 — экз. ПИН, № 5615/40; Башкортостан, шихан Куштау; пограничные ассельско-сакмарские рифовые известняки.

Фиг. 3. *Sakmarites aff. asaphus* (Ruzhencev, 1938), экз. ПИН, № 5615/43; Башкортостан, карьер Шахтау; пограничные ассельско-сакмарские рифовые известняки.

Фиг. 4–6. *Sakmarites vulgaris* (Karpinsky, 1889): 4 — экз. ПИН, № 5615/46; 5 — экз. ПИН, № 5615/54; 6 — экз. ПИН, № 5615/55; Башкортостан, карьер Шахтау; верхнеартинский подъярус.

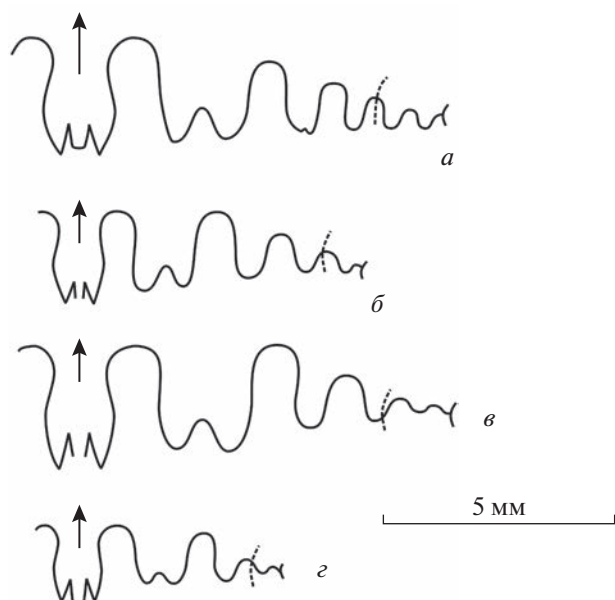


Рис. 4. Лопастные линии *Sakmarites*: *a* — *S. postcarbonarius* (Karpinsky, 1874), экз. ПИН, № 5615/20 при $B = 6.6$ мм, ассельско-сакмарские известняки, шихан Шиханчик; *б* — *S. aff. asaphus* (Ruzhencev, 1938), экз. ПИН, № 5615/43 при $B = 4.5$ мм; пограничные ассельско-сакмарские известняки, карьер Шахтау; *в, г* — *S. vulgaris* (Karpinsky, 1889): *в* — экз. ПИН, № 5615/54 при $B = 5.3$ мм; *г* — экз. ПИН, № 5615/50 при $B = 4.2$ мм; артинский ярус, байгенджинский горизонт; карьер Шахтау, Башкортостан.

ВЫВОДЫ

Исследование неопроноритин из Стерлитамакских шиханов показало, что в состав этого подсемейства, безусловно, входят три рода: *Neopronorites*, *Sakmarites* и *Parapronorites*. От рода *Neopronorites* произошли две ветви с противоположными тенденциями развития: ортогенетическая (*Parapronorites*) и пedomорфная (*Sakmarites*). Род *Shikhanites* нужно рассматривать в составе подсемейства *Uddenitinae* семейства *Medlicottiidae*. В состав рода *Neopronorites* входят 12 видов, которые обладают сильной изменчивостью многих признаков. Самые молодые виды *Neopronorites* и все виды *Sakmarites* представлены мелкими формами с упрощенной лопастной линией и являются терминальными пedomорфными представителями одной из ветвей неопроноритин.

Автор статьи приносит искреннюю благодарность А.В. Мазаеву, организатору работ на карьере Шахтау, а также сотрудникам лаб. моллюсков Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН: М.С. Бойко, А.Ю. Щедухину и С.Е. Вдовиченко, чьими усилиями была собрана коллекция раннепермских аммоноидей. Кроме

этого, А.Ю. Щедухин сфотографировал материал. Я очень признательна С.В. Николаевой и В.В. Митта за замечания и предложения, позволившие улучшить качество статьи.

Статья подготовлена при финансовой поддержке гранта РНФ, проект № 22-24-00099 “Эволюция сообществ моллюсков раннепермского рифа Шахтау”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреанов В.Н. Пермские и некоторые каменноугольные аммоноидеи Северо-Востока Азии. Новосибирск: Наука, 1985. 180 с.
- Богословский Б.И., Либрович Л.С., Руженцев В.Е. Надотряд Аммоноидеа. Описательная часть // Основы палеонтологии. Моллюски-головonoгие I. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 334–409.
- Герасимов Н.П. Уральский отдел пермской системы // Уч. записки Казан. гос. ун-та. 1937. Т. 97. Кн. 3–4. Геология. Вып. 8–9. С. 3–68.
- Левен Э.Я., Леонова Т.Б., Дмитриев В.Ю. Пермь Дарваз-Заалайской зоны Памира: фузулины, аммоноидеи, стратиграфия // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 1992. Т. 253. 203 с.
- Леонова Т.Б. Классификация позднепалеозойского семейства *Medlicottiidae* Karpinsky, 1889 (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2019. № 4. С. 31–42.
- Леонова Т.Б., Дмитриев В.Ю. Раннепермские аммоноидеи Юго-Восточного Памира // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 235. 198 с.
- Максимова С.В. О некоторых представителях семейства *Pronoritidae* // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1938. Т. 9. Вып. 1. С. 1–44.
- Максимова С.В. Аммониты из нижней части швагериновых слоев р. Юрезани // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1948. Т. 14. Вып. 4. С. 1–42.
- Руженцев В.Е. Аммоидеи сакмарского яруса и их стратиграфическое значение // Пробл. палеонтол. 1938. Т. 4. С. 187–285.
- Руженцев В.Е. Систематика и эволюция семейств *Pronoritidae* Frech и *Medlicottiidae* Karpinsky // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1949. Т. 19. С. 1–206.
- Руженцев В.Е. Верхнекаменноугольные аммониты Урала // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1950. Т. 29. 220 с.
- Руженцев В.Е. Нижнепермские аммониты Южного Урала. 1. Аммониты сакмарского яруса // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1951. Т. 33. С. 1–188.
- Руженцев В.Е. Биостратиграфия сакмарского яруса в Актюбинской области Казахской ССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1952. Т. 42. 85 с.
- Руженцев В.Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1960. Т. 83. 331 с.
- Charlton T.R., Barber A.J., Harris R.A. et al. The Permian of Timor: stratigraphy, paleontology and palaeogeography // J. Asian Earth Sci. 2002. № 20. P. 719–774.
- Furnish W.M., Glenister B.F., Kullmann J., Zhou Z. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. L. Mollusca 4. Revised. Vol. 2: Carboniferous and Permian Ammonoidea (Goni-

atitida and Prolecanitida) / Ed. Seldon P.A. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 2009. P. 1–258.

Glenister B.F., Furnish W.M., Zhou Z. Paedopronorites, a new Upper Permian (Wuchiapingian) ammonoid from Indonesia (Timor) // J. Paleontol. 2004. V. 78. № 5. P. 1014–1015.

Haniel C.A. Die Cephalopoden der Dyas von Timor // Paläontol. von Timor. 1915. Lfg. 3. Abh. 6. S. 1–153.

Kutygin R.V. Permian ammonoid associations of the Verkhotyansk Region, Northeast Russia // J. Asian Earth Sci. 2006. V. 26. № 3–4. P. 243–257.

Kutygin R.V., Biakov A.S. Permian Ammonoids of the Okhotsk Region, Northeast Asia // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 12. P. 1275–1281.

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

Leonova T.B. Asselian-Sakmarian ammonoids of the Early Permian reef Shakh-Tau (Bashkortostan) // Paleontol. J. 2020. V. 54. № 10. P. 1095–1112.

Miller A.K., Furnish W.M. Permian ammonoids of the Guadalupe Mountain region and adjacent areas // Spec. Pap. Geol. Soc. Amer. 1940. № 26. P. 1–242.

Miller A.K., Furnish W.M., Schindewolf O.H. Paleozoic Ammonoidea // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. L. Mollusca 4. Cephalopoda. Ammonoidea. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1957. P. 11–81.

Nassichuk W.W. Permian ammonoids in the arctic regions of the World // The Permian of Northern Pangea / Eds. Scholle P.A., Peryt T.M., Ulmer-Scholle D.S. Berlin: Springer-Verlag, 1995. P. 210–235.

Smith J.P. The transitional Permian ammonoid fauna of Texas // Amer. J. Sci. 1929. 5 ser. V. 17. P. 63–80.

Weyer D. Trilobiten und Ammonoiten aus der *Entogonites nasutus*-Zone (Unterkarbon) des Büchberg-Sattels (Elbingeröder Komplex, Harz) (Teil 2) // Geologie. 1972. V. 21. № 3. P. 318–349.

Zhou Z. Distribution of the Early Permian Pseudohalorites-fauna (Cephalopoda) in Hunan with notes on some new genera // Acta Palaeontol. Sin. 1979. V. 18. № 4. P. 383–394.

On the Late Paleozoic Subfamily Neopronoritinae Weyer (Pronoritidae, Ammonoidea)

T. B. Leonova

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

Modern views on the systematics of Pronoritidae are considered. The division of the family into two subfamilies, Pronoritinae and Neopronoritinae, proposed by Weyer (1972) is discussed, the composition and the phylogenetic relationships of Neopronoritinae are clarified. The endemic genus *Shikhanites* Ruzhencev is proposed to be a pedomorphic member of the subfamily Uddenitinae (family Medlicottiidae Karpinsky). The genera *Neopronorites* Ruzhencev and *Sakmarites* Ruzhencev were revised, based mainly on species of these genera from the Early Permian of the Shakhtau quarry (Bashkortostan). Of the 15 species previously assigned to the genus *Neopronorites*, 12 are recognized as valid, ten of them are Early Permian. The genus *Sakmarites* includes six species, three of which were found in Shakhtau.

Keywords: Ammonoidea, Prolecanitida, Pronoritidae, Neopronoritinae, Lower Permian, Urals, Bashkortostan, Shakhtau

УДК 562.8:551.734.5(55)

НОВЫЙ ВИД MARTINOTHYRIS PSEUDOLINEATUS (SPIRIFERIDA) ИЗ ПОЗДНЕГО ФАМЕНА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО ИРАНА

© 2023 г. В. В. Баранов^a, *, Ю. Насири^b, **, М. Х. М. Гарай^c, ***,
С. Т. Никбахт^b, ****, М. Хади^d, *****

^aИнститут геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск, 677980 Россия

^bGeology Department, Faculty of Science, University of Gonabad, Gonabad, 9691957678 Iran

^cDepartment of Geology, Faculty of Science, Ferdowsi University of Mashhad, Mashhad, 9177948974 Iran

^dIndependent researcher, Graduated from Stratigraphy and paleontology, Mashhad, 9187177711 Iran

*e-mail: baranowvalera@yandex.ru

**e-mail: y.nasiri.1365@gmail.com

***e-mail: mhmgharaie@um.ac.ir

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

*****e-mail: mehdi.hadi.seyahrud@gmail.com

Поступила в редакцию 21.09.2022 г.

После доработки 23.11.2022 г.

Принята к публикации 23.11.2022 г.

Из верхнего фамена (формация Хошеилаг) гор Сиахе Северо-Восточного Ирана описан новый вид брахиопод *Martinothyris pseudolineatus* sp. nov. (Spiriferida). Рассмотрены вопросы о первом появлении и путях расселения представителей рода *Martinothyris* Minato, 1953.

Ключевые слова: *Martinothyris pseudolineatus* sp. nov., верхний девон, верхний фамен, формация Хошеилаг, Северо-Восточный Иран, горы Сиахе

DOI: 10.31857/S0031031X23040037, EDN: OGUAME

ВВЕДЕНИЕ

Род *Martinothyris* был описан М. Минато (Minato, 1953, с. 70) на английском материале из турнейских (миссисипских) отложений. Поскольку голотип вида *Terebratula ? lineata* Sowerby, 1822 был утерян, Т. Джорджем (George, 1932) был выбран лектотип, характерными признаками для которого он считал ректимаргинатную переднюю комиссуру, полукруглый передний край и в различной степени развитые зубные пластины в апикальной части брюшной створки. Минато, ссылаясь на Джорджа (George, 1932, с. 546), описал внутреннее строение вида, указав на наличие параллельных зубных пластин в брюшной створке и зачаточной септы в спинной створке. Позднее, в публикациях Дж. Картера и др. (Carter in Carter et al., 1994; Carter, Gourvennec, 2006), типовым видом рода *Martinothyris* был выбран *Terebratula ? lineata* Sowerby, 1822. В диагнозе рода, который они привели, указание на наличие септы в спинной створке отсутствует. Х.-К. Сюй и З.-Г. Яо (Xu, Yao, 1988) из пограничных отложений верхнего девона и нижнего карбона Южного Китая описали два новых вида рода *Martinothyris* —

M. delicatus и *M. convexus*. М. Мергл и Д. Масса (Mergl, Massa, 1992) описали из верхнего турне (формация Марар) Ливии *Martinothyris* sp. Во внутреннем строении ими отмечается присутствие длинных, толстых, параллельных зубных пластин и отсутствие срединной септы. У всех вышеприведенных видов, в том числе и типового, отсутствует описание замочного отростка. Нами из верхнего фамена (формация Хошеилаг) гор Сиахе Северо-Восточного Ирана (рис. 1) описывается новый вид *M. pseudolineatus* sp. nov., который характеризуется, в отличие от остальных видов, тонкими дивергирующими замочными пластинами и наличием пластинчатого замочного отростка.

Вероятно, первые представители рода *Martinothyris* появились в морском бассейне Ирана. Затем одна из ветвей мигрировала в сторону Южного Китая, это произошло вблизи границы девона и карбона (Xu, Yao, 1988). Вторая ветвь, видимо, расселилась в раннем карбоне на запад, в сторону Северной Африки (Mergl, Massa, 1992) и Великобритании (Muir-Wood, 1951; Brunton, 1984).

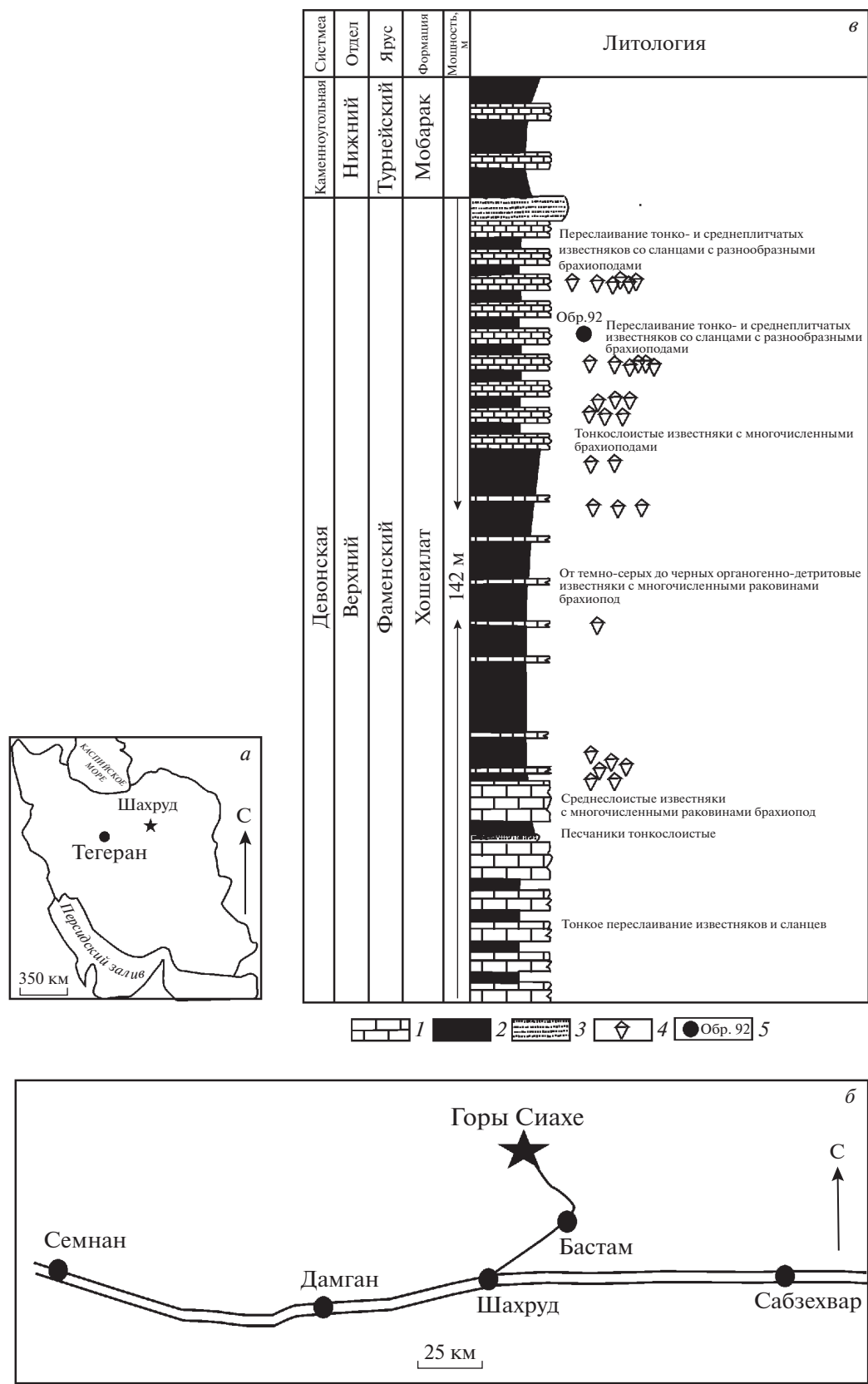


Рис. 1. а, б – Схематическая географическая карта востока хр. Альборз, показывающая местонахождение *Martinothyris pseudolineatus* sp. nov. в горах Сиахе; в – стратиграфическая колонка верхней части формации Хошеилаг, в которой показано стратиграфическое положение *Martinothyris pseudolineatus* sp. nov. Обозначения: 1 – известняки, 2 – глинистые сланцы, 3 – песчаники, 4 – скопление брахиопод, 5 – точка отбора изученных спириферид.

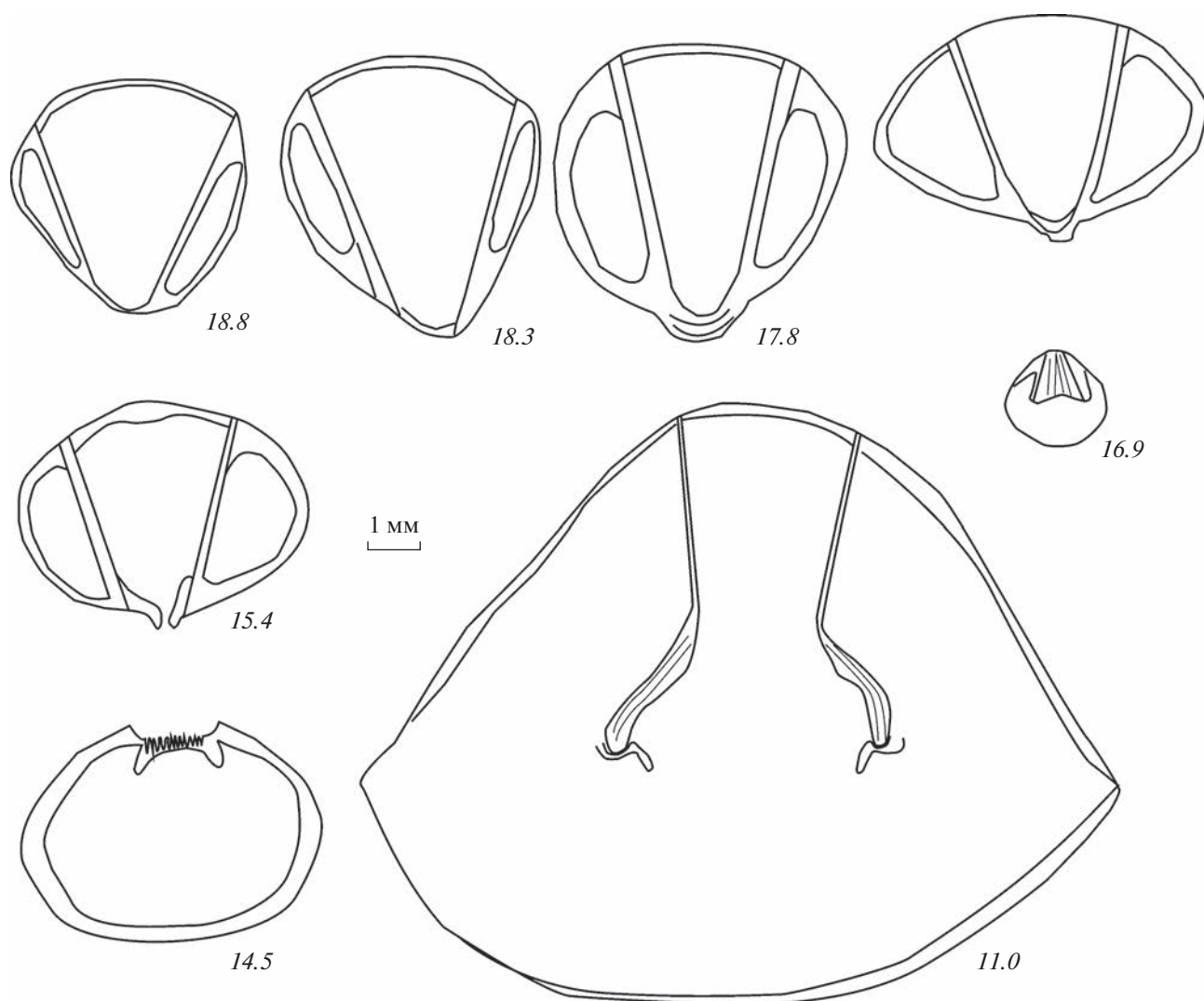


Рис. 2. *Martinothyris pseudolineatus* sp. nov., экз. ГМ ИГАБМ, № 238/106, последовательные поперечные пришлифовки раковины, длина раковины 19.0 мм; Северо-Восточный Иран, восток хр. Альборз, горы Сиахе; верхний девон, верхний фамен, верхняя часть формации Хошеилаг.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

ОТРЯД SPIRIFERIDA

НАДСЕМЕЙСТВО RETICULARIOIDEA WAAGEN, 1883

СЕМЕЙСТВО ELYTHIDAE FREDERIKS, 1924

ПОДСЕМЕЙСТВО MARTINOTHYRIDINAE CARTER, 1994

Род *Martinothyris* Minato, 1953

Martinothyris pseudolineatus Baranov et Nasiri, sp. nov.

Табл. V, фиг. 1–9

Название вида от *ψευδής* греч. — ложный, мнимый, кажущийся, и вида *M. lineatus*.

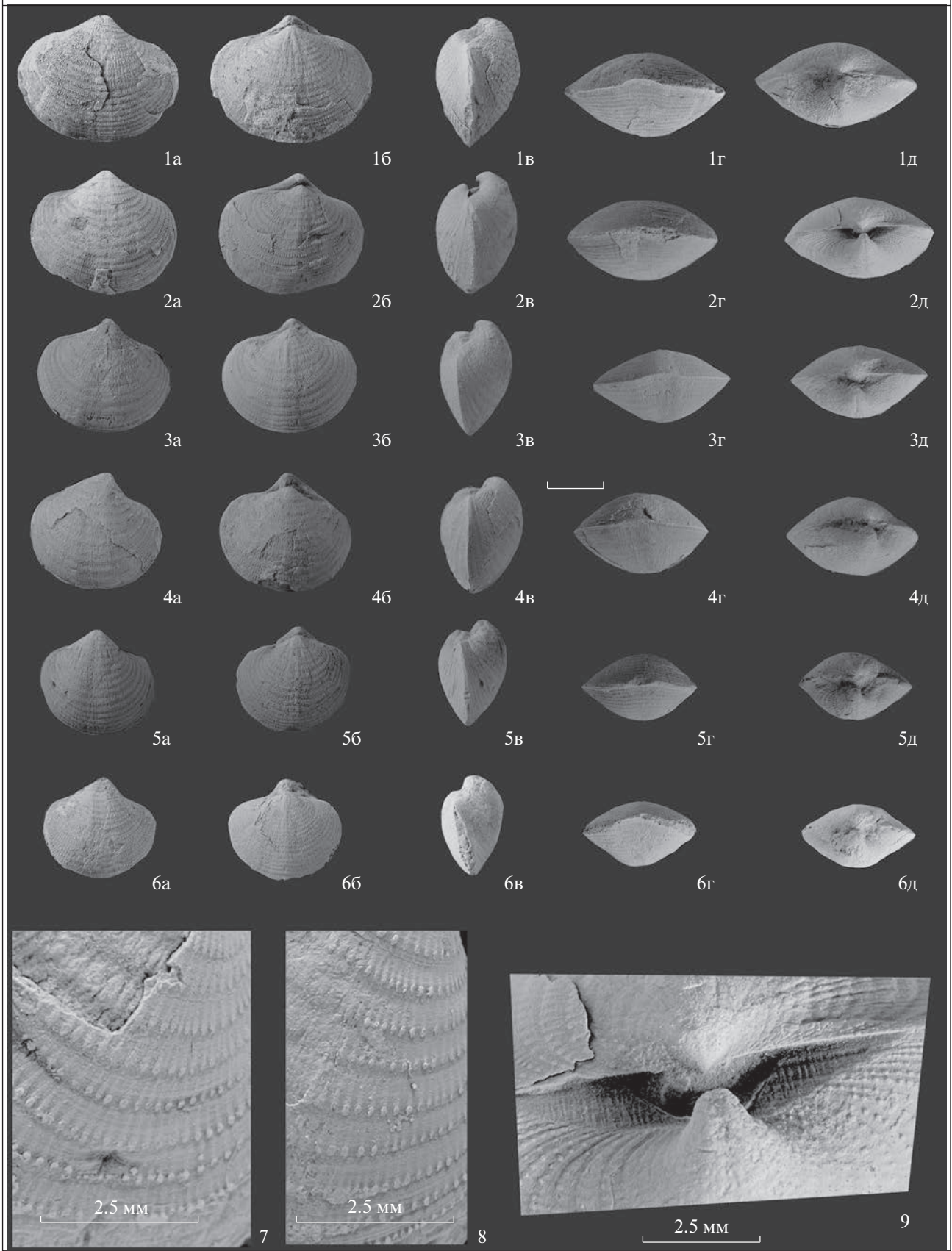
Голотип — ГМ ИГАБМ, № 238/100, целая раковина; Северо-Восточный Иран, юго-восток хр. Альборз, горы Сиахе; верхний девон, верхняя половина фаменского яруса, формация Хошеилаг.

Описание. Раковина среднего размера, овальная, тонкостворчатая, равномерно выпук-

лая, слабо поперечно-вытянутая (Д/Ш — 0.84–0.92), обычно с наибольшей шириной и толщиной посередине. Кардинальные углы округленные. Боковые края прямые. Передняя комиссура ректимаргинатная. Брюшная створка выпуклая с наибольшей толщиной посередине. Макушка массивная, широкая, загнутая. Вентральная аррея изогнутая, субтригональная, апсаклинная с вертикальной штриховкой. Дельтирий треугольный, с зачаточной дельтириальной пластиной по краям. Спинная створка по степени выпуклости равна брюшной. Ее наибольшая толщина также расположена посередине. Поверхность створок покрыта концентрическими пластинами нарастания с рядами одностовольных игл. Ширина пластин нарастания составляет около 2 мм, в 1 мм насчитываются три иглы.

Внутреннее строение (рис. 2, 3). Замочные пластины представлены админиклами, накло-

Таблица V



Объяснение к таблице V

Фиг. 1–9. *Martinothyris pseudolineatus* sp. nov. (для фигур 1–6: а – брюшная створка, б – спинная створка, в – вид сбоку, г – вид спереди, д – вид сзади): 1 – голотип ГМ ИГАБМ, № 238/100; 2 – экз. ГМ ИГАБМ, № 238/101; 3 – экз. ГМ ИГАБМ, № 238/102; 4 – экз. ГМ ИГАБМ, № 238/103; 5 – экз. ГМ ИГАБМ, № 238/104; 6 – экз. ГМ ИГАБМ, № 238/105; 7, 8 – микроскульптура; 9 – голотип ГМ ИГАБМ, № 238/100, строение апикальной части раковины; Северо-Восточный Иран, восток хр. Альборз, горы Сиахе; верхний девон, верхний фамен, верхняя часть формации Хошеилаг.

ненными к плоскости симметрии, и дельтириальными киями. Замочный отросток пластинчатый. Замочные пластины субгоризонтальные. Короткие круры прикреплены к концам

замочных пластин. Срединная септа отсутствует. Спиральные конусы брахидия направлены латерально и насчитывают восемь витков спиралей.

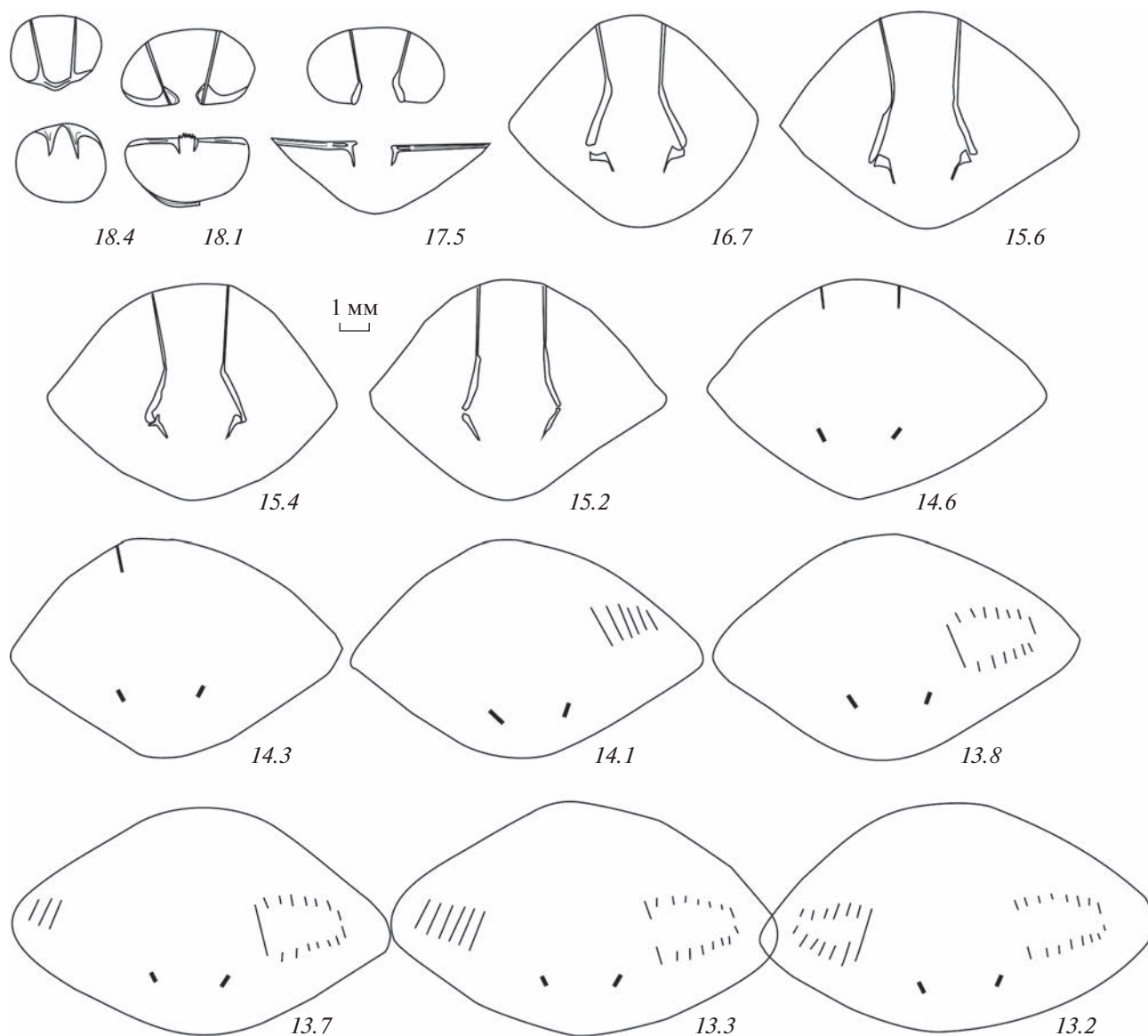


Рис. 3. *Martinothyris pseudolineatus* sp. nov., экз. ГМ ИГАБМ, № 238/107, последовательные поперечные шлифовки раковины, длина раковины 18.5 мм; Северо-Восточный Иран, восток хр. Альборз, горы Сиахе; верхний девон, верхний фамен, верхняя часть формации Хошеилаг.

Размеры в мм и отношения:

№ экз.	Д	Ш	Т	Д/Ш	Д/Т
Голотип 238/100	23.4	29.2	15.9	0.8	1.47
238/101	22.0	25.5	14.8	0.86	1.49
238/102	20.5	24.0	13.4	0.85	1.52
238/103	21.0	25.0	14.9	0.84	1.41
238/104	18.9	20.8	12.5	0.91	1.51
238/105	18.5	20.1	11.2	0.92	1.6

С р а в н е н и е. *M. pseudolineatus* sp. nov. отличается от типового вида *M. lineatus* (Sowerby, 1822) из каменноугольных (турнейских) отложений Великобритании менее поперечной раковиной, наличием длинных тонких админикул, наклоненных к плоскости симметрии, и отсутствием срединной септы в брюшной створке; от видов *M. delicatus* и *M. convexus*, описанных из пограничных фаменско-турнейских отложений формации Жунсянь в провинции Гуанси (Южный Китай) (Ху, Yao, 1988), отличается менее поперечно вытянутой раковиной, более выпуклой брюшной створкой, имеющей максимальную высоту ближе к макушке, и отсутствием продольной вдавленности на брюшной створке.

З а м е ч а н и я. Возможно, что вид *M. delicatus*, характеризующийся мелкими раковинами, включает в себя непополовозрелые особи *M. convexus*, но синонимию этих таксонов доказать пока невозможно без дополнительного изучения исходного материала.

М а т е р и а л. 10 раковин хорошей сохранности из разреза в восточной части хр. Альборза, горы Сиахе, обр. 92 м.

Исследования проведены в соответствии с планом НИР ИГАБМ СО РАН и профинансированы Минобрнаукой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Brunton C.C. Silicified brachiopods from the Visean of County Fermanagh Ireland (III). Rhynchonellids, spiriferids and terebratulids // *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol.* 1984. V. 38. № 2. P. 27–130.

Carter J.L., Gourvennec R. Superfamily Martinioidae // *Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H. V. 5. Brachiopoda. Revised* / Ed. Kaesler R.L. Boulder, Colorado: Geol. Soc. Amer., Univ. Kansas Press, 2006. P. 1747–1768.

Carter J.L., Johnson J.G., Gourvennec R. et al. A revised classification of the spiriferid brachiopods // *Ann. Carnegie Mus.* 1994. V. 63. № 4. P. 327–374.

George T.N. The British Carboniferous reticulate Spiriferidae // *Quart. J. Geol. Soc. London.* 1932. V. 88. № 4. P. 516–575.

Mergl M., Massa D. Devonian and Lower Carboniferous brachiopods and bivalves from Western Libya // *Biostratigr. du Paleozoique.* 1992. V. 12. P. 1–115.

Minato M. On some reticulate Spiriferidae // *Trans. Proc. Palaeontol. Soc. Japan (N. Ser.).* 1953. V. 11. P. 65–73.

Muir-Wood H.M. The Brachiopoda of Martin's "Petrificata Derbiensia" // *Ann. Mag. Natur. Hist.* 1951. V. 4. № 38. P. 97–118.

Xu H.K., Yao Z.G. Brachiopoda // *Devonian-Carboniferous Boundary in Nanbiancun, Guilin, China—Aspects and Records* / Ed. Yu C.M. Beijing: Sci. Press, 1988. P. 263–326.

A New Species *Martinothyris pseudolineatus* (Spiriferida) from the Late Famennian of Northeastern Iran

V. V. Baranov¹, Y. Nasiri², M. H. M. Gharaie³, S. T. Nikbakht², M. Hadi⁴

¹*Institute of Diamond and Precious Metals Geology), Yakutsk, 677980 Russia*

²*Geology Department, Faculty of Science, University of Gonabad, Gonabad, 9691957678 Iran*

³*Department of Geology, Faculty of Science, Ferdowsi University of Mashhad, Mashhad, 9177948974 Iran*

⁴*Independent researcher, Graduated from Stratigraphy and paleontology, Mashhad, 9187177711 Iran*

A new species *Martinothyris pseudolineatus* (Spiriferida) is described from the Upper Famennian (Khoshyeilagh Formation) of the Siaheh Mountain, northeastern Iran. The first appearance and ways of dispersal of representatives of the genus *Martinothyris* Minato, 1953 are considered.

Keywords: *Martinothyris pseudolineatus*, Upper Devonian, Upper Famennian, Khoshyeilagh Formation, Northeastern Iran, Siaheh Mountain

УДК 563.954:551.763.13(470.314)

НОВЫЙ ВИД NUCLEOLITES (ECHINOIDEA, CASSIDULOIDA) ИЗ НИЖНЕГО АЛЬБА РУССКОЙ ПЛИТЫ

© 2023 г. Е. А. Калякин^а, *, Л. С. Барсуков^а

^аСаратовский национальный исследовательский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, Саратов, 410012 Россия

*e-mail: eakalyakin@mail.ru

Поступила в редакцию 27.02.2023 г.

После доработки 29.05.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

По восьми экземплярам описан новый представитель Nucleolites из нижнеальбских отложений (зона Arcthoplites jachromensis) разреза Павловское (Юрьев-Польский р-н, Владимирская обл.). Вид характеризует поздние этапы филогенеза рода и существенно расширяет его палеогеографию. Тафономические особенности захоронения позволили проследить строение челюстного аппарата кассидулоидного типа у взрослых особей Nucleolites. Впервые в альбских отложениях Русской плиты установлен обширный комплекс иглокожих, являющийся наиболее представительным для нижнемеловых отложений плиты в целом.

Ключевые слова: Cassiduloida, Nucleolites, морские ежи, нижний мел, альб, Русская плита

DOI: 10.31857/S0031031X2306003X, **EDN:** FULHOC

ВВЕДЕНИЕ

До недавнего времени находки раннемеловых иглокожих в пределах Русской плиты были неизвестны, за исключением единичной находки Nucleolites sp., происходящей из нижней части зоны Pavlovites polyptichoides нижнего готерива (г. Ярославль, Крестовский карьер) (Арендт и др., 1987; Соловьев, 2007). Из сопредельных регионов описаны немногочисленные морские ежи. Из верхнего альба Крыма известны Holaster laevis (Brongniart), H. latissimus Agassiz, Epiaster sp. В альбских отложениях Грузии были найдены Epiaster trigonalis (Agassiz et Desor). Несколько разнообразнее ассоциация альбских морских ежей в восточной части Средней Азии, где отмечаются Salenia texana Credner, Hemiaster phrynus Desor, Epiaster restrictus Gauthier, Nucleolites sp., Catopygus sp., Holaster sp. (Арендт и др., 1987). О.И. Шмидт и А.Н. Соловьев (1962) указывают находки Salenia pentagonalis Schmidt, Phymosoma senonensis Cotteau, Echinobrissus angustior Peron et Gauthier, Catopygus columbarius (Lamarck) из верхнего альба Таджикской депрессии. Помимо морских ежей, из альба Крыма происходят редкие криноидеи — Taurocrinus tauricus Klikushin (Арендт и др., 1987).

В разрезе у д. Павловское (Юрьев-Польский р-н, Владимирская обл.) (рис. 1) в отложениях нижнего альба найдены немногочисленные морские ежи Nucleolites sp. nov. и разрозненные остатки

морских лилий предположительно из отрядов Comatulida Clark, 1908 и Isocrinida Sieverts-Doreck, 1952, а также таблички морских звезд семейства Goniasteridae Forbes, 1841.

Представители рода Nucleolites появляются в геологической летописи с байосского века (Kier, 1962). Наиболее поздние формы Nucleolites известны из туронских отложений Индии (Chiplonkar, 1937, 1939; Chipsonkar, Badve, 1972; Smith, 2010). Различными исследователями в составе рода насчитываются до 29 видов; кроме того, выделено порядка восьми близких родов, зачастую монотипных, которые в настоящее время считаются младшими синонимами Nucleolites (Kroh, Mooi, 2021). Род распространен в Европе, Северной Африке и Индии.

ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ОБСТАНОВКА И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ

Отложения альбского яруса широко распространены в пределах Русской плиты, однако их мощность и стратиграфическая полнота существенно варьируются в разных структурно-фациальных зонах (Барабошкин и др., 2020). Наиболее часто встречаются аммониты, реже двустворчатые моллюски, в т.ч. иноцерамы (Стратиграфия СССР, 1986). В разрезе Павловское все находки ископаемых приурочены к фосфатизированным песчаным конкрециям, залегающим в песчаных



Рис. 1. Обзорная схема расположения с. Павловское, Владимирская обл., и изученного разреза: *а, б* — административное положение Владимирской области; *в* — расположение изученного разреза (отмечен звездочкой) в окрестностях с. Павловское.

отложениях. Их возраст определен как раннеальбский, зона *Arctoplites jachromensis*, и обоснован находками характерных для этой зоны аммонитов *Arctoplites bogoslawskyi* Saveliev, *A. gerasimovi* Baraboshkin et I. Mikhailova (рис. 2). Разрез описан, и на основании его комплексного изучения готовится публикация. Схожий комплекс аммонитов известен из соседнего местонахождения на р. Еза в Собинском р-не Владимирской обл. (Барабоскин и др., 2020).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В разрезе у д. Павловское остатки морских ежей представлены ядрами с фрагментами панциря, отпечатками с фрагментами панцирей, удовлетворительной сохранности. Всего изучено восемь образцов. Панцири несут следы растворения, на отдельных участках сохранились скопления многочисленных мелких игл. Остатки морских лилий представлены разрозненными члениками стеблей и редкими гнездообразными скопления-

ми рассеянных одиночных члеников, еще реже встречаются отдельные фрагменты рук. Аммониты и их фрагменты сохранены с перламутровой раковиной. Также в конкрециях присутствуют двустворчатые моллюски, фрагменты и отпечатки панцирей раков. Особенности ориктоценоза свидетельствуют о достаточно высокой скорости захоронения остатков в осадок и отсутствии существенного посмертного переноса фоссилий, которые оказались центрами образования конкреций, что указывает на автохтонный тип захоронения.

Для измерения некоторых элементов панцирей использовалась программа ImageJ в открытом доступе.

Используемые аббревиатуры: РМЗ СГУ — региональный музей Землеведения Саратовского государственного ун-та, г. Саратов; В — Владимиро-Суздальский музей-заповедник, г. Владимир; SSU KEA — монографическая коллекция иглокожих Саратовского государственного ун-та.

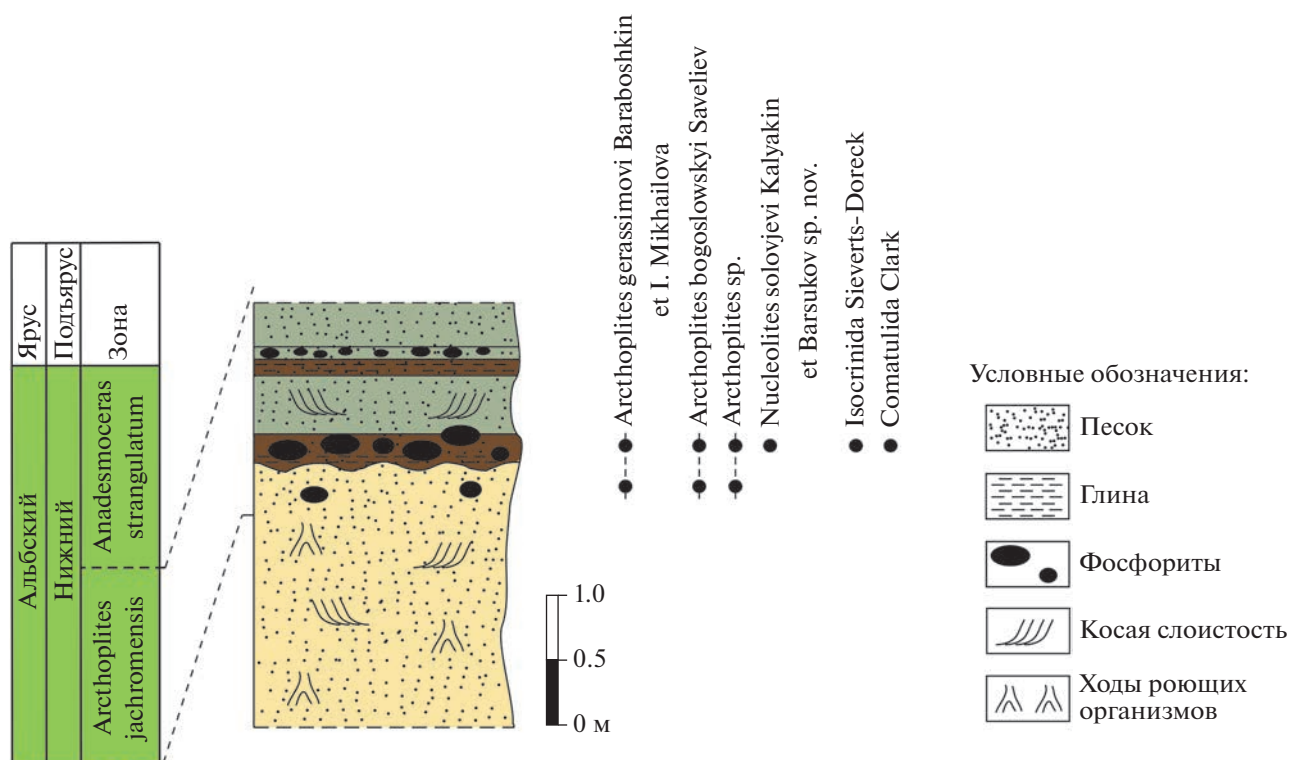


Рис. 2. Стратиграфическое расчленение и распределение беспозвоночных в разрезе Павловское-1.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД CASSIDULOIDA

СЕМЕЙСТВО NUCLEOLITIDAE AGASSIZ ET DESOR, 1847

Род *Nucleolites* Lamarck, 1801

Nucleolites Lamarck, 1801 с. 347; Lambert et Thierry, 1921, с. 344; Kier, 1962, с. 56; Шмидт, Соловьев, 1964, с. 172.

Echinobrissus Gray, 1825, с. 429.

Acromazus Pomel, 1883, с. 58.

Anthobrissus Pomel, 1883, с. 60.

Clitopygus Pomel, 1883, с. 58.

Lophopygus Pomel, 1883, с. 57.

Taphropygus Pomel, 1883, с. 59.

Baudhuinipygus Vadet, 1997, с. 76.

Типовой вид — *Nucleolites scutatus* Lamarck, 1816.

Диагноз. Панцирь небольшого размера. Апикальная система компактная, с четырьмя генитальными порами. Развита филлодии и флосцель. Амбулакры петалоидного или субпеталоидного типа. За пределами петалоидной части амбулакры несут по две пары пор. Перипрокт расположен в задней борозде, не контактирует с апикальной системой. Перистом смещен от центра оральной стороны к переднему краю панциря.

Состав. Выделено 30 видов из средней юры (байос) — верхнего мела (турон); Европа, Северная Африка, Индия: *N. amplius* (L. Agassiz, 1839); *N. bakalovi* Gocev, 1933; *N. basseae* (Lambert, 1936); *N. baueri* (Dames, 1872); *N. brodiei* (Wright, 1859);

N. burgundiae (Cotteau, 1871); *N. cerceleti* Desor, 1847; *N. cordatus* (Goldfuss, 1826); *N. clunicularis* (Phillips, 1829); *N. elongatus* Chiplonkar et Badve, 1972; *N. gracilis* (L. Agassiz, 1939); *N. haydeni* (Fournau, 1918); *N. gibbosus* Peron et Gauthier, 1879; *N. hugi* (L. Agassiz, 1839); *N. latiporus* L. Agassiz, 1839; *N. lorioli* (Cotteau, 1871); *N. letteroni* (Cotteau, 1867); *N. luynesi* Cotteau, 1869; *N. major* (L. Agassiz, 1839); *N. micraulius* L. Agassiz, 1839; *N. planatus* Roemer, 1839; *N. quadratus* (Desor, 1856); *N. scutatus* Lamarck, 1816; *N. simpaticus* Sánchez Roig, 1952; *N. strictiporus* Vadet, 2007; *N. subquadratus* (L. Agassiz, 1839); *N. tornacensis* Smiser, 1935; *N. truncatus* (Desor, 1856); *Nucleolites usoi* Forner, 2016; *N. wilderae* Ikins, 1940.

Nucleolites solovjevi Kalyakin et Barsukov, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1; табл. VII, фиг. 1–4

Название вида — в честь отечественного палеонтолога А.Н. Соловьева.

Голотип — SSU KEA 201.1/1-1; 201.1/1-2; Россия, Владимирская обл., Юрьев-Польский р-н, с. Павловское; нижний альб, зона *Arcthoplites jachromensis*.

Описание (рис. 3, 4) Панцирь небольшого размера, невысокий, округлой формы, расширяющийся к задней части. Амбигус низкий, в месте перегиба панциря по высоте. Аборальная поверхность выпуклая, без выступающих килей. Верши-

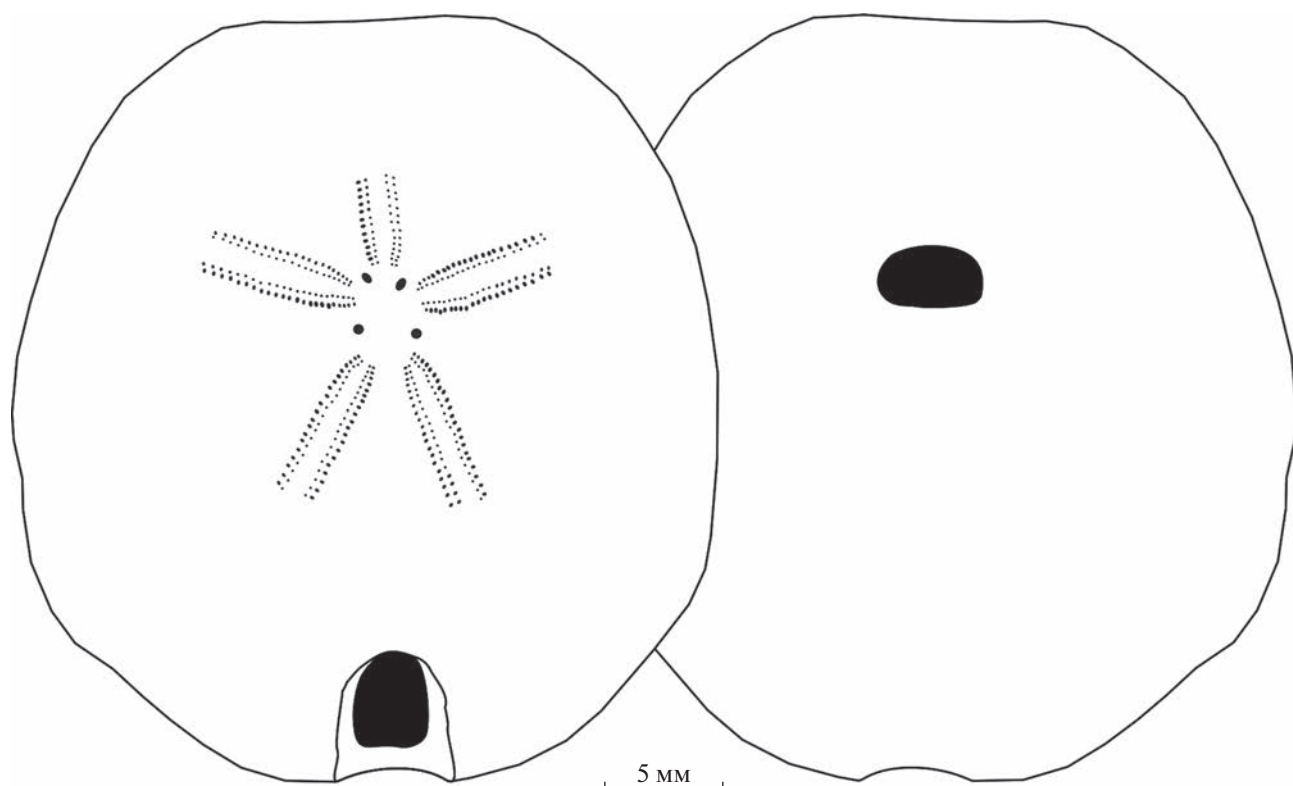


Рис. 3. Прорисовка формы панциря *Nucleolites solovjevi* sp. nov. по экз. SGU KEA 201.1/2-1, отражающая положение перистома и перипрокта в задней борозде относительно апикальной системы.

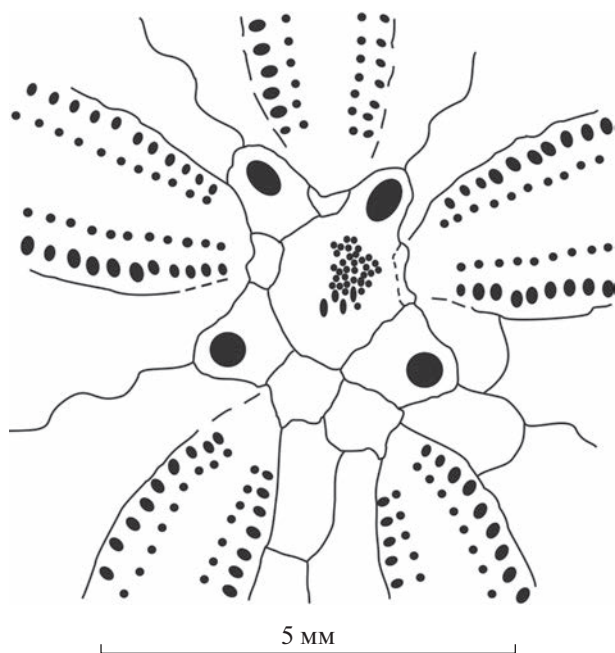


Рис. 4. Прорисовка строения апикальной системы *Nucleolites solovjevi* sp. nov. по экз. SGU KEA 201.1/2-1.

на смещена к переднему краю панциря. Оральная поверхность вогнутая в районе перистома. Апи-
кальная система компактная — этмофрактная, практически в центре аборальной стороны, не-
значительно смещена к переднему краю панциря. Мадрепоритовая пластинка большая, соприкаса-
ется с четырьмя окулярными пластинками. Про-
бодение madreporитовой пластинки составляет
менее 50%. Передние генитальные поры оваль-
ной формы, развернуты под углом $\sim 45^\circ$ к плоско-
сти Ловена. Задние генитальные поры круглые,
передние незначительно больше задних. Амбула-
кры субпеталоидные, узкие, без углублений; цен-
тральный канал отсутствует. Передние парные
амбулакры прямолинейные, задние немного изог-
нуты примерно в середине аборальной части.
Парные амбулакры заметно расширяются к ниж-
ней части панциря. Непарный амбулакр не пета-
лоидный, поверхностный, неизменной формы по
всей длине в аборальной части панциря. Поры
удлиненного типа. В субпеталоидной части пар-
ных амбулакров и в аборальной части (в верхней
трети) непарного амбулакра поры больше, чем в
средней части амбулакров. Перистом овальный,
большой, расположен в перистомальной депрес-
сии, удален от переднего края панциря на рассто-
яние, равное примерно $1/3$ длины панциря. Пе-

ристомальная депрессия обширная, примерно в два раза больше перистомального отверстия в диаметре. Присутствуют элементы челюстного аппарата. По форме пирамидки — челюстной аппарат кассидулоидного типа. У экз. SGU KEA 201.1/1-1; 201.1/1-2 сохранились две полупирамидки челюстного аппарата, у экз. SSU KEA 201.1/5 сохранились одна пирамидка и одна полупирамидка челюстного аппарата. Развит перигнатический пояс. Перипрокт супрамаргинальный, расположен в небольшой, неширокой, короткой задней борозде, которая занимает 1/6—1/4 расстояния от апикальной системы до заднего края. Задняя борозда имеет краевое положение, трапециевидной формы, достаточно глубокая. Пластинки интерамбулакальных полей волнообразной формы, широкие, низкие; на одну интерамбулакальную пластинку приходится три—четыре амбулакальных. Иглы тонкие, короткие, с девятью продольными ребрами, в поперечном сечении имеют округлую форму. Туберкуляция можно наблюдать только на небольшом сохранившемся фрагменте оральной стороны панциря. Первичные туберкулы расположены часто, размером 0.25—0.33 мм, между ними расположены более частые вторичные туберкулы размером 0.1—0.13 мм и гранулы.

Размеры в мм: asp — расстояние от апикальной системы до заднего края панциря, ndI — глубина задней борозды, psa — расстояние от переднего края перистомы до переднего края панциря, tl — длина панциря, tw — ширина панциря (по: Kalyakin, 2021, с дополнениями).

Экз. №	tl	tw	psa	asp	ndI
SSU KEA 201.1/1-1; 201.1/1-2	31	29	10.5	17.5	~4
SSU KEA 201.1/2-1; 201.1/2-2	36	33	11.5	17	3.5

Сравнение. По строению апикальной системы наиболее сходен с позднеюрским *N. scutatus* Lamarck, отличается от него формой и положением задней борозды. У *N. scutatus* задняя борозда занимает половину расстояния от апикальной системы до заднего края панциря.

По положению и форме задней борозды сходен с *N. hugi* (Agassis), отличается от него субпеталялоидными абулакрами и вытянутой формой панциря.

От *N. elongatus* Chiplonkar et Badve (турон Индии) отличается формой и положением задней борозды, у *N. elongatus* она занимает половину расстояния от апикальной системы до заднего края панциря. Также у *N. elongatus* мадрепоритовая пластинка соприкасается с пятью окулярными пластинками.

От *N. lorioli* (Cotteau) (байос—сеноман Европы) отличается строением апикальной системы,

овальной формой перистомального отверстия, формой и положением задней борозды. У *N. lorioli* задняя борозда занимает расстояние, несколько большее половины расстояния от апикальной системы до заднего края панциря.

От аптского—раннеальбского *N. cerceleti* (Desor) отличается овальной формой перистомального отверстия, формой и положением задней борозды. У *N. cerceleti* она занимает половину расстояния от апикальной системы до заднего края панциря.

От сеноманского *N. tornacensis* Smiser отличается формой и положением задней борозды, у которого она занимает половину расстояния от апикальной системы до заднего края панциря.

От *N. cordatus* Goldfuss (сеноман Западной Европы) отличается строением апикальной системы, формой панциря, овальной формой и положением перистомы, формой и положением задней борозды. У *N. cordatus* задняя борозда занимает больше половины расстояния от апикальной системы до заднего края панциря.

Материал. Помимо голотипа, шесть экз. в колл. РМЗ СГУ, один образец в колл. Владимиро-Суздальского музея-заповедника, экз. № В-57988, В-57989. Все образцы из типового местонахождения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Nucleolites solovjevi sp. nov. из нижнеальбских отложений Русской плиты характеризует поздние этапы филогенеза рода. Основной отличительной особенностью нового вида является положение задней борозды, которая занимает расстояние, равное 1/4—1/6 от апикальной системы до заднего края панциря и имеет почти краевое положение. Соответствующее положение занимает и перипрокт, что является отражением поздней стадии экзоциклизации апикальной системы у представителей рода (Соловьев, 2014). У большинства *Nucleolites* перипрокт расположен гораздо ближе к апикальной системе, что, соответственно, отражается в размере и форме задней борозды.

Описанный из альбских отложений Владимирской обл. комплекс иглокожих является на данный момент наиболее представительным для нижнемеловых отложений Русской плиты. Установленный новый вид *Nucleolites* позволяет не только существенно расширить палеогеографию этого рода, но и уточнить его морфологию. Особенности тафономии, отразившиеся в высоком темпе захоронения панцирей в осадок, позволили сохранить фрагментам челюстного аппарата у нескольких образцов. Установлено наличие челюстного аппарата кассидулоидного типа у взрослых представителей рода *Nucleolites*, в то

время как А. Смит указывал на отсутствие функциональности челюстного аппарата и, как следствие, — наличие его только у ювенильных особей *Cassiduloida* (Kier, 1974; Smith, 1981, 1984).

Находки комплекса иглокожих в нижнеальбских отложениях Владимирской обл. позволяют предположить, что их проникновение на территорию Центрально-русской провинции Европейской палеобиогеографической области, приведшее к повсеместному расцвету в поздне меловое время, началось именно в альбе, что отчасти согласуется с данными по другим группам фауны (Первушов и др., 1997; Калякин, 2017).

* * *

Авторы выражают искреннюю признательность Д.В. Дуденкову, Д.И. Чечушковой и В.И. Горькавому за помощь в сборе фоссильного материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арендт Ю.А., Кликушин В.Г., Москвин М.М. Органический мир и биогеографическое районирование территории СССР в меловом периоде. Иголокожие // Стратиграфия СССР. Меловая система. Полутом 2. М.: Недра, 1987. С. 249–255.
- Барабошкин Е.Ю., Медов С.А., Никульшин А.С. Стратиграфия и аммониты альба р. Еза (Русская плита) // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии: Матер. X Всеросс. совещ., г. Магадан, 20–25 сентября 2020 г. / Ред. Барабошкин Е.Ю., Гужинов А.Ю. Магадан: ОАО “МАОБТИ”, 2020. С. 28–32.
- Калякин Е.А. Поздне меловые морские ежи Центрально-русской палеобиогеографической провинции // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Сборн. трудов Всеросс. науч. конф. посвященной памяти проф. В.Г. Очева. Саратов: Изд-во СГТУ, 2017. С. 90–96.
- Первушов Е.М., Иванов А.В., Попов Е.В. Средне- и поздне меловая биота юго-востока Европейской палеобиогеографической области // Палеонтол. журн. 1997. № 3. С. 10–16.
- Соловьев А.Н. Особенности распространения морских ежей в юрских и меловых отложениях Восточно-Европейской платформы // Эвстатические колебания уровня моря в фанерозое и реакция на них морской биоты: Матер. совещ. / Ред. Алексеев А.С. М.: ПИН РАН, 2007. С. 34–39.
- Соловьев А.Н. Гетерохронии в эволюции морских ежей // Морфогенез: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия. М.: ПИН РАН, 2014. С. 210–225.
- Стратиграфия СССР. Меловая система. Полутом I / Ред. Москвин М.М. М.: Недра, 1986. 340 с.
- Шмидт О.И., Соловьев А.Н. Отряд *Cassiduloida* // Шмидт О.И. Поздне меловые морские ежи таджикской депрессии. М.-Л.: Гостоптехиздат., 1962. С. 277–325 (Тр. ВНИГРИ. Палеонтол. сборн. Вып. 196).
- Шмидт О.И., Соловьев А.Н. Отряд *Cassiduloida* // Основы палеонтологии. Иголокожие, гемихордовые, погонофоры и щетинкочелюстные / Ред. Геккер Р.Ф. М.: Недра, 1964. С. 171–174.
- Chiplonkar G.W. Echinoids of the Bagh Beds // Proc. Indian Acad. Sci. Sect. B. 1937. V. 6. № 1. P. 60–71.
- Chiplonkar G.W. Echinoids of the Bagh Beds. Part II // Proc. Indian Acad. Sci. Sect. A. 1939. V. 9. № 5. P. 236–247.
- Chiplonkar G.W., Badve R.M. Palaeontology of the Bagh Beds. II. Echinoidea // Proc. Indian Acad. Sci. Sect. B. 1972. V. 76. P. 133–152.
- Gray J. E. An attempt to divide the Echinida, or sea eggs, into natural families // Ann. Philosophy. New ser. 1825. V. 10. P. 423–431.
- Kalyakin E.A. Traces of sublethal injuries in Upper Cretaceous echinoid tests from the vicinity of Volsk (Lower Volga Region) // Paleontol. J. 2021. V. 55. № 9. P. 1039–1048.
- Kier P.M. Revision of the cassiduloid echinoids // Smithsonian Misc. Coll. 1962. V. 144. № 3. P. 1–262.
- Kier P.M. Evolutionary trends and their functional significance in the post-Paleozoic echinoids // The Paleontol. Soc. 1974. Mem. № 5. 95 p.
- Kroh A., Mooi R. World Echinoidea Database. Nucleolites Lamarck, 1801. 2021. URL: <http://www.marinespecies.org/Echinoidea/aphia.php?p=taxdetails&id=512608> (дата обращения 24.01.2023).
- Lamarck J.B. Système des animaux sans vertèbres, ou tableau général des classes, des ordres et des genres de ces animaux... P.: Derteville, 1801. 432 p.
- Lambert J., Thiéry P. Essai de nomenclature raisonnée des Echinides. Fasc. 5. Chaumont: L. Ferrière, 1921. P. 321–384.
- Pomel A. Classification méthodique et genera des Échinides vivante et fossiles. Thèses Docteur Sci. Natur. Alger: Typ. A. Jourdan, 1883. 131 p.
- Smith A.B. Implications of lantern morphology for the phylogeny of post-Paleozoic echinoids // Palaeontology. 1981. V. 24. Pt 4. P. 779–801.
- Smith A.B. Echinoid Palaeobiology. L.: George Allen & Unwin, 1984. 190 p.
- Smith A.B. The Cretaceous Bagh Formation, India: Gondwanan window onto Turonian shallow-water echinoid faunas // Cret. Res. 2010. V. 31. P. 368–386.
- Vadet A. Echinides du Callovien de la Sarthe et de l’Orne. II. A les echinides irregulies: analyse et evolution // Mém. Soc. Acad. Boulonnais. Sér. Hist. Natur. 1997. T. 18. № 2. 140 p.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1. *Nucleolites solovjevi* sp. nov., голотип SSU KEA 201.1/1-1; 201.1/1-2: 1а — вид на оральную сторону панциря изнутри; 1б — вид на аборальную сторону изнутри; 1в — апикальная система, вид изнутри панциря; 1г — строение I интэрамбулакра и петалоидной части I и II амбулакров, вид изнутри панциря; 1д — туберкуляция на оральной поверхности панциря; 1е — две полупирамидки челюстного аппарата; 1ж — перистомальное отверстие, вид изнутри панциря, в центре — скопление мелких игл; Владимирская обл., Юрьев-Польский р-н, с. Павловское; нижний альб, зона *Archthoplites jachromensis*.

Объяснение к таблице VII

Фиг. 1–4. *Nucleolites solovjevi* sp. nov.: 1 – экз. SSU KEA 201.1/2-1; 201.1/2-2: 1а – вид на оральную сторону изнутри, 1б – вид на аборальную сторону изнутри, 1в – апикальная система, вид изнутри панциря, 1г – скопление мелкоразмерных игл (нижняя часть панциря); 2 – экз. SSU KEA 201.1/3, вид сверху; 3 – экз. SSU KEA 201.1/4, вид на оральную сторону изнутри; 4 – экз. SSU KEA 201.1/5, пирамидка челюстного аппарата; Владимирская обл., Юрьев-Польский р-н, с. Павловское; нижний альб, зона *Arcthoplites jachromensis*.

A New Species of *Nucleolites* (Echinoidea, Cassiduloida) from the Lower Albian of Russian Plate

E. A. Kalyakin¹, L. S. Barsukov¹

¹*Saratov State University, Saratov, 410012 Russia*

A new species of *Nucleolites* from the Lower Albian deposits (*Arcthoplites jachromensis* Zone) of the Pavlovskoye section (Yuriev-Polsky district, Vladimir region) was described based on eight specimens. The species characterizes the late stages of the phylogeny of the genus and significantly expands its paleogeography. The taphonomic features of the burial made it possible to trace the structure of the jaw apparatus of the cassiduloid type in adult *Nucleolites*. For the first time in the Albian deposits of the Russian Plate, an extensive echinoderm assemblage, which is the most representative for the Lower Cretaceous deposits of the region as a whole, was established.

Keywords: Cassiduloida, *Nucleolites*, echinoids, Lower Cretaceous, Albian, Russian plate

УДК 565.79:595.792.13(470.318)

ПЕРВАЯ ИСКОПАЕМАЯ НАХОДКА ИХНЕВМОНИД ПОДСЕМЕЙСТВА РОЕМЕНИИНАЕ (HYMENOPTERA, ICHEUMONIDAE) С ОПИСАНИЕМ НОВОГО РОДА И ВИДА ИЗ БАЛТИЙСКОГО ЯНТАРЯ

© 2023 г. А. Р. Манукян*

Калининградский музей янтаря, Калининград, 236016 Россия

*e-mail: manukyan@list.ru

Поступила в редакцию 16.05.2023 г.

После доработки 05.06.2023 г.

Принята к публикации 05.06.2023 г.

Впервые обнаружен ископаемый представитель ихневмонид подсемейства Poemeniinae из поздне-эоценового балтийского янтаря; описан как *Amberpoemenia kirejtshuki* gen. et sp. nov. Ископаемый род *Amberpoemenia* в составе подсемейства занимает изолированное положение и обладает признаками специализации, не характерными для рецентных представителей Poemeniinae.

Ключевые слова: верхний эоцен, Прибалтика, наездники, *Amberpoemenia kirejtshuki* gen. et sp. nov.

DOI: 10.31857/S0031031X23060065, EDN: FWMTFS

ВВЕДЕНИЕ

Представители подсемейства Poemeniinae — наездники со стройным, удлинённым, слабо сжатым с боков телом и длинным яйцекладом. Известны как идиобионтные эктопаразиты различных ксилофагов, в первую очередь, это семейства Cerambycidae, Buprestidae (Coleoptera) и Siricidae (Hymenoptera) (Khalaim, 2019, с. 417, 418). Реже они паразитируют в других насекомых, ведущих сходный образ жизни: Xiphydriidae (Hymenoptera), Curculionidae (Coleoptera), Sesiidae (Lepidoptera), а также как клептопаразиты в гнездах ос-крабронид (Crabronidae) в стволах деревьев и подобных укрытиях.

Подсемейство входит в состав монофилетической группы Pimpliformes наряду с подсемействами Acaenitinae, Collyriinae, Cyloceriinae, Diacritinae, Orthocentrinae, Pimplinae и Rhyssinae (Klopfstein et al., 2018). Г. Таунсом (Townes, 1969) поемениины рассматривались в ранге трибы в составе Pimplinae и включали в себя роды Deuteroxorides Viereck, 1914, Cnastis Townes, 1957, Eugalta Cameron, 1899, Ganodes Townes, 1957, Neoxorides Clement, 1938, Podoschistus Townes, 1957 и Poemenia Holmgren, 1859. Позже был установлен их самостоятельный статус в ранге подсемейства (Gauld, 1991), в состав которого входили трибы Poemeniini, Pseudorhyssini и Rodrigamini. Поскольку впоследствии триба Pseudorhyssini была перенесена в подсем. Pimplinae (Klopfstein et al., 2018), Poemeniinae в настоящее время состоит

только из двух триб — монотипной Rodrigamini Wahl et Gauld, 1998 и Poemeniini Narayanan et Lal, 1953; к последней трибе относятся все остальные роды подсемейства, отмеченные Таунсом (Townes, 1969), а также позже описанные Dolichotrochanter Sheng, 2006 и Guptella Wahl et Gauld, 1998.

Согласно О. Варге (Varga, 2015), по результатам сборов в Карпатах, поемениины наиболее многочисленны в предгорном смешанном хвойно-широколиственном поясе на высоте 150–400 м над уровнем моря. Несмотря на присутствие лиственных деревьев: дуба (*Quercus robur* и *Q. rubra*), граба (*Carpinus* sp.), ясеня (*Fraxinus* sp.), здесь поемениины паразитируют на ксилобионтах сосновых *Abies alba*, *Picea abies* и *Pinus sylvestris*. Более отчетливая связь поемениин с хвойными была обнаружена в хвойно-бореальном (900–1600 м над уровнем моря) и субальпийском поясах (1400–2061 м над уровнем моря).

В данной работе приводится описание нового рода и вида, впервые обнаруженного ископаемого представителя подсемейства Poemeniinae в балтийском янтаре.

Автор выражает признательность Д.Р. Каспаряну (Зоологический ин-т РАН, С.-Петербург, далее ЗИН РАН) за многочисленные консультации и помощь при идентификации экземпляра, а также А.П. Расницыну (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, Москва, далее ПИН РАН) за полезные замечания и подсказки на финальной стадии подготовки статьи. Многие недо-

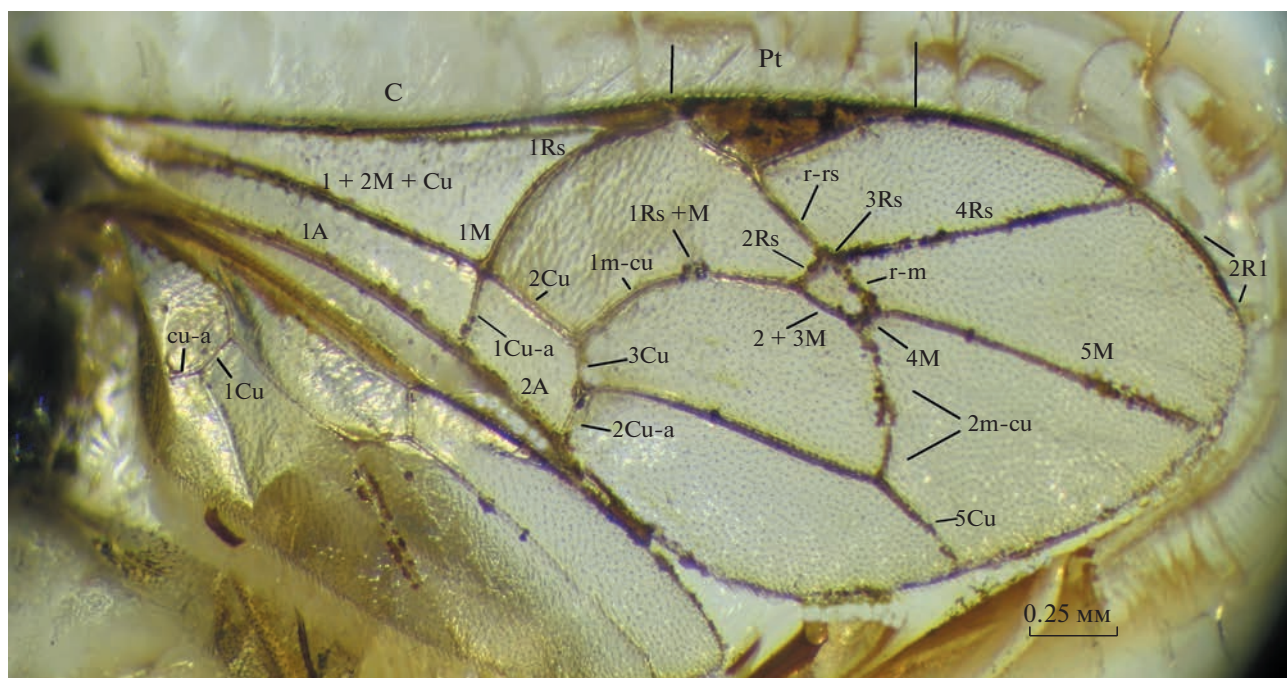


Рис. 1. *Amberpoemenia kirejtshuki* sp. nov., голотип КМЯ № 1423, переднее крыло.

ступные для меня литературные источники были предоставлены А.И. Халаимом (ЗИН РАН; Universidad Autónoma de Tamaulipas, Ciudad Victoria, Tamaulipas, Mexico); большую организационную помощь оказали В.М. Заика (Калининград) и А.В. Смирнова (Калининградский музей янтаря, далее КМЯ).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Название деталей строения тела приведены по: Каспарян (1981), Broad et al. (2018); жилкование по: Huber, Sharkey (1993), Копылов (2009); обозначения жилок и ячеек показаны на рис. 1. Фотографии подготовлены с помощью фотокамеры Canon EOS 6D, соединенной со стереомикроскопами Leica, M60. Для стекинга по фокусу использовалась программа Helicon Focus 8.2.0. Все размеры приведены в мм. Образец размером $17 \times 11 \times 5$ мм; балтийский янтарь из карьера Приморский калининградского месторождения (п. Янтарный, РФ; 54.9° с.ш., 19.9° в.д.; палеоординаты 53.9° с.ш., 15.2° в.д.; по: Paleobiology Database, 2023); со следами небольшой пиритизации между слоями янтаря. Янтарь приабонского (поздний эоцен) возраста (Perkovsky et al., 2007; Александрова, Запорожец, 2008а, б; Paleobiology Database, 2023). Голотип хранится в колл. КМЯ.

СЕМЕЙСТВО ICHNEUMONIDAE LATREILLE, 1802

ПОДСЕМЕЙСТВО РОЕМЕНИИНАЕ NARAYANAN ET LAL, 1953

Триба Poemeniini Narayanan et Lal, 1953

Род *Amberpoemenia* Manukyan, gen. nov.

Название рода — от *amber* англ. — янтарь и *Poemenia* — названия типового рода подсемейства.

Типовой вид — *Amberpoemenia kirejtshuki* sp. nov.

Диагноз. Наличник узкий, ширина в 4.2 раза больше высоты посередине, с отчетливой вырезкой посередине, верхняя губа выдается из-под наличника. Мандибулы направлены вперед, умеренно длинные, на вершине согнуты почти под углом 90° ; ширина в основании в 1.3–1.4 раза больше ширины на вершине; двузубые, верхний зубец отчетливо длиннее нижнего. Виски гладкие и широкие, их максимальная ширина в два раза меньше ширины глаза. Среднеспинка без нотаул, гладкая (полированная), в очень тонкой пунктировке. Эпикнемальный (препектальный) валик полностью отсутствует. Мезоплевральный шов с отчетливым изгибом в сторону мезоплевральной ямки. Пропедеум без валиков. Зеркальце в переднем крыле закрытое; нервлюс интерстициальный и инквивальный. Коготки простые, без базального зубца, острые, резко загнутые почти под прямым углом. Длина первого тергита в 4.1 раза



Рис. 2. *Amberpoemenia kirejtshuki* sp. nov., голотип КМЯ № 1423, общий вид, правая латеральная поверхность.

больше максимальной ширины. Метасома в тонко шагренированной матовой скульптуре. Парамеры чечевицеобразной (линзовидой) формы, несклеротизованные, эдеагус крючковидно загнут книзу.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От всех известных родов подсем. Роеменииные отличается отсутствием нотаул на среднеспинке, которые у прочих родов отчетливые, глубокие, обычно более или менее сходятся в центре и почти доходят до заднего края среднеспинки, придавая ей трехдольный вид.

По такому признаку, как отсутствие эпикнемального (препектального) валика, *Amberpoemenia* сближается с родами *Deuteroxorides*, *Neoxo-*

rides, *Podoschistus* и *Poemenia*. Помимо отсутствия нотаул на среднеспинке, от этих родов дополнительно отличается: от *Deuteroxorides* — двузубыми мандибулами и отсутствием дополнительно отростка на коготках передних и средних ног; от *Neoxorides* — двузубыми мандибулами и отсутствием склеротизованной площадки в основании парамер самца; от *Podoschistus* — гладкими висками, которые у *Podoschistus* в грубой скульптуре.

По таким признакам, как двузубые мандибулы и коготок без предвершинного зубца, сходен с родом *Poemenia*, от которого отличается узким наличником, закрытым зеркальцем и отсутствием грубой скульптуры на висках.



Рис. 3. *Amberpoemenia kirejtshuki* sp. nov., голотип КМЯ № 1423, голова, левая латеральная поверхность.

От рода *Rodrigama* Gauld, 1991 отчетливо ограничен отсутствием центрального ромбического поля на втором и третьем тергитах метасомы.

Amberpoemenia kirejtshuki Manukyan, sp. nov.

В и д н а з в а н в честь выдающего российского исследователя рецентных и ископаемых жесткокрылых насекомых (Coleoptera) и знатока “янтарных” фаун А.Г. Кирейчука (ЗИН РАН).

Г о л о т и п — КМЯ № 1423, самец (рис. 2), насекомое полной сохранности, тело находится между слоями янтаря. Мезоплевра частично и метоплевра слева прикрыты включением газа. Покровы частично обесцвечены.

О п и с а н и е (рис. 1–8). Лицо со слабым утолщением посередине, края лица параллельные, высота равна максимальной ширине (рис. 3, 4). Длина щеки составляет 0.7 базальной ширины мандибул. Ширина ротовой выемки в 7.3 раза больше базальной ширины мандибул. Затылоч-

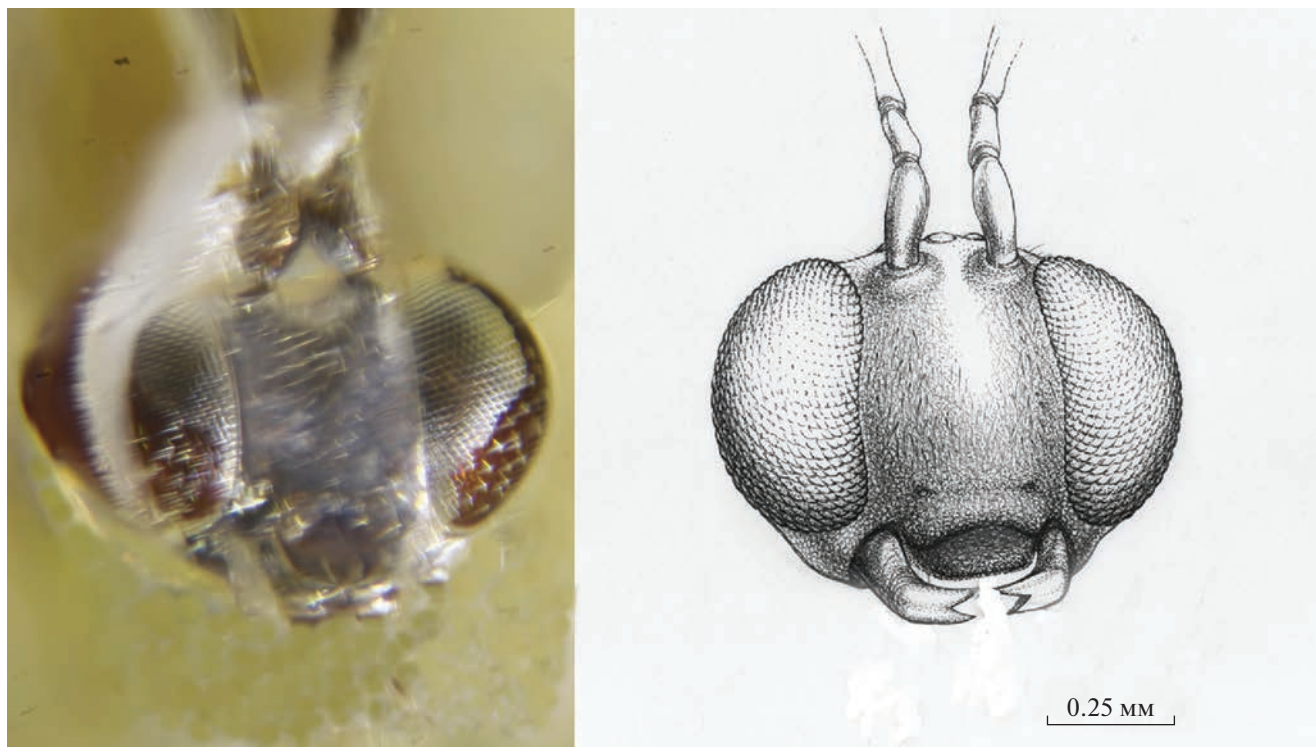


Рис. 4. *Amberpoemenia kirejtshuki* sp. nov., голотип КМЯ № 1423, голова спереди; фото и прорисовка.

ный валик полный. Лоб плоский, глазки расположены близко друг к другу, глазковое поле отдалено как от затылочного, так и от края глаза на значительное расстояние: расстояние от латерального глазка до края глаза более чем втрое превышает диаметр глазка, расстояние от латерального глазка до среднего равно диаметру глазка. Скапус удлиненный, его длина в 3.8 раза больше максимальной ширины; длина педицеллюса в 1.5 раза больше максимальной ширины. Жгутик 22-члениковый, нитевидный, едва утонченный на вершине, апикальный членик конический. Длина всех члеников больше их ширины; длина первого членика в 5.0, второго в 4.0, третьего в 3.4, четвертого — в 3.0 раза больше максимальной ширины. Переднеспинка по центру глубоко вдавленная, заднебоковые углы узкие, не утолщены в основании крыла, эпомии резкие. Среднеспинка округлой формы (рис. 5), не вытянутая, отделена от заднешитика нерезкой поперечной канавкой, нотаулы отсутствуют. Щитик окаймлен только на передней трети. Мезоплевры выпуклые, гладкие, овальной формы, вытянуты кзади; область, примыкающая к средним тазикам, заострена; стернаулы отсутствуют; мезостернальный шов резкий и глубокий. Постпектальный валик стертый. Пропедеум вытянуто-овальной

формы, конусообразно заострен на вершине, без полей, в тонкой редкой пунктировке и в сравнительно длинном редком прилегающем опушении. Метоплевры гладкие, плевральный валик тонкий и отчетливый.

Тазики и вертлуги ног удлиненные. Соотношение длина/максимальная ширина для тазиков составляет: для передних ног 1.5, для средних — 2.7, для задних — 1.3. Вертлуги задних ног тонкие и удлиненные, их длина в 3.8 раза больше максимальной ширины. Бедрa задних ног слабо утолщены, их длина в шесть раз больше максимальной ширины. Голени задних ног удлиненные, их длина в 12.5 раз больше ширины. Шпоры тонкие и острые. Задние лапки снизу в расположенных в два ряда острых шипах. Коготки маленькие, острые, загнутые почти под углом 90°. Аролии длинные, выступают за вершину коготков.

Длина переднего крыла в 2.5 раза больше ширины (рис. 1, 2), крыловая пластина тонкая, прозрачная. Птеростигма сравнительно короткая и широкая, ее длина в четыре раза больше ширины. Жилка r-rs в переднем крыле в 2.9 раза короче жилки 4Rs; жилка 3Rs едва намечена. Метакarp (2R1) почти доходит до вершины крыла. Рамулюс (1Rs + M) имеется. Жилка 1m-cu изо-



Рис. 5. *Amberpomenia kirejtshuki* sp. nov., голотип КМЯ № 1423, голова и среднеспинка сверху.

гнутая, 2Rs + М прямая; r-rs соединяется с птеростигмой перед ее серединой. Длина маргинальной ячейки (радиальной по: Townes, 1969) в 2.6 раза больше ширины. Зеркальце условно четырехугольное (если пренебречь очень короткой жилкой 3Rs), сидячее, высота в 1.6 раза больше максимальной ширины; длина 2 + 3-М в 1.6 раза больше длины 2Rs, r-m в 2.6 раза больше 4-М.

Жилка 2m-cu сильно инклинальная, вероятно, с двумя буллами. Нервулюс (1cu-a) интерстициальный и инклинальный. Нервеллюс (1Cu + cu-a) в заднем крыле надломлен отчетливо ниже середины.

Метасома сжатая в дорсовентральном направлении, с восемью видимыми тергитами (рис. 6–8). Первый сегмент метасомы прямой

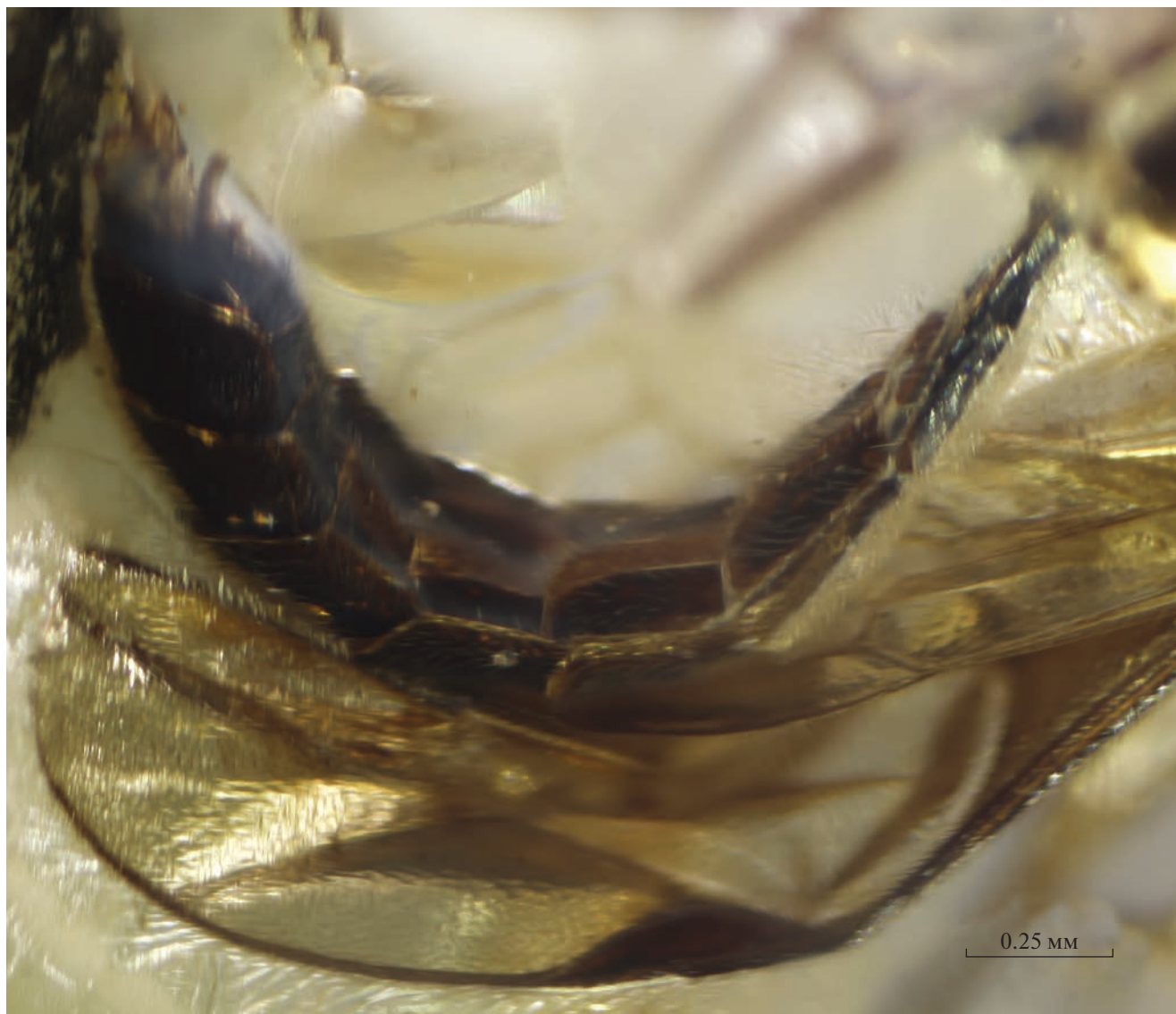


Рис. 6. *Amberpomenia kirejtshuki* sp. nov., голотип КМЯ № 1423, метасома, вентральная поверхность.

(рис. 7), слабо расширяется по направлению к дыхальцам, более резко — за дыхальцами; сбоку за дыхальцами отчетливо выпуклый; дыхальца маленькие, расположены перед серединой тергита; глиммы имеются; вентро-латеральные валики резкие, доходят до вершины тергита, дорсолатеральные валики отсутствуют; стернит прерывается на уровне дыхалец. Длина второго тергита чуть больше максимальной ширины. Тергиты 3–8 поперечные. Латеротергиты 2–7 широкие, от дорсальной части тергитов отделены мембранозным несклеротизированным участком (рис. 8).

Тело преимущественно гладкое (полированное), кроме метасомы, которая слабо блестящая, почти матовая. Покровы головы и мезосомы не пунктированы, или в очень редкой и тонкой пунктировке и опушении. Окраска равномерно коричнево-черного цвета; голени и лапки передних ног, средние ноги — полностью, задние за бедром — светло-желтого (возможно, исходно желто-лимонного) цвета.

Размеры (в мм). Длина тела 5.1–5.2, длина переднего крыла около 4.0.

Материал. Голотип.



Рис. 7. *Amberpomenia kirejtshuki* sp. nov., голотип КМЯ № 1423, метасома, 1–2-й тергиты, левая латеральная поверхность.



Рис. 8. *Amberpomenia kirejtshuki* sp. nov., голотип КМЯ № 1423, метасома, 2–4-й тергиты, левая латеральная поверхность.

ОБСУЖДЕНИЕ

Род *Amberpoemenia* gen. nov. отличает ряд признаков, которые определяют его изолированное положение среди прочих поемениин. В ряду признаков наиболее важными апоморфиями являются: необычная для поемениин “однодольная”, без нотаул, округлой формы среднеспинка, сокращенное число члеников жгутика усика, гладкие, непунктированные голова и мезосома, отсутствие базального зубца на коготках, а также модифицированный наличник. Разнообразие форм наличника поемениин — от умеренно широкой, выпуклой, чечевицеобразной, квадратной, до почти плоской — отмечал Таунс (Townes, 1969). Не исключена биологическая связь рода *Amberpoemenia* с ксилобионтами производителя балтийского янтаря *Pinus succinifera* (Goeppert et Berendt, 1845). Данные, свидетельствующие в пользу такой гипотезы, приводятся Варгой (Varga, 2015; см. Введение).

Таким образом, настоящая работа указывает на большее таксономическое разнообразие ихневмонид в “янтарном” лесу, чем казалось ранее (см. Манукян, 2023, с. 90). Можно предположить, что при целенаправленном поиске могут быть обнаружены другие, известные в современной фауне подсемейства ихневмонид. Также весьма вероятны новые находки таксонов, известных в балтийском янтаре лишь по единичным экземплярам: *Diplazontinae*, *Pimplinae*, *Stilbopinae*, *Tryphoninae* и др. Находка представителя подсем. *Poemeniinae* дополняет список перепончатокрылых (сем. *Siricidae*: Манукян, Смирнова, 2021; неопубл. данные КМЯ), связанных предположительно непосредственно с янтареносным деревом.

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.
- Каспарян Д.Р. Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 3. Перепончатокрылые. Третья часть. 27. Отряд Hymenoptera — перепончатокрылые, семейство Ichneumonidae — ихневмониды, Введение. Л.: Наука, 1981. С. 1–32 (Определители по фауне, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 129).
- Копылов Д.С. Новое подсемейство настоящих наездников из нижнего мела Забайкалья и Монголии (Insecta: Hymenoptera: Ichneumonidae) // Палеонтол. журн. 2009. № 1. С. 76–85.
<https://doi.org/10.1134/S0367144519040154>
- Манукян А.Р. Новый вид рода *Crusopimpla* Kopylov et al., 2018 (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae) из верхнеэоценового балтийского янтаря // Палеонтол. журн. 2023. № 3. С. 84–91.
<https://doi.org/10.31857/S0031031X23030121>
- Манукян А.Р., Смирнова А.В. Новые данные по семейству *Siricidae* (Hymenoptera, Symphyta) в балтийском янтаре // Палеонтол. журн. 2021. № 2. С. 42–51.
<https://doi.org/10.31857/S0031031X21020094>
- Broad G.R., Shaw M.R., Fitton M.G. Ichneumonid Wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae): Their Classification and Biology // Handbooks for the Identification of British Insects. 2018. V. 7. № 12. P. 1–37.
- Gauld I.D. The Ichneumonidae of Costa Rica. 1. Introduction, keys to subfamilies, and keys to the species of the lower pimpliform subfamilies Rhyssinae, Poemeniinae, Acaenitinae and Cyloceriinae // Mem. Amer. Ent. Inst. 1991. № 47. P. 10–589.
- Huber J.T., Sharkey M.J. Structure // Hymenoptera of the World: an Identification Guide to Families / Eds. Goulet H., Huber J.T. Ottawa, 1993. P. 13–59.
- Khalaim A.I. Subfamily Poemeniinae // Annotated Catalogue of the Hymenoptera of Russia. V. II. Apocrita: Parasitica / Eds. Belokobylskij S.A., Samartsev K.G., Il'inskaya A.S. St. Petersburg, 2019. P. 417–418 (Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci. Suppl. 8).
- Klopfstein S., Langille B., Spasojevic T. et al. Hybrid capture data unravel a rapid radiation of pimpliform parasitoid wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimpliformes) // Syst. Entomol. 2018. V. 44. P. 361–383.
<https://doi.org/10.1111/syen.12333>
- Paleobiology Database [URL: <https://paleobiodb.org/#/>] (дата обращения: 11.03.2023).
- 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.
- Townes H.T. Genera of Ichneumonidae, Part 1 (Ephialtinae (Pimplinae), Tryphoninae, Labiinae, Adelognathinae, Xoridinae, Agriotypinae) // Mem. Amer. Ent. Inst. 1969. № 11. P. 131–135.
- Varga O. A review of the subfamily Poemeniinae Narayanan & Lal, 1953 (Hymenoptera, Ichneumonidae) from Carpathians // J. Insect Biodiv. 2015. V. 3. № 7. P. 1–14.

The First Fossil Find of Darwin Wasps of the Subfamily Poemeniinae (Hymenoptera, Ichneumonidae) with Description of a New Genus and Species in Baltic Amber

A. R. Manukyan

Kaliningrad Regional Amber Museum, Kaliningrad, 236016 Russia

A fossil representative of Darwin wasps of the subfamily Poemeniinae was first discovered from the Late Eocene Baltic amber; the *Amberpoemenia kirejtshuki* gen. et sp. nov. has been described. The fossil genus *Amberpoemenia* in the subfamily occupies an isolated position having features of specialization that are not typical of the recent representatives of the subfam. Poemeniinae.

Keywords: Upper Eocene, Baltic, ichneumon wasps, *Amberpoemenia kirejtshuki* gen. et sp. nov.

УДК 568.171.1:551.736.3(470.56)

НОВЫЙ ПАРЕЙАЗАВР (PARAREPTILIA) ИЗ НИЖНЕВЯТСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ВЕРХНЕЙ ПЕРМИ ОРЕНБУРГСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2023 г. Е. И. Бояринова^{a, b, *}, В. К. Голубев^{a, **}

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

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

*e-mail: bojarinova@paleo.ru

**e-mail: vg@paleo.ru

Поступила в редакцию 25.05.2023 г.

После доработки 03.06.2023 г.

Принята к публикации 03.06.2023 г.

По изолированным остаткам посткраниального скелета крупной взрослой особи парейазавра из нижневятских отложений местонахождения Преображенка-2 (Оренбургская обл.) описаны новые род и вид — *Senectosaurus karamzini* gen. et sp. nov. Новый парейазавр характеризуется крупными посткраниальными остеодермами платформенного типа. Остеодермы уплощенные, с плоской вентральной и слабовыпуклой дорсальной поверхностями, с одной–тремя контактными площадками от зубчатого или чешуйчатого шовного соединения с соседними остеодермами, без дорсального возвышения и опоясывающих ямок и с многочисленными крупными ямками на дорсальной поверхности платформы. Отсутствие дорсального возвышения отличает нового парейазавра от всех известных парейазавров с посткраниальными остеодермами.

Ключевые слова: Parareptilia, парейазавры, остеодермы, Восточная Европа, Оренбургская обл., верхняя пермь, нижневятский подъярус

DOI: 10.31857/S0031031X23060028, **EDN:** FTBYOQ

ВВЕДЕНИЕ

Парейазавры являются крупнейшими представителями подкласса Parareptilia с размерами тела до 3 м и весом до 1.5 т (Romano et al., 2021). Они были широко распространены в позднепермских сообществах тетрапод Восточной Европы, в которых занимали нишу крупных фитофагов. Список валидных таксонов восточноевропейских парейазавров включает в себя четыре рода и шесть видов: *Deltavjatia rossica*, *Proelginia permiana*, *Scutosaurus karpinskii*, *S. tuberculatus*, *S. itilensis*, *Obirkovia gladiator* (Ивахненко, 2008). Одна из важнейших особенностей парейазавров — остеодермы, располагавшиеся в толстой коже животных и формировавшие панцирь, в разной степени развитый у различных представителей этой группы (Lee, 1997; Boyarinova et al., 2019; Boyarinova, Golubev, 2022; Бояринова, Ван ден Брандт, 2023). Будучи крепкими костными образованиями, посткраниальные остеодермы хорошо сохраняются в ископаемом состоянии. В Восточной Европе они обнаружены в 43 местонахождениях (81% всех известных местонахождений парейазавров), в т.ч. и во всех типовых местонахождениях, что позволяет уверенно соотнести их с известными таксонами парейазавров.

Систематика парейазавров традиционно строится на особенностях морфологии черепа, поэтому для точной их диагностики требуются находки краниальных остатков. Публикации, в которых для этих целей использовался посткраниальный материал и, в частности, остеодермы, немногочисленны. Г. Сили при описании нового вида парейазавра *Pareiasaurus baini* (ныне *Bradysaurus baini*) отмечал, что расположение остеодерм может быть специфической чертой данного вида (Seeley, 1892). Позднее он описал новый вид *Pareiasaurus steemkampensis* на основе только лишь кожных окостенений (Seeley, 1908). Это первая и единственная публикация, в которой для выделения вида парейазавров рассматривались только остеодермы. В 1914 г. Д. Уотсон охарактеризовал известные на тот момент таксоны южноафриканских парейазавров, включив в диагнозы краткие описания остеодерм и степень развития панциря (Watson, 1914). В.П. Амалицкий, выделяя новые виды восточноевропейских парейазавров *Pareiasaurus karpinskii* (ныне *Scutosaurus karpinskii*) и *P. tuberculatus* (ныне *Scutosaurus tuberculatus*), в очень кратких диагнозах, помимо общей длины скелета и черепа, упоминает форму остеодерм и их местоположение в скелете (Amalitzky, 1922).

Л. Бунстра (Boonstra, 1934) в работе, посвященной панцирю парейазавров, охарактеризовал остеодермальный покров и отдельные остеодермы всех известных на тот момент таксонов парейазавров, в т.ч. и восточноевропейского *Scutosaurus*. Однако в этой работе кожные окостенения не рассматривались в качестве диагностического материала, и их описания не были достаточно детальными.

Методика определения таксонов парейазавров на основе морфологических особенностей отдельных остеодерм и остеодермального паттерна не разработана до сих пор. Однако подобная методика существует и успешно применяется в систематике таких групп тетрапод, как ящерицы (Hoffstetter, 1962; Strahm, Schwartz, 1977), амфибии-хрониозухии (Голубев, 2000; Шишкин и др., 2014), крокодилы (Hill, 2010; Montefeltro, 2019). Проведенное нами изучение всего материала по посткраниальным остеодермам восточноевропейских парейазавров показало, что конкретные местонахождения содержат остеодермы определенной морфологии и что остеодермы разных родов парейазавров морфологически отличаются друг от друга. Это свидетельствует о высоком потенциале посткраниальных остеодерм для точной таксономической диагностики остатков парейазавров.

Посткраниальные остеодермы парейазавров бывают трех типов: сферические, конические и платформенные. Здесь и далее в описании морфологии остеодерм парейазавров мы используем терминологию, предложенную ранее (Бояринова и др., 2022; Boyarinova, Golubev, 2022; Бояринова, Ван ден Брандт, 2023). Платформенные остеодермы (рис. 1, а) самые распространенные. Они известны у всех валидных родов парейазавров, для которых установлено наличие посткраниальных кожных окостенений. Сферические остеодермы известны только у восточноевропейских *Deltavjatia* и *Scutosaurus* и южноафриканского *Pareiasuchus*, конические — у *Scutosaurus* и *Pareiasuchus*.

Платформенные остеодермы *Deltavjatia* отличаются наиболее простым строением (рис. 1, б–д). Остеодермы билатерально-симметричные, мелкого размера (до 3 см по длинной оси). Платформа часто массивная. Кайма узкая, как правило, незамкнутая: сзади часто либо очень узкая, либо совсем отсутствует. Дорсальное возвышение крупное, высокое, полусферической формы, обычно занимает центральное положение. Ямки на кайме и дорсальном возвышении отсутствуют. Кроме описанного типа платформенных остеодерм, который может быть назван основным, в шейной области и передней части тела присутствуют остеодермы-спутники (рис. 1, г, д). Остеодермы-спутники прилегают к основным остеодермам спереди, образуя с ними плотный кон-

такт. Они могут иметь самую разную форму, которая часто не является билатерально-симметричной. Большую часть остеодермы-спутника составляет кайма; дорсальное возвышение, если присутствует, то обычно некрупное, шиповидной, конической или куполовидной формы, часто смещено к самому заднему краю, плотно прилегая к передней поверхности дорсального возвышения основной остеодермы и образуя с ним единую структуру.

Остеодермы *Proelginia* мелких или средних размеров (до 4 см по длинной оси), представлены только платформенным типом; дорсальное возвышение без апикальной ямки; кайма широкая, незамкнутая, состоит из двух неравных лопасти, на дорсальной поверхности обычно располагаются радиальные гребни (рис. 1, з, и), ямки на кайме отсутствуют. Как и у *Deltavjatia*, в передней части посткраниального остеодермального покрова *Proelginia* присутствуют основные остеодермы и остеодермы-спутники. У остеодерм-спутников дорсальное возвышение может отсутствовать.

На теле *Scutosaurus* располагалось много отличных друг от друга платформенных остеодерм — их топографическая изменчивость была подробно изложена нами (Boyarinova, Golubev, 2022). Тем не менее, они имеют некоторые общие характеристики (рис. 1, е, ж), отличающие их от остеодерм других парейазавров: размер обычно средний или крупный (3–10 см по длинной оси); широкая платформа округлой или овальной при виде сверху формы; хорошо развита кайма, которая может быть незамкнутой при наличии боковой или задней вырезки; хорошо выраженное дорсальное возвышение кратерного, куполовидного, конического или пирамидального типа, располагающееся преимущественно на центральной части платформы; замкнутые и краевые опоясывающие ямки и радиальные гребни на дорсальной стороне каймы; могут присутствовать задние или краевые ямка и вырезка.

Из ряда восточноевропейских местонахождений — Боевой и Пронькино (Оренбургская обл.), Вязники и Гороховец (Владимирская обл.), Куверба (Нижегородская обл.), Савватий (Вологодская обл.) — известны мелкие остеодермы (шириной не более 1 см), с очень тонкой и уплощенной платформой, с высоким шиповидным дорсальным возвышением, которое часто смещено к краю остеодермы, с относительно узкой каймой, максимальная ширина которой, как правило, не превышает толщину основания дорсального возвышения; дорсальная поверхность каймы покрыта ячеистым орнаментом, образованным мелкими ямками. Данные остеодермы ассоциируют с *Obirkovia*, единственным представителем семейства *Elginiidae* в Восточной Европе (Буланов, Яшина, 2005, с. 88), благодаря характерной ячеи-

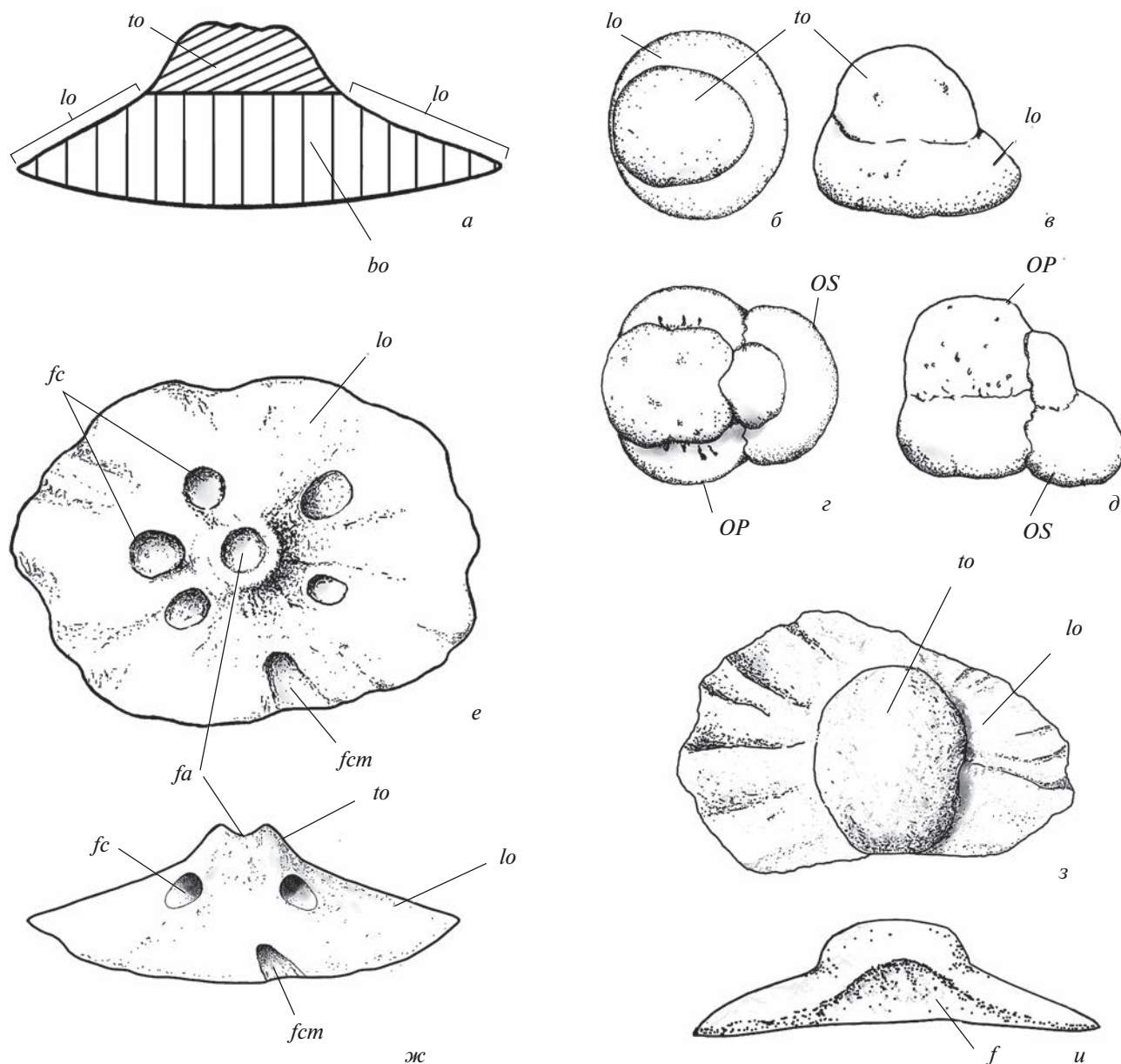


Рис. 1. Посткраниальные остеодермы восточноевропейских парейазавров: *a* – генеральная схема строения платформенной остеодермы парейазавров, поперечный срез; *б–д* – *Deltavjatia rossica*: *б*, *в* – основная остеодерма, вид сверху и сбоку; *з*, *д* – основная остеодерма в сочленении с остеодермой-спутником, вид сверху и сбоку; *е*, *ж* – *Scutosaurus tuberculatus*, вид сверху и сбоку; *з*, *и* – *Proelginia permiana*, вид сверху и спереди. Обозначения: *bo* – платформа (basis osteoderm), *f* – контактная площадка, *fa* – апикальная ямка (fossa apicalis), *fc* – опоясывающие ямки (fossae circumcinctae), *fcm* – краевые опоясывающие ямки (fossae circumcinctae marginales), *lo* – кайма (limbus basis osteoderm), *OP* – основная остеодерма, *OS* – остеодерма-спутник, *to* – дорсальное возвышение (tuber osteoderm).

стой скульптуре и шиповидному дорсальному возвышению.

В верхнепермских местонахождениях парейазавров Европейской России присутствуют остеодермы, которые морфологически сильно отличаются от остеодерм *Deltavjatia*, *Proelginia*, *Scutosaurus* и *Elginiidae*. Очевидно, восточноевропейская

фауна парейазавров была таксономически более разнообразной по сравнению с тем, что нам известно о ней в настоящее время. В 2003 г. В.К. Голубевым на русловой отмели возле правого берега р. Кама у д. Харины в Кировской обл. (местонахождение Аверинское-3) была найдена остеодерма парейазавра, предварительно определенного как

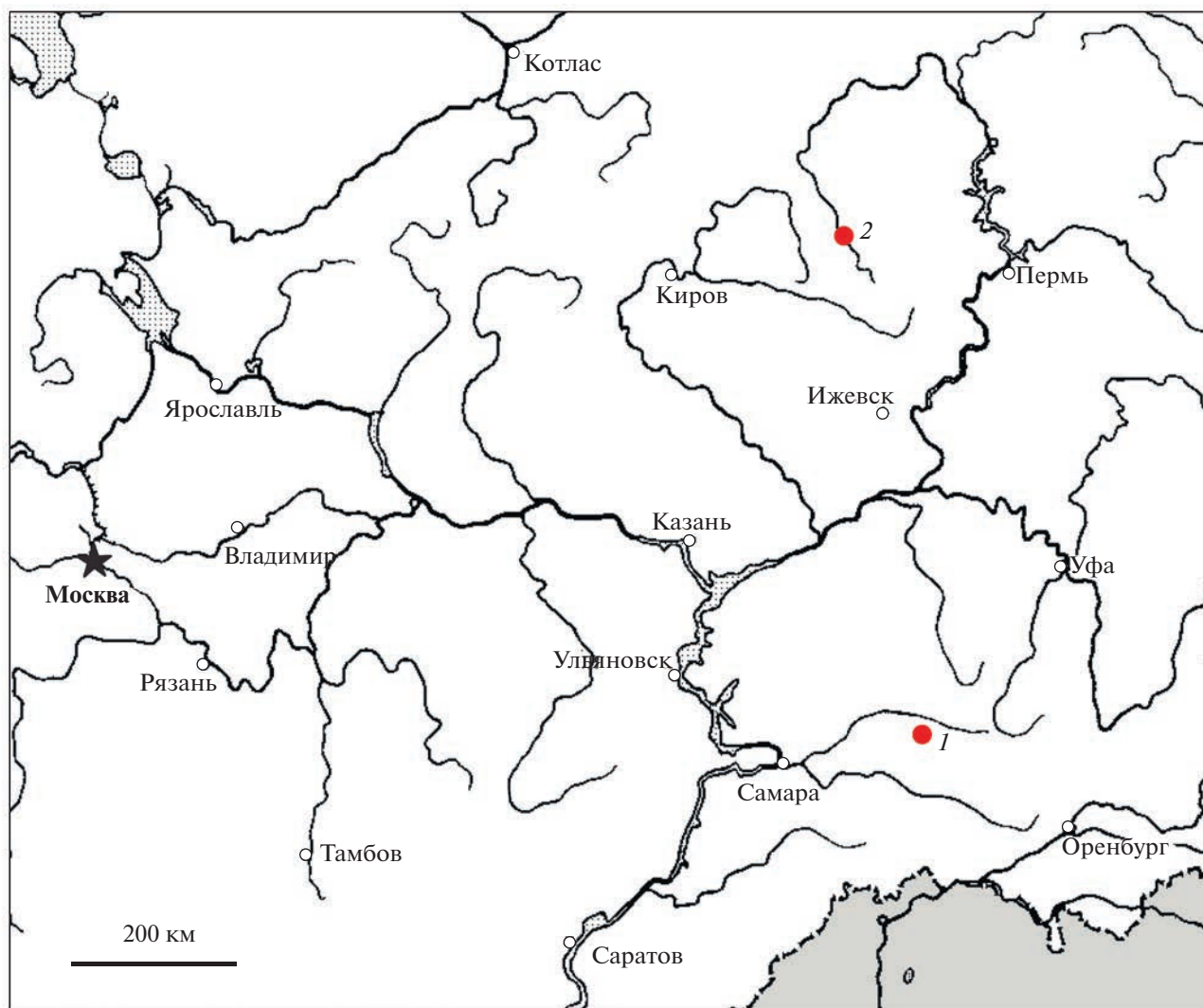


Рис. 2. Схема расположения местонахождений позднепермских тетрапод: 1 – Преображенка-2, 2 – Аверинское-3.

Scutosaurus cf. *karpinskii* (экз. ПИН, № 2895/13). В 2008 г. в Оренбургской обл. экспедицией Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН было открыто новое местонахождение пермских тетрапод Преображенка-2, в котором был найден развалившийся скелет парейазавра с платформенными остеодермами среднего и крупного размера (3–7 см). Обнаруженные остеодермы оказались непохожими на остеодермы парейазавров из большинства других местонахождений Восточной Европы, но при этом одна из них (экз. ПИН, № 5864/1-2) морфологически почти идентична остеодерме из Аверинского-3. Они характеризуются овальной при виде сверху формой, уплощенной платформой с плоской вентральной и слабо выпуклой дорсальной поверхностями, наличием одной контактной поверхности от зуб-

чатого шовного соединения с соседней остеодермой, отсутствием дорсального возвышения и опоясывающих ямок и присутствием многочисленных крупных замкнутых и краевых ямок на дорсальной поверхности платформы. Отсутствие дорсального возвышения отличает остеодермы из Аверинского-3 и Преображенки-2 от таковых всех известных парейазавров. То, что эти остеодермы обнаружены в местонахождениях, удаленных друг от друга почти на 650 км (рис. 2), и неизвестны в одних и тех же местонахождениях совместно с остатками *Deltavjatia*, *Proelginia*, *Scutosaurus* и *Elginiidae*, по нашему мнению, свидетельствует о том, что они принадлежат особой форме парейазавров, которую мы описываем в качестве нового рода и вида. Новый таксон устанавливается исключительно по остеодермам, по-

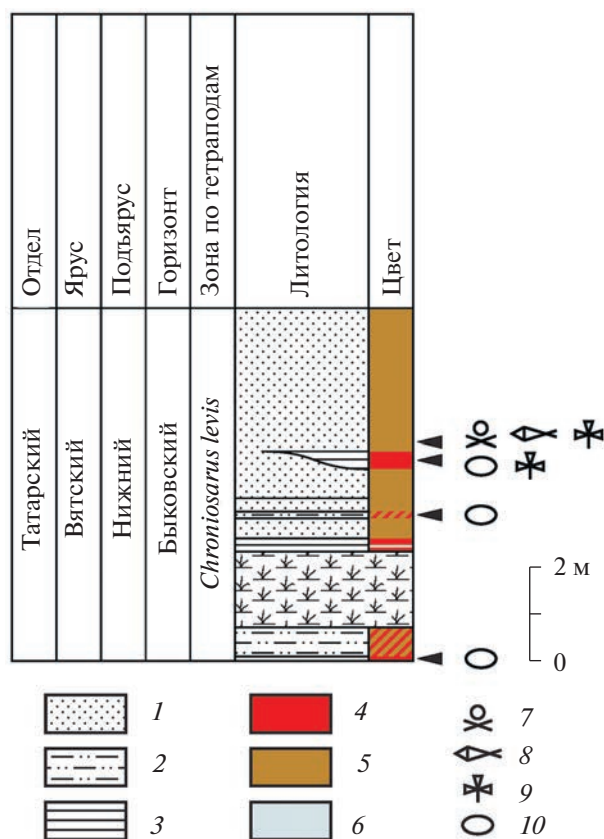


Рис. 3. Геологический разрез Преображенка-2, Оренбургская обл. Условные обозначения: 1 – песок и песчаник, 2 – переслаивание песчаника и глины, 3 – глина, 4 – красный цвет, 5 – коричневый цвет, 6 – голубовато-серый цвет, 7 – тетраподы, 8 – рыбы, 9 – растения, 10 – остракоды.

дробное описание которых приведено в настоящей статье. Детальное описание остальных элементов посткраниального скелета будет сделано в следующей публикации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Неполный скелет крупной особи парейазавра (экз. ПИН, № 5864/1) был обнаружен в 2008 г. экспедиционным отрядом ПИН РАН под руководством В.К. Голубева в 2.5 км от с. Преображенка Бузулукского р-на Оренбургской обл. (рис. 2). Село стоит на р. Вязовка (в прошлом Карамзинка), которая впадает в р. Кондузла. Населенный пункт был основан в 1743 г. М.Е. Карамзиным – отцом русского писателя и историка, автора “Истории государства Российского” Н.М. Карамзина, который родился здесь в 1766 г. Раскопки скелета проводились в 2008 и 2022 гг. под руководством В.К. Голубева и в 2021 г. – В.В. Булановым (ПИН РАН).

Местонахождение Преображенка-2 представляет собой линзу коричневого песчаника, врезанную в красноцветные песчано-глинистые отложения кутулукской свиты (рис. 3). В песчано-глинистых слоях, подстилающих песчаную линзу, обнаружены остатки хронизухидных амфибий *Chroniosaurus levis* [местонахождение Преображенка-1 (Голубев, 2000)], позволяющие датировать отложения зоной *Chroniosaurus levis*. Эта зона охватывает верхнюю часть путятинского горизонта верхнесеверодвинского подъяруса и нижнюю часть быковского горизонта нижневятского подъяруса (Сенников, Голубев, 2017). Среди остатков хронизавра присутствуют щитки спинного панциря, покровный орнамент которых характеризуется наличием хорошо развитых продольных крист (валикоподобные гребни; Голубев, 2000), между которыми располагаются короткие червеобразные пектены (гребни с бугорками; Голубев, 2000) и редкие бугорки. В этом отношении *C. levis* из Преображенки-1 является эволюционно более продвинутой (и, с большой степенью вероятности, геохронологически более молодой) формой по сравнению с *C. levis* из местонахождения Солоповка-2 (Оренбургская обл.), у которого покровный орнамент щитков представлен бугорками и 3–5 хорошо выраженными продольными гребнями-пектенами. По остракодам местонахождение Солоповка-2 датируется нижней частью быковского горизонта (Наумчева, Голубев, 2019). Это позволяет местонахождения Преображенка-1 и Преображенка-2 также коррелировать с быковским горизонтом.

В Преображенке-2 кости крупного парейазавра располагались рядом друг с другом, но не в сочленении. Здесь были обнаружены правая половина таза, левая подвздошная кость, лопатка, две локтевые кости, большая и малая берцовые кости, правая бедренная кость, кость предплюсны, несколько ребер, позвонков и остеодерм. Очевидно, тело парейазавра не было погребено в осадок сразу после смерти животного. Кости продолжительное время находились на поверхности и частично разрушились, а перед захоронением были смещены друг относительно друга. В момент обнаружения они были заключены в породу разной степени крепости – от рыхлого песка до сливного песчаника. Рыхлая и слабо сцементированная порода удалялась с поверхности костей механическим путем при помощи препаровальных игл. Для очистки костей от более крепкого песчаника использовались электрические граверы.

Для создания компьютерных моделей остеодерм было проведено их компьютерное томографирование с помощью сканирующего нанотомографа “Neoscan 80” (ПИН РАН).

Все описанные в статье экземпляры хранятся в ПИН РАН (Москва).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТ Р Я Д PAREIASAURIDA

СЕМЕЙСТВО PAREIASAURIDAE COPE, 1896

Под *Senectosaurus* Boyarinova et Golubev, gen. nov.

Название рода от *senectus* лат. — старый и *saura* др. греч. — ящер.

Типовой вид — *Senectosaurus karamzini* sp. nov.

Диагноз. Крупный парейазавр с длиной бедренной кости до 48 см и реконструированной длиной черепа по средней линии до 60 см¹. Остеодермальный покров не является сплошным. Посткраниальные остеодермы средних и крупных размеров (3–7 см), платформенного типа, с тонкой платформой, без дорсального возвышения, с многочисленными ямками и отверстиями разных размеров на дорсальной поверхности, с одной–тремя контактными площадками от зубчатых и чешуйчатых шовных соединений с соседними остеодермами.

Видовой состав. Типовой вид, нижневятский подъярус Восточной Европы.

Сравнение. От всех родов парейазавров отличается отсутствием дорсального возвышения на остеодермах, от *Provelosaurus*, *Pumiliopareia*, *Nanoparia*, *Deltavjatia* и *Obirkovia* — крупными размерами (максимальная длина черепа по сагиттальной линии у *Senectosaurus* 60 см, у *Provelosaurus* — 30 см, у *Pumiliopareia* — 10 см, у *Nanoparia* — 15 см, у *Deltavjatia* — 33 см, у *Obirkovia* — 12 см); от *Deltavjatia* и *Proelginia* — наличием ямок на дорсальной поверхности посткраниальных остеодерм; от *Anthodon*, *Scutosaurus*, *Pareiasaurus* и *Pareiasuchus* относительно более мелкими посткраниальными остеодермами (отношение максимальной длины остеодермы к длине черепа по сагиттальной линии менее 0.125); от *Scutosaurus* и *Pareiasuchus* — отсутствием конических и сферических посткраниальных остеодерм, наличием контактных площадок у всех посткраниальных остеодерм и отсутствием опоясывающих ямок; от *Pareiasaurus* и *Pumiliopareia* — отсутствием сплошного остеодермального покрова на дорсальной поверхности тела.

¹ У самого крупного экземпляра *Scutosaurus karpinskii* (экз. ПИН, № 2005/1535) длина черепа по осевой линии составляет 53 см, длина бедра — 42–43 см. При реконструкции длины черепа *Senectosaurus karamzini* gen. et sp. nov. мы исходили из допущения, что пропорции этих частей тела у *Scutosaurus karpinskii* и *Senectosaurus karamzini* были одинаковыми.

Senectosaurus karamzini Boyarinova et Golubev, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1–11; табл. IX, фиг. 1–7 (см. вклейку)

Название вида — в честь русского писателя и историка Николая Михайловича Карамзина, чье родовое поместье находилось недалеко от места находки.

Голотип — ПИН, № 5864/1, фрагмент посткраниального скелета (11 остеодерм, правая половина таза, левая подвздошная кость, фрагмент правой лопатки, две локтевые кости, большая и малая берцовые кости, правая бедренная кость, кость предплюсны, несколько ребер, туловищный позвонок); Оренбургская обл., Бузулукский р-н, местонахождение Преображенка-2; верхняя пермь, нижневятский подъярус, быковский горизонт, зона *Chroniosaurus levis*.

Описание (рис. 4–8). Посткраниальные остеодермы платформенного типа, среднего и крупного размера (3–7 см по длинной оси), без дорсального возвышения. Форма платформы при виде сверху овальная (экз. 5864/1-2, 1-3, 1-6; 2895/13) или трапециевидная (экз. 5864/1-4, 1-5, 1-7, 1-9). Края платформы неровные, часто осложнены зубцами и вырезками в области контакта с соседней остеодермой (рис. 4, а–г). Вентральная поверхность платформы обычно слабо-выпуклая, почти плоская (экз. 5864/1-2, 1-3, 1-4, 1-6, 1-7; 2895/13), реже вогнутая (экз. 5864/1-5, 1-9). При отсутствии настоящего хорошо выраженного дорсального возвышения, все же можно отметить выпуклую вверх дорсальную поверхность остеодерм (рис. 5, а). При этом наибольшая толщина остеодермы наблюдается в краевой части, возле торцевой контактной площадки от зубчатого шовного соединения с соседней остеодермой (рис. 5, а). Здесь на дорсальной поверхности остеодермы расположено невысокое, пологое, треугольное при виде сверху краевое возвышение — приконтактное вздутие (рис. 4, а–г). На дорсальной поверхности остеодерм присутствуют также мелкие бугорки, связанные между собой гребнями. По сути, эти бугорки являются локальными расширениями гребней и расположенные в местах соединения нескольких гребней (рис. 4, б–д). Бугорки и гребни опоясывают многочисленные крупные ямки. Ямки радиально расходятся от приконтактного вздутия и обычно заполняют всю дорсальную поверхность платформы. В центре остеодермы ямки замкнутые, а на периферической части платформы открываются в край (краевые ямки; рис. 4, б–д). Чаше всего ямки округлой формы. Иногда гребни, формирующие стенки ямок, выполаживаются, и несколько рядом расположенных ямок объединяются в одну (экз. 5864/1-2; рис. 4, е). Иногда внутри одной крупной ямки имеются низкие гребни, которые радиально расходятся в стороны, формируя ямки

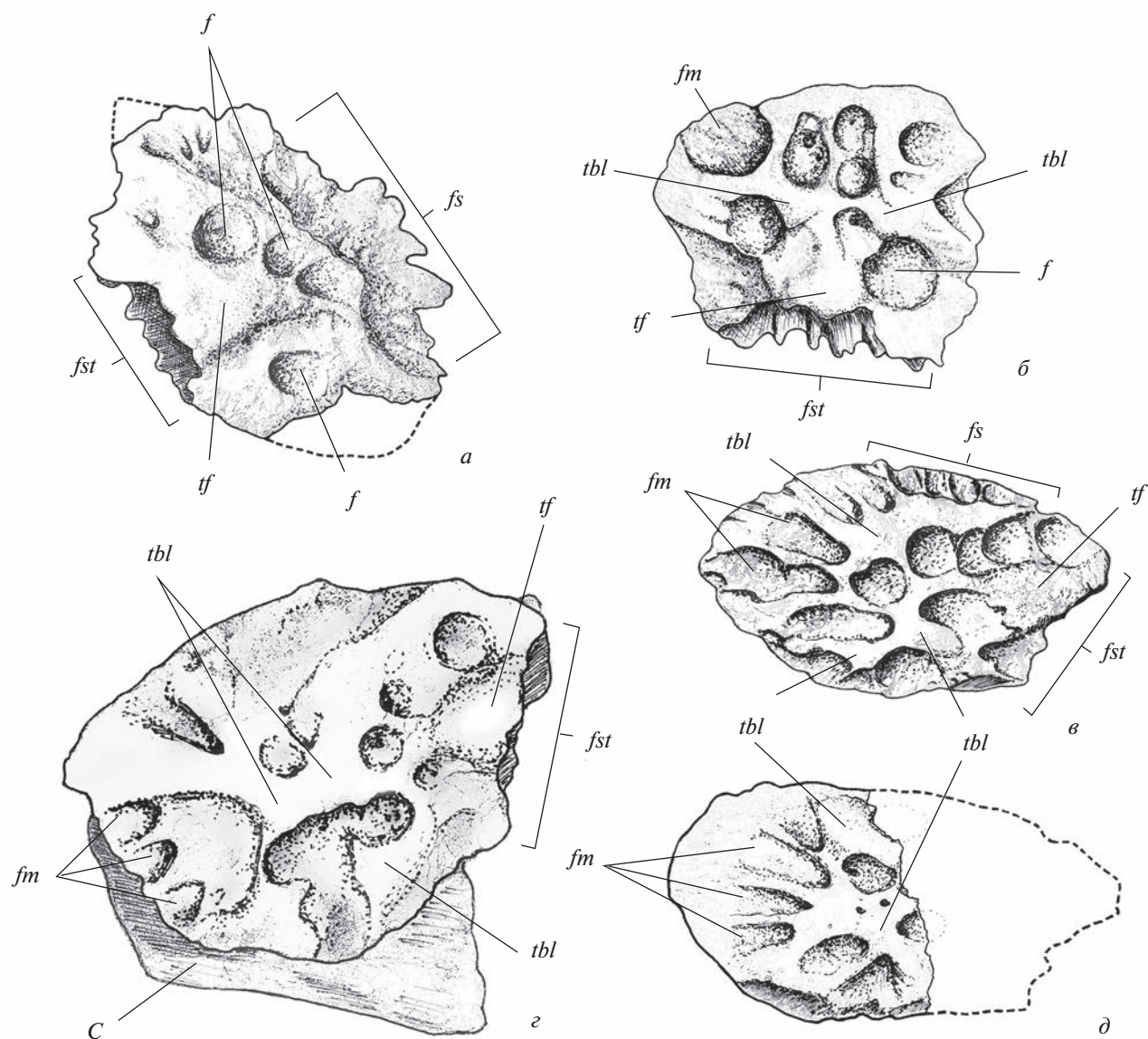


Рис. 4. Посткраниальные остеодермы *Senectosaurus karamzini* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 5864/1, вид сверху; Оренбургская обл., Бузулукский р-н, местонахождение Преображенка-2; верхняя пермь, нижневятский подъярус, быковский горизонт, зона *Chroniosaurus levis*: а – экз. ПИН, № 5864/1-9; б – экз. ПИН, № 5864/1-4; в – экз. ПИН, № 5864/1-3; г – экз. ПИН, № 5864/1-2; д – экз. ПИН, № 5864/1-6. Обозначения: С – ребро; f – ямки (fossae); fm – краевые ямки (fossae marginales); fs – контактная поверхность; fst – торцевая контактная поверхность; tbl – бугорок; tf – приконтактное вздутие. Масштаб 1 : 1.

второго порядка (экз. 5864/1-3, 1-4; рис. 4, б, г). На дне ямок всегда присутствуют многочисленные отверстия для прохождения кровеносных сосудов. Некоторые ямки окружают приконтактное вздутие, склоны которого, по сути, являются стенками этих ямок. Если бы ямок не было, то приконтактное вздутие не образовывало бы самостоятельного морфологического элемента остеодермы, а представляло бы собой максимально возвышенный участок равномерно выпуклой

дорсальной поверхности платформы. Этим приконтактное вздутие принципиально отличается от дорсального возвышения. Дорсальное возвышение всегда является самостоятельным элементом остеодермы с отчетливо выраженными склонами, вне зависимости от присутствия или отсутствия ямок на дорсальной поверхности остеодермы.

Контактные площадки (поверхности шовных контактов с соседними остеодермами) присут-

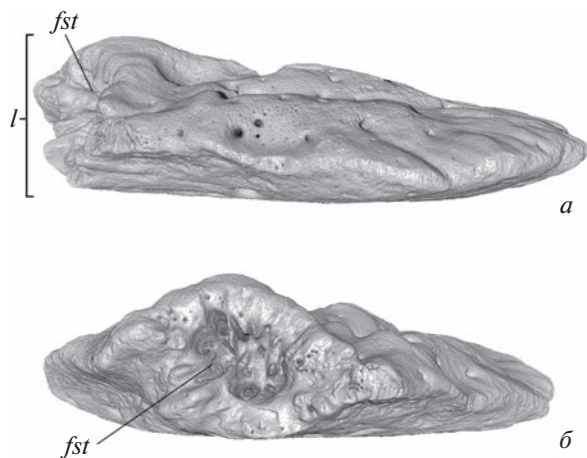


Рис. 5. Компьютерная модель посткраниальной остеодермы *Senectosaurus karamzini* gen. et sp. nov., паратип ПИН, № 2895/13: *а* — вид сбоку, *б* — вид со стороны торцевого контакта; Кировская обл., Афанасьевский р-н, местонахождение Аверинское-3, верхняя пермь, вятский ярус. Обозначения: *fst* — торцевая контактная поверхность, *l* — наибольшая толщина остеодермы. Масштаб 1 : 1.

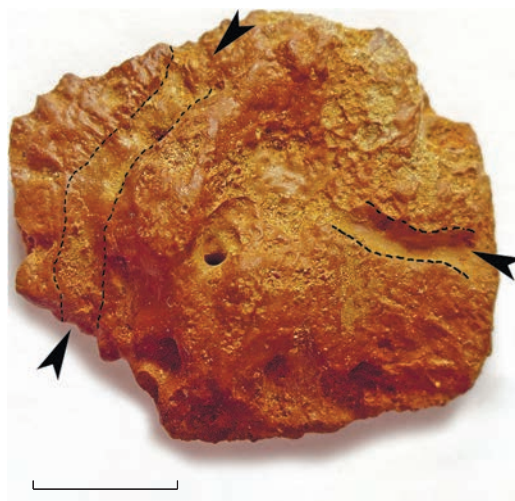


Рис. 6. Посткраниальная остеодерма *Senectosaurus karamzini* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 5864/1-10; Оренбургская обл., Бузулукский р-н, местонахождение Преображенка-2; верхняя пермь, нижневятский подъярус, быковский горизонт, зона *Chroniosaurus levivis*. Стрелками и пунктирной линией отмечены отпечатки кровеносных сосудов на дорсальной поверхности остеодермы. Длина масштабной линейки 1 см.

ствуют у всех посткраниальных остеодерм (рис. 7). Всего можно отметить два типа шовных соединений остеодерм: чешуйчатое (остеодермы соединяются друг с другом с перекрытием, то есть напозданием края одной остеодермы на край другой) и зубчатое (остеодермы соединяются друг с другом при помощи поверхностей со сложным рельефом, представленным гребнями, шипами, ямками). Контактные поверхности чешуйчатого соединения часто более широкие и протяженные (рис. 7, *б*, *в*); краевая часть остеодермы в области их развития представляет собой “карниз” — тонкую выступающую часть платформы с небольшими гребнями на контактной поверхности, протягивающимися перпендикулярно краю остеодермы (рис. 4, *б*; 7, *д*). Карниз может быть нижним (край остеодермы подстилал другую остеодерму) и верхним (край остеодермы перекрывал другую остеодерму). Верхний карниз присутствует у экз. 5864/1-4, 1-5, 1-8 (рис. 8) и экз. 2895/13. Нижний карниз присутствует у экз. 5864/1-3, 1-7, 1-9 (рис. 7, *в*, *г*, *ж*). Внешний край карниза гладкий или осложнен шиповидными выступами. Контактные поверхности зубчатого шовного соединения часто расположены на торце более узкой части платформы (в случае вытянутой формы остеодермы; экз. 5864/1-2, 1-3; 2895/13) и представлены углублением овального или треугольного очертания, с расположенными внутри гребнями, а также отверстиями для прохождения кровеносных сосудов (рис. 5). Нижняя часть остеодермы

в области контакта также представляет собой “карниз”, который, как правило, осложнен шиповидными выступами (рис. 7, *в*–*з*). Довольно часто на остеодерме присутствуют оба типа соединения (экз. 5864/1-3, 1-4, 1-5, 1-7, 1-9; 2895/13).

Несмотря на присутствие контактных поверхностей на всех остеодермах, остеодермальный покров *Senectosaurus karamzini*, по всей видимости, не был сплошным. Некоторые контактные поверхности расположены вдоль края, параллельного длинной оси (экз. 5864/1-3, 1-6), т.е. возникали соединения между остеодермами из соседних поперечных рядов. Иногда все контактные поверхности концентрируются у одного края остеодермы (экз. 5864/1-5, 1-7, 1-8; 2895/13; рис. 7, *а*, *б*, *г*, *з*), но при этом они могут находиться на разных поверхностях остеодермы: на вентральной, на дорсальной и на латеральной.

Вентральная поверхность остеодерм гладкая. На ней расположены многочисленные отверстия округлой формы, иногда довольно крупные (до 4 мм в диаметре). Отверстия служили для прохождения кровеносных сосудов, которые входили в остеодерму с вентральной стороны вертикально или под углом. Во втором случае на поверхности остеодермы сохранились канавки. Судя по радиальной ориентировке этих канавок, сосуды подходили к остеодерме со всех сторон.

Имеются остеодермы (экз. 5864/1-8, 1-10; табл. VIII), морфологически отличающиеся от

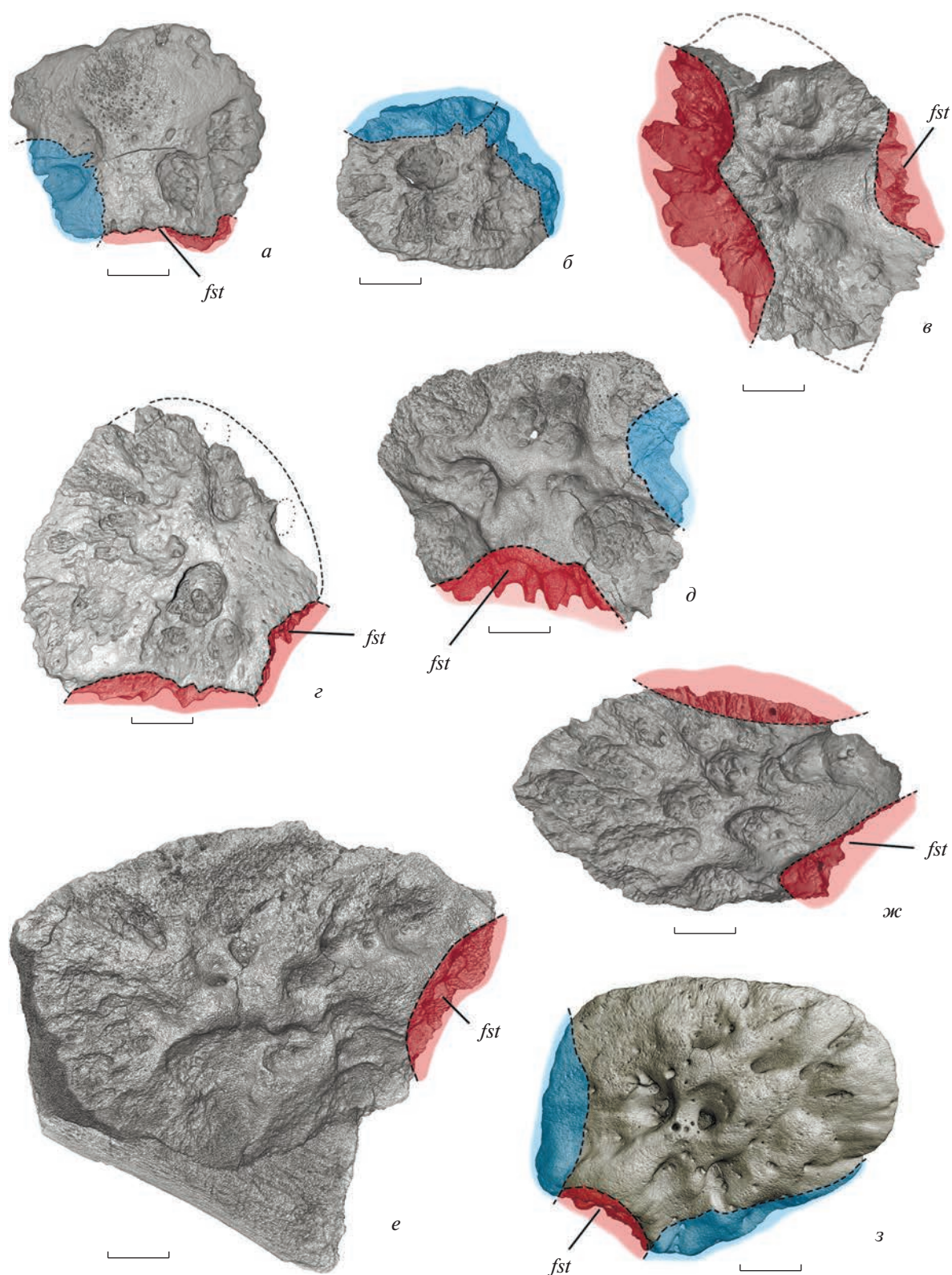


Рис. 7. Компьютерные модели посткраниальных остеодерм *Senectosaurus karamzini* gen. et sp. nov.: *a–ж* — голотип ПИН, № 5864/1, вид сверху: *a* — экз. ПИН, № 5864/1-5; *б* — экз. ПИН, № 5864/1-8; *в* — экз. ПИН, № 5864/1-9; *г* — экз. ПИН, № 5864/1-7; *д* — экз. ПИН, № 5864/1-4; *е* — экз. ПИН, № 5864/1-2; *ж* — экз. ПИН, № 5864/1-3; Оренбургская обл., Бузулукский р-н, местонахождение Преображенка-2; верхняя пермь, нижневятский подъярус, быковский горизонт, зона *Chroniosaurus levis*; *з* — экз. ПИН, № 2895/13; Кировская обл., Афанасьевский р-н, местонахождение Аверинское-3, верхняя пермь, вятский ярус. Синим цветом выделены области остеодерм с контактной поверхностью, расположенной на вентральной стороне, красным цветом — с контактными поверхностями, расположенными на торцевой и дорсальной сторонах остеодермы. Обозначение: *fst* — торцевая контактная поверхность. Длина масштабной линейки 1 см.

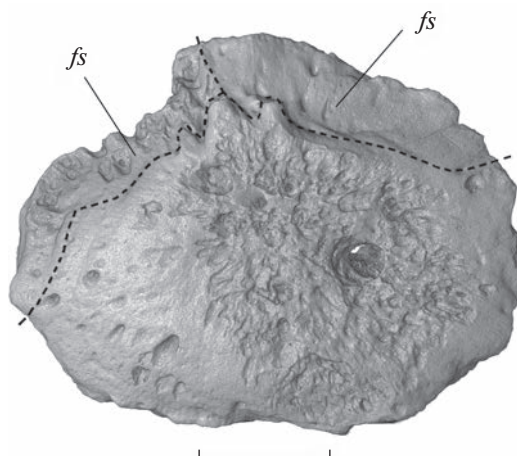


Рис. 8. Компьютерная модель посткраниальной остеодермы *Senectosaurus karamzini* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 5864/1-8, вид снизу; Оренбургская обл., Бузулукский р-н, местонахождение Преображенка-2; верхняя пермь, нижневыятский подъярус, быковский горизонт, зона *Chroniosaurus levis*; пунктирной линией отмечены границы контактных поверхностей. Обозначение: *fs* — контактная поверхность. Длина масштабной линейки 1 см.

описанных выше. Они самые мелкие по размеру (длина по длинной оси 3–4 см), не имеют контактной поверхности от зубчатого шва. На дорсальной поверхности экз. 5864/1-10 есть только одна слабо выраженная ямка, но при этом присутствуют отчетливые извилистые каналы, представляющие собой отпечатки крупных кровеносных сосудов (рис. 6; табл. VIII, фиг. 6).

З а м е ч а н и я. Голотип представляет собой совокупность костей посткраниального скелета, обнаруженных вместе, но не в сочленении друг с другом. Судя по их размерам, все они принадлежали крупному парейазавру. Анатомически идентичных костей среди них не обнаружено. Кости других особей тетрапод также не обнаружены. Поэтому мы считаем, что все найденные кости являются частью скелета одной особи парейазавра. Если в будущем выяснится, что скелет сборный, то название вида должно быть сохранено за остеодермой экз. ПИН, № 5864/1-2 (рис. 7, *е*; табл. VIII, фиг. 9). Хорошо выраженный рельеф в виде многочисленных бугорков и гребешков разного размера на поверхности бедренной кости (табл. IX, фиг. 3) и кости предплюсны (табл. IX, фиг. 4) в областях крепления мышечных сухожилий свидетельствует, что найденные в местонахождении Преображенка-2 остатки (голотип ПИН, № 5864/1), по всей видимости, принадлежали старческой особи парейазавра.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Оренбургская и Кировская области; верхняя пермь, нижневыятский подъярус, быковский горизонт.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 2895/13 — платформенная остеодерма из Кировской обл., местонахождение Аверинское-3.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-27-00311, <https://rscf.ru/project/23-27-00311/>.

Авторы выражают искреннюю благодарность И.О. Громовой за великолепное препарирование материала, В.В. Буланову за предоставление дополнительных образцов из своих сборов и помощь в подготовке их для изучения, а также А.А. Тюрюкановой и студентам каф. палеонтологии геологического фак-та МГУ Я.Е. Шпольскому и Г.С. Щербакову за помощь в препарировании материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бояринова Е.И., Ван ден Брандт М.Й. Об остеодермальном покрове конечностей пермских парейазавров (*Parareptilia*) // Био- и геособытия в истории Земли. Этапность эволюции и стратиграфическая корреляция. Матер. 69 сессии Палеонтол. об-ва при РАН / Ред. Розанов А.Ю., Петров О.В., Рожнов С.В. СПб.: Картофабрика ВСЕГЕИ, 2023. С. 197–199.
- Бояринова Е.И., Колчанов В.В., Голубев В.К., Скучас П.П. Морфология и микроанатомия посткраниальных остеодерм позднепермских парейазавров Восточной Европы // Эволюционная и функциональная морфология позвоночных. Матер. II Всеросс. конф. и школы для молодых ученых памяти Феликса Яновича Дзержинского / Ред. Поповкина А.Б. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2022. С. 32–38.

- Буланов В.В., Яшина О.В. Элгиниидные парейазавры Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 85–90.
- Голубев В.К. Пермские и триасовые хронизухии и биостратиграфия верхнетатарских отложений Восточной Европы по тетраподам. М.: Наука, 2000. 174 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 276).
- Ивахненко М.Ф. Подкласс Parareptilia // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 1. М.: ГЕОС, 2008. С. 48–85.
- Наумчева М.А., Голубев В.К. Остракоды и тетраподы из местонахождения Солоповка-2 (верхняя пермь, Оренбургская область) // Палеострат-2019. Годичное собрание (науч. конф.) секции палеонтологии МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. Москва, 28–30 января 2019 г. Программа и тезисы докладов / Ред. Алексеев А.С., Назарова В.М. М.: ПИН РАН, 2019. С. 51–52.
- Сенников А.Г., Голубев В.К. Последовательность пермских фаун тетрапод Восточной Европы и пермо-триасовый экологический кризис // Палеонтол. журн. 2017. № 6. С. 30–41.
<https://doi.org/10.7868/S0031031X17060022>
- Шишкин М.А., Новиков И.В., Фортуну Ж. Новые быстровианидные хронизухии (Amphibia, Anthracosauromorpha) из триаса России и особенности диверсификации Bystrowianidae // Палеонтол. журн. 2014. № 5. С. 60–71.
- Amalitzky V. Diagnoses of the new forms of vertebrates and plants from the upper Permian of North Dvina // Изв. РАН. VI сеп. 1922. Т. 16. С. 329–340.
- Boonstra L.D. Pareiasaurian studies. Part X. The dermal armour // Ann. S. Afr. Mus. 1934. V. 31. P. 39–48.
- Boyarinova E.I., Bulanov V.V., Golubev V.K. Significance of osteoderms for systematics of the Late Permian pareiasaurs of Eastern Europe // 19th Intern. Congr. on the Carboniferous and Permian. Cologne, July 29–August 2, 2019. Abstracts / Eds. Hartenfels S., Herbig H.-G., Amler M.R.W., Aretz M. Köln: Inst. für Geologie und Mineralogie der Univ. zu Köln, 2019. P. 54–55. (Kölner Forum Geol. Paläontol. V. 23).
- Boyarinova E.I., Golubev V.K. Topographic morphology of the postcranial osteoderm cover of an adult Scutosaurus tuberculatus (Amalitzky) (Pareiasaurina) from the late Permian of Eastern Europe // Paleontol. J. 2022. V. 56. № 11. P. 1437–1458.
- Cope E.D. The reptilian order Cotylosauria // Proc. Amer. Phil. Soc. 1896. V. 34. № 149. P. 436–457.
- Hill R.V. Osteoderms of Simosuchus clarki (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar // J. Vertebr. Paleontol. 2010. V. 30. Suppl. № 6. P. 154–176.
- Hoffstetter R. Observations sur les ostéodermes et la classification des Anguidés actuels et fossiles (Reptiles, Sauriens) // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. 2 sér. 1962. V. 34. № 2. P. 149–157.
- Lee M.S.Y. Pareiasaur phylogeny and the origin of turtles // Zool. J. Linn. Soc. 1997. V. 120. № 3. P. 197–280.
- Montefeltro F.C. The osteoderms of baurusuchid crocodyliforms (Mesoeucrocodylia, Notosuchia) // J. Vertebr. Paleontol. 2019. V. 39. № 2. Art. e1594242. 10 p.
<https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1594242>
- Romano M., Manucci F., Rubidge B., Van den Brandt M.J. Volumetric body mass estimate and in vivo reconstruction of the Russian pareiasaur Scutosaurus karpinskii // Frontiers in Ecol. Evol. 2021. V. 9. 692035. P. 1–11.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2021.692035>
- Seeley H.G. Researches on the structure, organization, and classification of the fossil Reptilia. VII. Further observations on Pareiasaurus // Phil. Trans. Roy. Soc. London. B. 1892. V. 183. P. 311–370.
- Seeley H.G. The armour of the extinct reptile of the genus Pareiasaurus // Proc. Zool. Soc. London. 1908. V. 24. P. 605–610.
- Strahm M.H., Schwartz A. Osteoderms in the anguid lizard subfamily Diploglossinae and their taxonomic importance // Biotropica. 1977. V. 9. № 1. P. 58–72.
- Watson D.M.S. On the nomenclature of the South-African pareiasaurians // Ann. Mag. Natur. Hist. 1914. V. 14. № 79. P. 98–102.

Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1–11. Посткраниальные остеодермы *Senectosaurus karamzini* gen. et sp. nov., вид сверху, голотип ПИН, № 5864/1; Оренбургская обл., Бузулукский р-н, местонахождение Преображенка-2; верхняя пермь, верхневятский подъярус, быковский горизонт, зона *Chroniosaurus levis*: 1 – экз. ПИН, № 5864/1-3; 2 – экз. ПИН, № 5864/1-4; 3 – экз. ПИН, № 5864/1-5; 4 – экз. ПИН, № 5864/1-7; 5 – экз. ПИН, № 5864/1-6; 6 – экз. ПИН, № 5864/1-10; 7 – экз. ПИН, № 5864/1-11; 8 – экз. ПИН, № 5864/1-12; 9 – экз. ПИН, № 5864/1-2; 10 – экз. ПИН, № 5864/1-8; 11 – экз. ПИН, № 5864/1-9. Длина масштабной линейки 1 см.

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–7. Кости посткраниального скелета *Senectosaurus karamzini* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 5864/1: 1 – малая берцовая кость; 2 – спинной позвонок и фрагменты ребер; 3 – левая бедренная кость; 4 – кость предплюсны (astragalus+calcaneum); 5 – левая локтевая кость; 6 – правая лопатка; 7 – правая половина таза; Оренбургская обл., Бузулукский р-н, местонахождение Преображенка-2; верхняя пермь, верхневятский подъярус, быковский горизонт, зона *Chroniosaurus levis*. Длина масштабной линейки 10 см. Обозначение: fo – запирающее отверстие.

A New Pareiasaur (Parareptilia) from the Lower Vyatkian (Upper Permian) of Orenburg Region, Russia

E. I. Boyarinova^{1, 2}, V. K. Golubev¹

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

²*Kazan (Volga region) Federal University, Kazan, 420008 Russia*

A new genus and species, *Senectosaurus karamzini* gen. et sp. nov. was described based on remains of the postcranial skeleton of a large adult pareiasaur from the Lower Vyatkian of Preobrazhenka-2 locality (Orenburg Region). The new pareiasaur is characterized by large postcranial osteoderms of the platform type. Osteoderms are flattened, with flat ventral and slightly convex dorsal surfaces, with one to three contact facets from a toothed or scaly suture connection with neighboring osteoderms, without dorsal elevation and surrounding *fossae circumcinctae* and with numerous large fossae on the dorsal surface of the platform. The absence of dorsal elevation distinguishes the new pareiasaur from all known pareiasaurs with postcranial osteoderms.

Keywords: Parareptilia, pareiasaurs, osteoderms, Eastern Europe, Orenburg Region, upper Permian, Lower Vyatkian

УДК 551.782.1:568.24:598.252.1

МЕЛКИЕ УТКИ (AVES: ANATIDAE) РАННЕГО–СРЕДНЕГО МИОЦЕНА ЕВРАЗИИ. 3. РЕВИЗИЯ MIONETTA NATATOR (MILNE-EDWARDS, 1867)

© 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.

Приведены результаты таксономической и морфологической ревизии *Mionetta natator* (Milne-Edwards, 1867) из нижнего миоцена Западной и Центральной Европы. Показано, что в сборах по мелким утиным из серии местонахождений Сен-Жеран-ле-Пюи (Франция), действительно, присутствуют материалы мелкого вида рода *Mionetta*, который в этой работе описан как *Mionetta defossa* sp. nov. При этом *Mionetta natator* представляет собой отдельный таксон родового уровня и здесь выделен в род *Saerulonettion* gen. nov., проявляющий морфологическое сходство с современным *Malacorhynchus* и ископаемыми *Mioquerquedula* spp. Также описаны первые находки мелких утиных из нижнего миоцена Казахстана (аральская свита, местонахождения Агыспе, Алтыншоқысу; акжарская свита, местонахождение Голубые пески), предварительно отнесенные к *Mionetta defossa* и *Mionetta* sp. Обсуждается разнообразие и родственные отношения мелких утиных раннего–среднего миоцена Евразии.

Ключевые слова: ископаемые птицы, Anseriformes, таксономия, эволюция, неоген, нижний миоцен, Казахстан, Франция

DOI: 10.31857/S0031031X23060119, EDN: GBEAQL

Данное сообщение завершает серию публикаций, посвященных мелким утиным раннего и среднего миоцена Евразии (Зеленков, 2023а, б). В этой статье приведена таксономическая ревизия “*Anas*” (*Mionetta*) *natator* Milne-Edwards, 1867 — мелкой (с чирка) утки, известной из верхнего олигоцена–среднего миоцена Западной и Центральной Европы. Систематическое положение *A. natator* до настоящего времени оставалось неясным (Howard, 1964; Livezey, Martin, 1988; Mlíkovský, 2002). Этот вид традиционно объединялся в составе одного рода с более крупным *Anas blanchardi* Milne-Edwards, 1863 из тех же аквитанских отложений Сен-Жеран-ле-Пюи: первоначально в роде *Anas* в самой широкой таксономической трактовке (Howard, 1964), позднее в роде *Dendrocygna* (Cheneval, 1983), а затем — в роде *Mionetta* (Livezey, Martin, 1988). Только П. Бродкорб (Brodkorb, 1964) принимал отдельный родовой статус *A. natator* относительно *A. blanchardi* и помещал первый вид в современный род *Querquedula* Stephens, 1824 (= *Spatula* Boie, 1822), однако такая трактовка не стала общепринятой. В последние десятилетия оба вида традиционно относят к роду *Mionetta* Livezey et Martin, 1988.

Ранее автором уже отмечалась необычная морфология некоторых материалов, относимых к “*Anas*” *natator*, и их отличие от таковых *Mionetta blanchardi* (Зеленков, 2012). Костные остатки *M. blanchardi* очень многочисленны в сборах из Сен-Жеран-ле-Пюи (тысячи экз.), в то время как мелкие утки из этих местонахождений известны по очень небольшому (несколько десятков) числу костей. В настоящей работе представлены результаты ревизии этих материалов, которая показала, что в сборах по мелким утиным из Сен-Жеран-ле-Пюи в действительности присутствуют остатки двух близких по размеру видов: один представляет собой мелкий вид *Mionetta* (описан в этой работе как *Mionetta defossa* sp. nov.), характеризующийся сходными с *Dendrocygnae* пропорциями и морфологией, в то время как другой — эволюционно более продвинутый представитель Anatidae, отчасти сходный с *Malacorhynchus* и *Mioquerquedula* и отнесенный здесь к новому роду *Saerulonettion* gen. nov. Именно к этому таксону относится лектотип “*Anas*” *natator*, который в настоящей работе рассматривается как *Saerulonettion natator* (Milne-Edwards, 1867) comb. nov.

В работе использованы сокращения: ПИН РАН – Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН; BSP – Баварская государственная коллекция палеонтологии и геологии (Мюнхен); MB – Музей естественной истории Берлина (Германия); MNHN – Национальный музей естественной истории (Париж, Франция). Автор выражает благодарность Н.В. Волковой (ПИН РАН) за фотографии скелетов современных и ископаемых птиц, а также Р. Аллану (Париж) и О. Рауту (Мюнхен) за доступ к коллекциям и Г. Майру (Франкфурт-на-Майне) за предоставление скелета *Malacorhynchus membranaceus*. Исследование выполнено за счет гранта РФФИ № 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 *Mionetta* Livezey et Martin, 1988

Mionetta: Livezey, Martin, 1988, с. 208; Mlíkovský, 2002, с. 109; Зеленков, Курочкин, 2015, с. 157.

Типовой вид – *Anas blanchardi* Milne-Edwards, 1863.

Диагноз (измененный). В плечевой кости каудальный гребень стержня ориентирован на *tuberculum dorsale*; *tuberculum dorsale* субтреугольный и заметно выдается относительно каудальной поверхности кости; *caput humeri* нависает над дорсальной порцией *fossa pneumaticipitalis*; *fossa pneumaticipitalis* не пневматизирована; *incisura capituli* практически не формирует вырезки в проксимальном профиле кости (при виде с каудальной или краниальной сторон); дорсальная поверхность *crista deltopectoralis* явственно вогнутая; *crista bicipitalis* удлинен, отвесно подходит к стержню; *sulcus transversus* короткий; расстояние между *tuberculum supracondylare ventrale* и *condylus dorsalis* не меньше, чем ширина *tuberculum supracondylare ventrale*; выступающий *tuberculum supracondylare dorsale* отсутствует; *tuberculum supracondylare ventrale* несильно выступает краниально; проксимальная вершина *condylus dorsalis* слабо загибается вентрально.

Видовой состав. *M. blanchardi* (Milne-Edwards, 1863), поздний олигоцен и ранний миоцен Франции, ранний и средний миоцен Германии и Чехии (Зеленков, 2012); *M. consorbina* (Milne-Edwards, 1868), ранний и средний миоцен Франции, Германии и Чехии; *M. defossa* sp. nov., ранний миоцен Франции и Казахстана.

Сравнение. Исчерпывающее сравнение приведено в работе Б. Лайвизи и Л. Мартина (Livezey, Martin, 1988).

З а м е ч а н и я. Род *Mionetta* был выделен Лайвизи и Мартином (Livezey, Martin, 1988) для раннемиоценовых утиных “*Anas*” *blanchardi*, которых до этого включали в род *Dendrochen*, первоначально установленный из нижнего миоцена США (Cheneval, 1983). Еще два вида, мелкий *Anas natator* и крупный *A. consorbina*, были включены в род *Mionetta* предварительно; с тех пор родовое положение этих видов не пересматривалось. Здесь подтверждается отнесение *A. natator* к отдельному роду утиных (см. ниже), однако достаточно мелкий (с крупного чирка) вид *Mionetta* все же присутствует в раннем миоцене Франции (описан ниже как *M. defossa* sp. nov.). Иногда считается, что *M. consorbina* (Milne-Edwards, 1868) представляет собой крупных особей *M. blanchardi* (Livezey, Martin, 1988; Mlíkovský, 2002). Тем не менее для *M. consorbina* указаны морфологические отличия (Cheneval, 1983; Mourer-Chauviré, 2008), что, наряду с крупными размерами, позволяет считать этот вид валидным. При этом следует учитывать, что различие крупных экземпляров *M. blanchardi* и некрупных – *M. consorbina* может оказаться невозможным, однако этот факт не влияет на валидность обоих видов. Наиболее поздний представитель *M. blanchardi* из среднего миоцена Германии (Göhlich, 2002) отличается морфологически от раннемиоценовых форм и, по нашему мнению, представляет собой отдельный неназванный вид. И. Мликовский (Mlíkovský, 2002) также включил в род *Mionetta* крупную утиную птицу *Anas robusta* (Milne-Edwards, 1868) из среднего миоцена местонахождения Сансан (Франция), отметив сходство этого вида с современными *Dendrocygninae* (Mlíkovský, 2002). Автор настоящей работы, вслед за Ж. Шеневалем (Cheneval, 2000), исключает “*A.*” *robusta* из рода *Mionetta* (в частности, на основании дистинктивной морфологии бедренной кости), однако включение этого вида в род *Anserobranta* (см. Cheneval, 2000) также не может быть подтверждено (наши данные). “*Anas*” *integra* из нижнего миоцена США была предварительно помещена в род *Dendrochen* (Cheneval, 1987), но морфологически она схожа с *Mioquerquedula* и в рамках настоящей работы рассматривается в этом ископаемом роде (Зеленков, 2023б).

Филогенетическое положение *Mionetta* как одних из древнейших и хорошо известных в палеонтологической летописи утиных (Mayr, 2017) представляет значительный интерес для понимания эволюции семейства. Шеневаль (Cheneval, 1983) отнес виды этого рода к подсемейству *Dendrocygninae*, базальной группе современных *Anatidae* (Sun et al., 2017). Лайвизи и Мартин (Livezey, Martin, 1988) включили *Mionetta* в отдельное подсемейство *Dendrocheninae*, которые

они помещали между Dendrocygninae и Thalassornithidae (с единственным родом Thalassornis, который в настоящее время также относят к Dendrocygninae). Позднее Т. Уорти и М. Ли (Worthy, Lee, 2008) по результатам филогенетического анализа перенесли Mionetta в современное подсемейство Oxyurinae в качестве базального представителя; новый филогенетический анализ (Worthy et al., 2022) помещает Mionetta в промежуточное положение между подсемействами Dendrocygninae и Oxyurinae ("Eristaturinae" sensu Worthy et al., 2022), что лучше соответствует морфологии M. blanchardi (см. Зеленков, Курочкин, 2015) и подтверждает валидность Dendrocheninae.

Приведенный выше ревизованный диагноз основан на диагнозе рода, предложенном Лайви-зи и Мартином (Livezey, Martin, 1988) с учетом наших данных, а также по работам Уорти с соавт. (Worthy et al., 2007; Worthy, Lee, 2008). Здесь приведен только диагноз по плечевой кости как наиболее изученному и диагностичному элементу скелета. Отличия в строении других элементов, в частности, карпометакарпуса (Livezey, Martin, 1988), требуют подтверждения.

Таксономические взаимоотношения родов Dendrochen и Mionetta требуют пояснения. Общая морфологическая близость типовых видов Mionetta blanchardi и Dendrochen robusta Miller, 1944 из нижнего миоцена США была очевидна предшествующим авторам (Cheneval, 1983; Livezey, Martin, 1988; Mlíkovský, 2002), при этом отдельный родовой статус M. blanchardi обосновывался рядом морфологических отличий этого вида в строении плечевой кости (Livezey, Martin,

1988; см. также Mlíkovský, 2002). Привлечение значительного сравнительного материала по M. blanchardi не позволяет подтвердить многие из указанных отличий (наши данные), что ставит под вопрос валидность рода Mionetta.

Здесь к роду Mionetta отнесен краниальный фрагмент левого коракоида (экз. ПИН, № 2976/1149) из местонахождения Голубые пески в Зайсанской котловине Казахстана; акжарская свита, нижний миоцен (MN 4; Зажигин, Лопатин, 2000). Этот экземпляр по размеру соответствует некрупным M. blanchardi и характеризуется очень крупным округлым cotyla scapularis, некрупным и заостренным facies articularis humeralis. Современные Dendrocygna сходны по морфологии facies articularis humeralis, но имеют меньший cotyla scapularis. Плохая сохранность экземпляра не позволяет подтвердить его видовой статус, но предполагается его принадлежность к M. blanchardi.

Mionetta defossa Zelenkov, sp. nov.

Табл. X, фиг. 2, 3, 9, 12, 15

Dendrochen natator (part.): Cheneval, 1983, с. 93.

Mionetta natator (part.): Livezey, Martin, 1988, с. 208, Mlíkovský, 2002, с. 111.

Название вида defossa lat. — похороненный. Название встречается на этикетках XIX в. для некрупных уток из Сен-Жеран-ле-Пюи в колл. MNHN. Предположительно, это название предназначалось для одного из мелких видов утиных из местонахождения, но так и не было опубликовано.

Объяснение к таблице X

Коракоиды (фиг. 1–7), плечевые кости (фиг. 8–10), карпометакарпусы (фиг. 11–13) и локтевые кости (фиг. 14–16) ранне-среднемиоценовых и современных Anatidae с дорсальной (фиг. 1а–7а, 11б), вентральной (фиг. 3б–7б, 11а, 12а, 13а, 14–16), каудальной (фиг. 8–10, 12б, 13б) и проксимальной (фиг. 11в) сторон.

Фиг. 1, 16. Mionetta blanchardi (Milne-Edwards, 1863): 1 — экз. MNHN, № Av 6888; 16 — экз. MNHN, № SG 6867 (отражен); Франция, местонахождение Сен-Жеран-ле-Пюи; нижний миоцен.

Фиг. 2. Mionetta sp., экз. ПИН, № 2976/1149; Казахстан, Зайсанская котловина, местонахождение Голубые пески; нижний миоцен.

Фиг. 3, 8, 9, 11, 12, 15. Mionetta defossa sp. nov., нижний миоцен: 3 — голотип MB, № 325-1 (отражен); 8 — экз. ПИН, № 210/761; 9 — экз. MB, № 326-1 (отражен); 11 — экз. ПИН, № 2614/604 (отражен); 12 — экз. MNHN, № SG 10069; 15 — экз. MNHN, № Av 6433. Фиг. 3, 9, 12, 15 — Франция, местонахождение Сен-Жеран-ле-Пюи; 8 — Казахстан, Приаралье, местонахождение Агыспе (Акеспе); 11 — Западный Казахстан, местонахождение Алтыншоқысу.

Фиг. 4, 5, 10, 13, 14. Caerulonetion natator (Milne-Edwards, 1867): 4 — экз. MNHN, № SG 10071; 5 — экз. MNHN, № Av 6853; 10 — экз. MNHN, № 10066; 13 — экз. MNHN, № 10062; 14 — лектотип MNHN, № Av 6428; Франция, местонахождение Сен-Жеран-ле-Пюи; нижний миоцен.

Фиг. 6. Malacorhynchus membranaceus (Latham, 1801), экз. остеологической коллекции ПИН РАН, № 40-53-1, современный.

Фиг. 7. Mioquerquedula sororata (Kurochkin, 1976), экз. MNHN, № SA 10283; Франция, местонахождение Сансан; средний миоцен.

Обозначения: ch — caput humeri; cs — cotyla scapularis; dte — выступающий дорсальный полублок trochlea carpalis; dtf — дорсальная триципитальная фossa; fah — facies articularis humeralis; ib — impressio bicipitalis; iic — вырезка incisura capitis в вентропроксимальном профиле плечевой кости; p — вентрально ориентированный отросток на os metacarpale minus; pa — processus acrocoracoideus; pp — processus procoracoideus; ppi — processus pisiformis; td — tuberculum dorsale.

Длина масштабной линейки 10 мм. Фиг. 11в — вне масштаба.

Таблица X



Голотип — МВ, № Av 325-1, правый коракоид; Франция, группа местонахождений Сен-Жеран-ле-Пюи; нижний миоцен.

Описание. Коракоид морфологически идентичен таковому *M. blanchardi*, но заметно мельче. Processus acrocoracoideus ориентирован субпараллельно длинной оси стержня и практически не отклоняется медиально; cotyla scapularis очень крупный, округлый, занимает большую часть стержня при виде с дорсальной стороны; facies articularis humeralis с заостренным краниальным углом; facies articularis clavicularis без вырезки в каудальном крае, выраженно не нависает над sulcus m. supracoracoidei; sulcus m. supracoracoidei умеренно вогнутое.

Размеры в мм. Коракоид: медиальная длина — 33.0 (голотип), 34.2 (экз. МВ, № Av 325-5); длина краниального эпифиза от вершины до каудального края cotyla scapularis — 12.0 (голотип, экз. МВ, № Av 325-5); минимальная ширина стержня — 3.4 (голотип), 3.6 (экз. МВ, № Av 325-5). Плечевая кость: общая длина — 67.3 (экз. МВ, № Av 326-1), 65.6 (экз. МВ, № Av 327-2), 67.4 (экз. МВ, № Av 327-3); ширина проксимального эпифиза — 15.1 (экз. МВ, № Av 326-1), 15.6 (экз. МВ, № Av 327-3); минимальная дорсовентральная ширина стержня — 4.8 (экз. МВ, № Av 326-1, 327-3), 4.5 (экз. МВ, № Av 327-2); ширина дистального эпифиза — 10.4 (экз. МВ, № Av 326-1), 9.3 (экз. МВ, № Av 327-2), 10.1 (экз. МВ, № Av 327-3); краниокаудальная высота condylus dorsalis — 6.3 (экз. МВ, № Av 326-1, 327-2), 6.1 (экз. МВ, № Av 327-3). Локтевая кость: общая длина — 55.5; дорсовентральная ширина проксимального эпифиза — 6.5; минимальная высота стержня — 3.2; максимальная (косая) ширина дистального эпифиза — 7.1. Карпометакарпус ($n = 5$; типовое местонахождение): общая длина — 36.2–38.2; краниокаудальная ширина проксимального эпифиза — 9.0–9.2; дорсовентральная высота trochlea carpalis — 3.6–4.1; дорсовентральная высота os metacarpale majus в центральной части — 3.1–3.3.

Сравнение. Заметно мельче, чем *M. blanchardi*; по размерам соответствует крупным экземплярам *Caerulonettion natator* и современным *Anas querquedula*. Данное сравнение составляет диагноз вида.

Замечания. Среди материалов по утиным из Сен-Жеран-ле-Пюи присутствуют остатки не крупной утки, морфологически очень близкой к *M. blanchardi*, но заметно более мелкой. Ранее (Cheneval, 1983; Mlíkovský, 2022) все материалы по мелким уткам из раннего миоцена Западной Европы относили к “*Mionetta*” *natator*, который, как показано ниже, представляет более продвинутую

линию Anatidae и здесь выделен в отдельный род. Разграничение крупных экз. *M. defossa* sp. nov. и мелких экз. *M. blanchardi* может быть затруднено или даже невозможно, однако представляется необходимым обозначить сам факт присутствия еще одной мелкой формы в фауне раннемиоценовых утиных Западной Европы — более примитивной, чем “*Mionetta*” *natator*. Сходство с *Mionetta* (и *Dendrocygninae*) в строении коракоида указывает на то, что и другие элементы скелета *M. defossa* должны были быть устроены сходным образом и отличались от таковых более продвинутых *Caerulonettion*, проявляющих сходство с *Mioquerquedula*. На этом основании к *M. defossa* отнесены мелкие плечевые и локтевые кости, а также карпометакарпусы, характеризующиеся морфологическим и пропорциональным сходством с таковыми *M. blanchardi*. Элементы крыла *M. defossa* несколько длиннее, чем таковые у “*M.*” *natator*.

Фрагмент проксимального эпифиза правой плечевой кости (экз. ПИН, № 210/761) из местонахождения Агыспе (нижний миоцен Приаралья, Казахстан) по размерам соответствует *M. defossa* из Сен-Жеран-ле-Пюи и здесь предварительно отнесен к этому виду. Несмотря на частичную сохранность, видно, что tuberculum dorsale был очень крупный (его проксимальный край сильно отстает дорсально относительно caput humeri); caput humeri умеренно расширена при виде с каудальной стороны; дорсальная триципитальная фосса несколько не доходит до каудального края caput humeri; incisura capitis формирует несильно выраженную вырезку в проксимальном профиле кости. У “*M.*” *natator* каудальный край caput humeri более выпуклый, а сама caput выраженно нависает над дорсальной триципитальной фоссой.

Карпометакарпус из Алтыншокусу (нижний миоцен Приаралья, Казахстан) по размерам и морфологически сходен с материалами из Сен-Жеран-ле-Пюи, относимым к этому виду. Для этого экземпляра характерен выступающий каудально дорсальный полублок trochlea carpalis (заметно при виде с проксимальной стороны; табл. X, dtc), как у *M. defossa*. У современных утиных (в т.ч. *Oxyurinae*) этот полублок сильно редуцирован. При виде с дорсальной стороны этот полублок имеет форму каудально ориентированного субтреугольного выступа, как у *M. defossa* из Сен-Жеран-ле-Пюи (экз. MNHN, № SG 10069). У материалов, относимых к *M. blanchardi*, степень выраженности этого угла варьирует (он может быть закругленным). У современных *Malacorhynchus* и *Nettapus*, а также у ископаемых *Mioquerquedula* и “*Mionetta*” *natator* этот угол отчетливо срезан. Вырезка в каудальном крае дорсальной части trochlea carpalis (табл. X, itc) развита несиль-

но. Выраженный вентрально ориентированный отросток на основании *os metacarpale minor* отсутствует (имеется у “*M.*” *natator*; табл. X, p). Зона проксимального симфиза между *os metacarpale minus* и *os metacarpale majus* короткая, как у *Mionetta*.

Материал. Кроме голотипа, из местонахождений Сен-Жеран-ле-Пюи: экз. MB, №№ Av 325-5, левый коракоид; Av 326-1, правая плечевая кость; Av 327-2, Av 327-3, левые плечевые кости; Av 328-1, Av 328-3, правые карпометакарпусы; Av 328-2, левый карпометакарпус; экз. MNHN, №№ Av 6433, левая локтевая кость; SG 10069, правый карпометакарпус; SG 9096, левый карпометакарпус.

Из местонахождения Алтыншокусы, Западный Казахстан; аральская свита, верхний костеносный горизонт, нижний миоцен (MN 1; см. Lopatin, 2004): экз. ПИН, № 2614/604, проксимальная половина левого карпометакарпуса. Из местонахождения Агыспе (Акеспе), Казахстан; нижний миоцен (MN 1; см. Lopatin, 2004): экз. ПИН, № 210/761, фрагмент проксимального эпифиза правой плечевой кости; сборы А.А. Карху, 1993 г.

Род *Caerulonettion* Zelenkov, gen. nov.

Название рода — от *caerulus* *лат.* — лазурный (“чирковый”) и *Nettion*, устаревшее родовое название для мелких современных чирков.

Типовой вид — *Anas natator* Milne-Edwards, 1867.

Диагноз. В коракоиде вершина *processus acrocoracoideus* сдвинута отчетливо медиально, в результате чего *impressio bicipitalis* располагается заметно медиальнее медиального края стержня; *cotyla scapularis* очень крупный, его ширина несколько превышает наименьшую ширину стержня кости; вершина *processus procoracoideus* слабо выдается краниально относительно краниального края отростка; сам коракоид умеренно укорочен и заметно расширен в грудинной части.

В плечевой кости *caput humeri* широкая и имеет выпуклый дистальный край (при виде с каудальной стороны) и выражено нависает над проксимальной частью дорсальной триципитальной фоссы; дорсальная триципитальная фossa неглубокая, слабо выемчатая; *tuberculum dorsale* с опущенным на уровень стержня кости дистальным углом, субтреугольный; каудальный гребень стержня выражен несильно и ориентирован на вентральный край *tuberculum dorsale*; *tuberculum ventrale* ориентирован в значительной мере каудально, перекрывает примерно половину *fossa pneumaticipitalis* при виде с каудальной стороны; *incisura capitis* формирует слабо выраженную вы-

резку в проксимальном профиле кости; стержень утолщен, общие пропорции кости несколько укороченные.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Mionetta* отличается несколько укороченным коракоидом с медиально выдвинутым *processus acrocoracoideus* (в результате чего *impressio bicipitalis* располагается заметно медиальнее прилегающего края стержня кости), вентральная плоскость которого плоская (ориентирована параллельно плоскости стернального расширения кости), а также сжатым краниокаудально (менее округлым) *cotyla scapularis*, и наличием выраженного вентрокаудального угла *facies articularis humeralis*. *Facies articularis clavicularis* у *Caerulonettion* нависает над *sulcus m. supracoracoidei*. По всем этим признакам коракоиды *Caerulonettion* более сходны с таковыми *Mioquerquedula*.

Плечевая кость отличается от таковой *Mionetta* широкой *caput humeri* с выпуклым каудальным краем, явственно нависающей над дорсальной триципитальной фоссой; менее выступающим *tuberculum dorsale* с несколько удлинненным и “опущенным” (приближенным к поверхности стержня) дистальным углом, а также менее выраженным каудальным гребнем стержня и менее глубокой дорсальной триципитальной фоссой. Кроме того, *tuberculum dorsale* у *Caerulonettion* слабее выступает проксимально (его проксимальный край формирует меньший перегиб с прилегающей частью *caput humeri*), чем у *Mionetta*. В дистальном эпифизе *fossa m. brachialis* имеет тенденцию формировать ямку с отчетливым дорсопроксимальным краем у *Mionetta*, в то время как у *Caerulonettion* этот отпечаток сходит на нет дорсопроксимально. Сходной морфологией и пропорциями, насколько можно судить, обладает и плечевая кость *Mioquerquedula sororata* из Шарги (Зеленков, 2023a).

Карпометакарпус отличается от такового *Mionetta* относительной укороченностью и более выраженными мускульными и сухожильными впадинами на вентральной поверхности проксимального эпифиза, а также явно выраженным вентрально ориентированным отростком в основании *os metacarpale minus* (как у современных *Malacorhynchus* и *Nettapus*; табл. X, p).

От *Mioquerquedula* коракоид отличается очень крупным *cotyla scapularis*, по ширине превышающим минимальную ширину стержня, а также более заметным расширением грудинной части кости относительно стержня. Плечевая кость отличается от таковой *Mioquerquedula* более слабо выраженной вырезкой *incisura capitis* в прокси-

мальном профиле кости, а также более глубокой дорсальной триципитальной фоссой.

От *Pinpanetta* (на примере типового вида *P. tedfordi*; Worthy, 2009) отличается заметной грацильностью и удлинёнными пропорциями, а также более удлинённым *processus acrocoracoideus* и зауженным основанием *processus procoracoideus*. Плечевая кость отличается от таковой *Pinpanetta* отсутствием дистального сужения и наличием вырезки *incisura capitis* в проксимальном профиле кости, а также менее выступающим *tuberculum dorsale* с “опущенным” на уровень стержня дистальным углом.

З а м е ч а н и я. “*Anas*” *natator* из нижнего миоцена Франции выделен здесь в отдельный род, в первую очередь, на основании строения коракоида, который у этого вида значительно отличается от такового *Mionetta blanchardi* (а также *M. defossa* sp. nov.). Общее строение коракоида *Mionetta* сходно с таковым *Dendrocygninae*, в то время как коракоид *Caerulonettion* сходен с таковым *Malacorhynchus* и характеризуется отставленным медиально *processus acrocoracoideus*, широким и несколько сплюснутым краниокаудально *cotyla scapularis*, а также расширенным *extremities sternalis*. В то же время, возможное близкое родство *Caerulonettion* и *Malacorhynchus* не подтверждается другими известными элементами скелета. Так, плечевая кость *Caerulonettion* отличается от таковой *Malacorhynchus* укороченностью, массивным стержнем и нерасширенным дистальным эпифизом. У *Malacorhynchus*, при в целом схожем размере коракоида, плечевая кость (а также локтевая) заметно длиннее, имеет тонкий стержень и расширенный дистальный эпифиз. Мелкие плечевые кости из Сен-Жеран-ле-Пюи, относимые к *S. natator*, по пропорциям сходны с *Nettarus* и миоценовыми *Mioquerquedula*. В связи с этим сходство коракоидов *Caerulonettion* и *Malacorhynchus* (укороченные пропорции с медиально отставленным *processus acrocoracoideus*) может рассматриваться как плезиоморфное для *Anatidae*, более продвинутых, чем *Dendrocygninae*.

По строению коракоида *Caerulonettion* также в общих чертах сходен с ископаемым *Pinpanetta tedfordi* из верхнего олигоцена Австралии — одним из древнейших представителей *Anatidae* (Worthy, 2009). При этом плечевая кость *Pinpanetta* имеет плезиоморфную морфологию по сравнению с *Caerulonettion*, что соответствует базальному положению *Pinpanetta* относительно *Mionetta* на филогенетическом дереве утиных (Worthy et al., 2022). *Caerulonettion*, напротив, реконструируется как более продвинутый таксон утиных по сравнению с *Mionetta*. Однако изображенный в работе Уорти (Worthy, 2009) коракоид *P. tedfordi*

(если он корректно отнесен к этому виду) существенно отличается от такового *Dendrocygninae* и *Mionetta* и, таким образом, не вполне соответствует эволюционному уровню *P. tedfordi*, как это следует из строения плечевых костей, представляющих надежным филогенетическим маркером у утиных (Зеленков, 2012).

Общее сходство в строении коракоида и плечевой кости, а также временное и географическое распространение, позволяют считать *Caerulonettion natator* возможным предком мелких среднемиоценовых утиных *Mioquerquedula* (в качестве базального вида этого рода рассматривается *M. integra*). Переход от *Caerulonettion* к *Mioquerquedula* отмечен редукцией крупного плезиоморфного *cotyla scapularis* — устойчивого признака базальных таксонов утиных (от *Dendrocygninae* до *Malacorhynchus*) — и преобразованием проксимальной плечевой кости (увеличение вырезки *incisura capitis*; некоторая редукция дорсальной триципитальной фоссы). Отмеченные различия, очевидно, связаны с перестройкой летательного аппарата при формировании филогенетически прогрессивных *Anatidae*.

Caerulonettion natator (Milne-Edwards, 1867), comb. nov.

Табл. X, фиг. 4, 5, 10, 13, 14

Anas natator: Milne-Edwards, 1867, с. 148, табл. 25, фиг. 19–22; Lydekker, 1891, с. 120; Lambrecht, 1933, с. 357, рис. 122 (part.); Howard, 1964, с. 292.

Querquedula natator: Brodkorb, 1964, с. 223; Švec, 1981, табл. I, фиг. 1.

Dendrochen natator: Cheneval, 1983, с. 93, табл. I, фиг. 3.

Mionetta natator (part.): Livezey, Martin, 1988, с. 208; Bocheński, 1997, с. 304; Mlíkovský, 2002, с. 111; Göhlich, 2002, с. 172, табл. 1, фиг. 5; 2017, с. 335.

Л е к т о т и п — MNHN, № Av-6428, левая локтевая кость; Франция, местонахождение Сен-Жеран-ле-Пюи; нижний миоцен (обозначен: Storer, 1956).

О п и с а н и е. См. диагноз рода.

Р а з м е р ы в мм (материалы из типового местонахождения). Коракоид ($n = 3$): медиальная длина — 30.7–32.8; длина краниального эпифиза от вершины до каудального края *cotyla scapularis* — 10.7–11.4; минимальная ширина стержня — 3.2–4.0. Плечевая кость: общая длина — 56.6 (экз. MNHN, № SG 10064), 56.9 (экз. MNHN, № SG 10066); ширина проксимального эпифиза — 13.7 (экз. MNHN, № SG 10066); минимальная дорсовентральная ширина стержня — 4.3 (экз. MNHN, № SG 10064), 4.4 (экз. MNHN, № SG 10066); ширина дистального эпифиза — 9.0 (экз. MNHN, № SG 10064), 9.2 (экз. MNHN, № SG 10066); краниокаудальная высота *condylus dorsalis* — 5.0 (экз. MNHN, № SG 10064), 5.3 (экз. MNHN, № SG 10066). Локтевая кость: общая длина — 50.7 (лек-

тотип), 52.2 (экз. MNHN, № Av 6429), 52.1 (экз. MNHN, № Av 6430); дорсовентральная ширина проксимального эпифиза — 6.3 (лектотип), 6.4 (экз. MNHN, № Av 6429), 6.5 (экз. MNHN, № Av 6430); минимальная высота стержня — 3.4 (лектотип), 3.2 (экз. MNHN, № Av 6429), 3.3 (экз. MNHN, № Av 6430); максимальная (косая) ширина дистального эпифиза — 6.6 (лектотип и экз. MNHN, № Av 6429). Карпометакарпус ($n=3$): общая длина — 31.2–33.7; краниокаудальная ширина проксимального эпифиза — 8.2–8.9; дорсовентральная высота trochlea carpalis — 3.7–3.9; дорсовентральная высота os metacarpale majus в центральной части — 2.7–3.1.

Изменчивость. Несколько коракоидов из Сен-Жеран-ле-Пюи, отнесенные здесь к *C. natator*, демонстрируют изменчивость в строении *angulus medialis*, которая трактуется как индивидуальная (внутривидовая). Так, для экз. MNHN, № SG 10071 характерен заостренный *angulus medialis*, в то время как у экз. MNHN, № Av 6953 *angulus medialis* тупой. Притупленный *angulus medialis* имеется у *Mioquerquedula* и *Anatini* и, таким образом, может рассматриваться как апоморфное состояние. Информация о стратиграфической привязке обсуждаемых экземпляров отсутствует, но нельзя исключить, что указанная изменчивость может отражать морфологическую эволюцию *C. natator* во времени.

Сравнение. В роде *Caerulonetion* один вид.

Замечания. Лектотипом “*Anas*” *natator* является локтевая кость, характеризующаяся заметно более мелкими размерами по сравнению с таковыми *Mionetta blanchardi*. Однако в фауне Сен-Жеран-ле-Пюи, помимо “*Anas*” *natator*, присутствует еще одна сходная по размерам мелкая утка, морфологически сходная с *Mionetta blanchardi* и обозначенная здесь как *M. defossa* sp. nov. В связи с этим необходимо подтверждение родовой принадлежности типового экземпляра “*Anas*” *natator*. Действительно, лектотип “*A.*” *natator* отличается от локтевых костей *M. blanchardi* не только мелкими размерами, но и заметной укороченностью и робустностью стержня (табл. X, фиг. 14–16). Это позволяет отличать экз. MNHN Av-6428 от *M. defossa* и указывает на принадлежность “*Anas*” *natator* к отдельному роду утиных (не *Mionetta*). Локтевая кость *M. blanchardi* и *M. defossa* более удлинена, имеет более вытянутый, прямой и грацильный стержень, в чем проявляет значительное сходство с *Oxyura* и *Dendrocygninae*. Лектотип “*Anas*” *natator* характеризуется более апоморфными пропорциями, сходными с *Anatini*.

Бедренная кость (экз. MNHN, № SG 8642), помимо мелких размеров, имеет выпрямленный стержень (без изгибов при виде с латеральной или

медиальной сторон) и узкий дистальный эпифиз, в чем отличается от бедренных костей *M. blanchardi* — на этом основании этот экземпляр здесь предварительно отнесен к *C. natator*. Дистальный фрагмент тибиятарсуса (экз. MNHN, № 6436; см. Cheneval, 1983, табл. 1, фиг. 3; но не экз. MNHN, № 6622 — см. Mlíkovský, 2002) характеризуется очень мелкими размерами и косой ориентацией дистальной суставной части; у более крупных видов *Mionetta* дистальный край тибиятарсуса ориентирован субперпендикулярно длинной оси кости (Cheneval, 1983, табл. I; Livezey, Martin, 1988, рис. 7). Шеневаль (Cheneval, 1983) ошибочно отметил, что экз. MNHN, № 6436 похож на тибиятарсус, изображенный А. Мильн-Эдвардсом при первоописании *Anas natator*, который в действительности не принадлежит утиным (Storer, 1956; Howard, 1964). Экз. MNHN, № 6436, несомненно, принадлежит утиным и не может относиться к типовой серии *A. natator*. Тарсометатарсусы для мелких утиных из Сен-Жеран-ле-Пюи неизвестны (Cheneval, 1983), отнесенный к этому виду экземпляр (Lambrecht, 1933) имеет более крупные размеры (Howard, 1964).

“*Anas*” *natator* был первоначально известен из нижнего миоцена Франции (Milne-Edwards, 1867–1871). Позднее к этому виду были отнесены материалы из ряда местонахождений верхнего олигоцена—низов среднего миоцена Западной и Центральной Европы (Lambrecht, 1933; Švec, 1981; Göhlich, 2002; Mlíkovský, 2002; Mourer-Chauviré et al., 2004; Зеленков, 2012). Наиболее древняя находка из верхнего олигоцена Франции (Mourer-Chauviré et al., 2004) была отнесена к *Mionetta natator* на основании размеров и представлена очень слабо диагностичным проксимальным тибиятарсусом. Систематическое положение этой находки требует пересмотра в связи с присутствием, по меньшей мере, двух мелких уток в раннем миоцене Франции. Принадлежность плохо сохранившегося карпометакарпуса из нижнего миоцена Скирице в Чехии (см. Mlíkovský, 2000) остается неясной. Находка из низов верхнего миоцена местонахождения Кишинев в Молдавии (Kessler, 1992) не была принята из-за молодого возраста (Mlíkovský, 2002; Зеленков, 2012). Мелкая утка из Кишинева была отнесена к *Mionetta natator* на основании размерного сходства и не была изображена; вероятно, она представляет род *Mioquerquedula*, обычный на рубеже среднего и позднего миоцена Евразии (Зеленков, 2019, 2023а, б). В то же время, коракоиды *M. natator* из низов среднего миоцена местонахождения Зандельсхаузен (Göhlich, 2002) очень сходны по морфологии с таковыми из Сен-Жеран-ле-Пюи и Дольниче (нижний миоцен Чехии; Švec, 1981), относимыми здесь к данному виду. При

Таблица 1. Стратиграфическое распространение мелких утиных раннего и среднего миоцена Евразии

Местонахождения	Таксоны							
	<i>Mionetta defossa</i>	<i>Caerulonetion natator</i>	<i>Mioquerquedula palaeotagaica</i>	<i>Mioquerquedula soporata</i>	<i>Mioquerquedula minutissima</i>	<i>Tagayanetta palaeobaikalensis</i>	<i>Selenonetta lacustrina</i>	<i>Protomelanitta velox</i>
Шарга (MN 7+8); Монголия				+	+			
Сансан (MN 6); Франция				+			?	+
Тагай (MN 5); Восточная Сибирь, Россия			+			+	+	
Зандельсхаузен (MN 5); Германия		+						
Дольниче (MN 4); Чехия		+						
Сен-Жеран-ле-Пюи (MN 2a); Франция	+	+						
Алтыншоқысу, Агыспе (MN 1); Казахстан	+							

этом плечевая кость (экз. BSP, № 1959 II 8272; Göhlich, 2002, табл. 1, рис. 4) заметно отличается от таковых из Сен-Жеран-ле-Пюи (как относящихся к *C. natator*, так и к *M. defossa*) — для нее характерна краниокаудально узкая *caput humeri* с ровным каудальным краем, как у *Protomelanitta* (Зеленков, 2011; Stidham, Zelenkov, 2017), более глубокая дорсальная триципитальная фосса и сильнее выраженный треугольный в сечении стержень (в проксимальной части) за счет выраженности каудального гребня. Все эти особенности, а также отмеченная ранее мелкая *fossa pneu-motricipitalis* (Göhlich, 2002), характеризуют нырковых утиных. На этом основании экз. BSP, № 1959 II 8272 здесь предварительно исключен из *C. natator*; предположительно, он может представлять *Protomelanitta velox* или другую мелкую нырковую утку (от *P. gracilis* отличается коротким *crista bicipitalis*). Отнесение дистальной части локтевой кости и тибиотарсуса из Зандельсхаузена (Göhlich, 2002) к определенному таксону не ясно.

Распространение. Ранний миоцен Франции и Чехии, начало среднего миоцена Южной Германии.

Материал. Кроме лектотипа, экз. MNHN, №№ SG 10071, Av 6853, практически полные правые коракоиды; SG 10064, правая плечевая кость; SG 10066, полная левая плечевая кость; Av 6429, правая локтевая кость; Av 6430, левая локтевая кость; SG 9099, SG 10061, левые карпометакарпусы;

SG 10062, полный правый карпометакарпус; SG 8642, левая бедренная кость; Av 6436, дистальная половина правого тибиотарсуса; экз. MB, № Av 325-7, правый коракоид — все из серии местонахождений Сен-Жеран-ле-Пюи, Франция, нижний миоцен. Экз. BSP, №№ 1959 II 8269, 1959 II 8982, краниальные части левых коракоидов из местонахождения Зандельсхаузен, Германия; низы среднего миоцена. К этому виду также могут быть отнесены фрагментарные коракоиды из нижнего миоцена местонахождения Дольниче (Чехия; Švec, 1981, табл. I, фиг. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Ревизия мелких утиных (размером с современных *Anas crecca* или меньше), выполненная с привлечением новых материалов из Монголии и Прибайкалья (Зеленков, 2023а, б, эта работа), указывает на заметное таксономическое разнообразие Anatidae этого размерного класса в раннем—среднем миоцене Евразии (табл. 1). В основных представительных фаунах этого интервала (Сен-Жеран-ле-Пюи и Сансан во Франции, Шарга в Монголии, Тагай в Восточной Сибири) присутствуют по два—три таксона мелких уток, большинство из которых ранее объединялись в один вид на основании мелких размеров. Трактовки предыдущих авторов, вероятно, отчасти базировались на составе современных фаун утиных Евразии, в которых обычно представлена только

одна очень мелкая форма (*Anas crecca*) из эволюционно продвинутой группы *Anatini*; очень мелкие представители других филогенетических линий, характерных для фаун первой половины миоцена (напр., крошечные *Mergini* или базальные *Anatinae*), отсутствуют. В то же время, два или три вида мелких уток различных родов характерны для современных фаун других регионов: в частности, тропической Африки и Северной Австралии, с которыми миоценовые фауны умеренного пояса Евразии проявляют заметное экологическое и отчасти таксономическое сходство (Mayr, 2011, 2017; Zelenkov, 2016a). В целом повышенное таксономическое разнообразие птиц, характерное для тропических регионов в настоящее время, является относительно недавним по геологическим меркам феноменом (Saupe et al., 2019). На современный состав авифаун Северного полушария значительное влияние оказала серия вымираний – в т.ч., среднемиоценовое; при этом еще в раннем и среднем миоцене в Европе сохранялся ряд групп птиц, ныне имеющих тропическое распространение (Mayr, 2011, 2017).

Архаичный эволюционный облик ранне- и среднемиоценовых европейских авифаун был первоначально установлен для лесных птиц – представителей экзотических для современной европейской фауны семейств (попугаи, птицы-мыши, трогоны, кричащие воробьиные и др.; Cheneval, 2000; Manegold et al., 2004; Pavia, 2014). В последнее время появились первые данные и по ранне–среднемиоценовым фаунам птиц Центральной Азии и Сибири, подтвердившие общность эволюционного уровня лесных авифаун этого хронологического интервала для всей прото-палеарктической области Евразии (Zelenkov, 2016a, b; Волкова, Зеленков, 2018; Zelenkov et al., 2018; Волкова, 2020, 2022; Volkova, 2020). Околоводные птицы раннего и среднего миоцена Евразии, напротив, долгое время относились к современным или близким к ним палеарктическим родам (например, *Anas* для речных уток, *Larus* или *Laricola* – для чаек) и, таким образом, рассматривались как более продвинутые по сравнению с представителями лесных фаун (исключение – не подтвердившееся отнесение раннемиоценовых утиных к современной тропической группе *Dendrocygninae*; Cheneval, 1983). Однако недавние работы по ржанкообразным, пастушковым и аистообразным (De Pietri et al., 2011; De Pietri, Mayr, 2012, 2014a; De Pietri, 2012) показали, что раннемиоценовые европейские таксоны этих групп в действительности представляют базальные этапы дивергенции соответствующих филогенетических линий, относятся к ископаемым родам и даже семействам (напр., *Laricolidae*) и не имеют близких родственников в современных фаунах

Палеарктики (см. также De Pietri, Mayr, 2014b). Результаты ревизии мелких уток, представленные в настоящей работе, также указывают на архаичность ранне- и среднемиоценовых евроазиатских фаунистических сообществ *Anatidae*.

Мелкие *Anatidae* появляются в палеонтологической летописи Евразии в нижнем миоцене. Уже в древнейших для изучаемого интервала фаунах из серии местонахождений Сен-Жеран-ле-Пюи присутствуют две формы – мелкий представитель рода *Mionetta*, описанный как *M. defossa*, и эволюционно более продвинутая форма *Caerulonetion natator*, отчасти сходная с современными *Malacorhynchus*. Остатки *M. defossa* отмечены также из нижнего миоцена Казахстана. Таксономическая принадлежность позднеолигоценовой французской находки, относимой к “*Mionetta*” *natator* на основании размеров (Mourer-Chauviré et al., 2004), пока остается неясной.

Эволюционно более продвинутый род *Mioquerquedula*, морфологически отчасти сходный с современными *Nettapus* и характерный для конца раннего – среднего, а также, по-видимому, начала позднего миоцена Евразии, может происходить от раннемиоценовых *Caerulonetion* или близких таксонов. Переходной между двумя родами формой представляется *Mioquerquedula integra* из нижнего миоцена США (19–18 млн л. н.; Miller, 1944; Tedford et al., 2004), которая по общему строению коракоида сходна с *C. natator*, но имеет редуцированный *cotyla scapularis* (продвинутый признак), сближающий этот вид с остальными представителями *Mioquerquedula*. Древнейшие евроазиатские *Mioquerquedula* представлены несколько более молодым *M. palaeotagaica* из раннего миоцена (не древнее 16.5 млн л.; Kazansky et al., 2022; Daxner-Höck et al., 2022) Восточной Сибири. В Европе род *Caerulonetion* сохраняется до начала среднего миоцена (местонахождение Зандельсхаузен; ~15 млн л. н.) и заменяется представителями *Mioquerquedula* только в фауне Сансана (около 14 млн л. н.), обогащенной, как было показано ранее, азиатскими мигрантами (Mirzaie Ataabadi et al., 2013). Таким образом, становление рода *Mioquerquedula* могло иметь место в Северной Америке в раннем миоцене, откуда эти мелкие утки затем (во времена миоценового климатического оптимума) расселились через Северную Пацифику в Евразию, где получили широкое распространение и просуществовали до начала позднего миоцена. Сохранявшаяся в Северной Америке линия этих мелких утиных могла дожить до плиоцена, где она известна в качестве плохо изученного рода *Helonetta*, также проявляющего сходство с *Nettapus* (Emslie, 1992). Отсутствие тропического рода *Nettapus* в Америке указывает на его позднее (не ра-

нее конца среднего миоцена) происхождение, когда субтропические условия в Северной Азии, пригодные для межконтинентальной дисперсии этих утиных, уже не существовали.

Укороченные коракоид и плечевая кость *Mioquerquedula* по сравнению с таковыми *Anatini* (Зеленков, 2023б) указывают на ограниченные летные (и, следовательно, дисперсионные) способности этих миоценовых утиных, в чем они, по-видимому, сходны с современными *Nettapus*. Основанная на палеонтологических данных модель смещения гнездовых ареалов (“shifting-home model”), объясняющая появление мигрирующих таксонов палеарктических птиц (Louchart, 2008; но см.: Winger et al., 2019), предполагает сохранение биотопической приуроченности у не мигрирующих тропических предков параллельно с возникновением перелетов у их потомков в высоких широтах по мере изменения климата — в частности, в позднем миоцене. В соответствии с этой моделью современные *Nettapus* могут рассматриваться как достаточно близкие родственники миоценовых *Mioquerquedula*, сохранившие изначальные биотопические предпочтения этой эволюционной линии утиных.

В более продвинутой группе *Anatini* эволюционное развитие летных способностей, по-видимому, стимулировалось похолоданием и аридизацией климата в позднем миоцене (см. Dufour et al., 2020), что создало предпосылки для появления масштабных кочевок, которые при последующих похолоданиях обусловили формирование выраженных миграций. По молекулярным данным дивергенция *Anatini* как раз и оценивается концом среднего миоцена (Sun et al., 2017) — это соответствует окончанию климатического оптимума миоцена, а также эпохе масштабных преобразований природной среды и континентальных биомов в Евразии. Древнейшей известной формой, близкой к филогенетическому стволу *Anatini* (sensu Dickinson, Remsen, 2013), является *Tagayanetta palaeobaikalensis* из верхов нижнего миоцена Восточной Сибири, которая здесь рассматривается как возможный стволовой представитель этой трибы. Это предполагает происхождение *Anatini* в Северном полушарии. Первоначально к *Anatini* был отнесен род *Matanas* из раннего миоцена Новой Зеландии, но он морфологически сходен с современными *Chenonetta* (Worthy et al., 2007) и, таким образом, по-видимому, представляет собой более примитивных *Anatinae* (может быть близок палеарктическим *Chenoanas*; Зеленков, 2012; Zelenkov et al., 2018). Первоначальное отнесение *Matanas* к *Anatini* обусловлено широкой таксономической трактовкой данной трибы в работе Уорти с соавт. (Worthy et al., 2007).

Примечательно выраженное пропорциональное и структурное сходство в строении коракоида у раннемиоценовых европейских утиных *Caerulonetion* и современных австралийских *Malacorhynchus*. При этом другие материалы по *Caerulonetion* пока не подтверждают филогенетическую близость этих двух родов, в связи с чем отмеченное сходство в строении коракоида трактуется как плезиоморфное. Сходный в общих чертах коракоид также имеют и олигоценовые *Pinpanetta* из Австралии (Worthy, 2009). При этом удлинённая плечевая кость *Malacorhynchus* соответствует представлениям о филогенетической близости этого рода с *Anserinae* (Burleigh et al., 2015; Sun et al., 2017), также имеющими удлинённую переднюю конечность. Таким образом, *Malacorhynchus* и миоценовые *Caerulonetion*/*Mioquerquedula*, по-видимому, иллюстрируют альтернативные эволюционные траектории, реализованные в двух группах утиных (*Anserinae* и *Anatinae*) на общей основе строения плечевого пояса (и, в частности, коракоида), но направленные на различные полетные специализации, характеризация которых требует специальных исследований. Укорочение крыла в группе *Anatinae* может быть связано с усилением локомоторного модуля задней конечности (Штегман, 1950), что соответствует неоднократному возникновению в эволюции этой группы ныряющих форм (*Mergini*, *Aythiini*; Buckner et al., 2018).

Дивергенция трибы *Mergini* — несомненно, наиболее примитивных из ныряющих *Anatinae*, оценивается началом среднего миоцена (~15 млн л.; Sun et al., 2017). Такая датировка вполне соответствует появлению и широкому распространению группы в палеонтологической летописи Северного полушария в среднем миоцене (см. обзор: Зеленков, 2012, 2019). *Protomelanitta velox* из среднего миоцена Сансана — по-видимому, древнейший несомненный представитель этой группы, но при этом еще относящийся к стволовой части радиации *Mergini* (Зеленков, 2011, 2023а); *Selenonetta lacustrina* из верхов нижнего миоцена Прибайкалья может оказаться еще более базальным представителем этой линии, однако точное филогенетическое положение этой формы пока остается неясным. Примечателен мелкий размер этих древнейших похожих на *Mergini* уток. В более древних раннемиоценовых и предшествующих им авифаунах *Mergini* отсутствуют. “*Somateria*” sp. из нижнего олигоцена Казахстана (Курочкин, 1968; Зеленков, Курочкин, 2015) однозначно не может быть отнесена к этому роду и трибе *Mergini* (наши данные; contra Зеленков, Курочкин, 2015); систематическое положение этой достаточно крупной формы остается неясным, не исключена ее при-

надлежность к Romainvilliidae, Paranyrocidae или Dendrocheninae из Anatidae.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волкова Н.В. Лесные птицы дочетвертичного кайнозоя Азии — ключ к пониманию эволюции и расселения воробьеобразных (Passeriformes) // Биogeография и эволюционные процессы. Матер. LXVI сессии Палеонтол. об-ва РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2020. С. 227–228.
- Волкова Н.В. Лесные птицы Восточной Сибири и Европы в период миоценового климатического оптимума. Биogeографическое значение сходств и различий орнитокомплексов // Палеонтология и стратиграфия: современное состояние и пути развития. Матер. LXVIII сессии Палеонтол. об-ва РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2022. С. 201–202.
- Волкова Н.В., Зеленков Н.В. Когтелазающая воробьиная птица (Passeriformes, Certhioidea) из верхов нижнего миоцена Восточной Сибири // Палеонтол. журн. 2018. № 1. С. 53–60.
- Зажигин В.С., Лопатин А.В. История Dipodoidea (Rodentia, Mammalia) в миоцене Азии. 1. Heterosminthus (Lophocricetinae) // Палеонтол. журн. 2000. № 3. С. 90–102.
- Зеленков Н.В. Ныrkовые утки из среднего миоцена Западной Монголии // Палеонтол. журн. 2011. № 2. С. 70–77.
- Зеленков Н.В. Новая утка из среднего миоцена Монголии и замечания по эволюции уток в неогене // Палеонтол. журн. 2012. № 5. С. 74–85.
- Зеленков Н.В. Эволюция утиных (Aves: Anatidae s.l.) Евразии в кайнозое // Журн. общ. биол. 2019. Т. 80. С. 323–333.
- Зеленков Н.В. Мелкие утки (Aves: Anatidae) раннего–среднего миоцена Евразии. 1. Ревизия Anas velox Milne-Edwards, 1868 и Anas sporata Kurochkin, 1976 // Палеонтол. журн. 2023а. № 4. С. 94–105.
- Зеленков Н.В. Мелкие утки (Aves: Anatidae) раннего–среднего миоцена Евразии. 2. Фауна местонахождения Тагай (Прибайкалье; Восточная Сибирь) // Палеонтол. журн. 2023б. № 5. С. 82–93.
- 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.
- Курочкин Е.Н. Новые олигоценые птицы Казахстана // Палеонтол. журн. 1968. № 1. С. 92–101.
- Штегман Б.К. Исследования о полете птиц // Памяти академика Петра Петровича Сушкина. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 237–265.
- Bochenński Z. List of European fossil bird species // Acta Zool. Cracov. 1997. V. 40. P. 293–333.
- Brodkorb P. Catalogue of fossil birds: Part 2 (Anseriformes through Galliformes) // Bull. Florida St. Mus. Biol. Sci. 1964. V. 8. P. 195–335.
- Buckner J.C., Ellingson R., Gold D.A. et al. Mitogenomics supports an unexpected taxonomic relationship for the extinct diving duck *Chendytes lawi* and definitively places the extinct Labrador Duck // Mol. Phylog. Evol. 2018. V. 122. P. 102–109.
- Burleigh J.G., Kimball R.T., Braun E.L. Building the avian tree of life using a large-scale, sparse supermatrix // Mol. Phylog. Evol. 2015. V. 84. P. 53–63.
- Cheneval J. Les Anatidae (Aves, Anseriformes) du gisement aquitainien de Saint-Gérard-le-Puy (Allier, France) // Actes de symposium paléontologique Georges Cuvier / Eds. Buffetaut E., Mazin J.M., Salmon E. Montbelliard: Musée de Chateau, 1983. P. 85–98.
- Cheneval J. Les Anatidae (Aves, Anseriformes) du Miocène de France. Révision systématique et évolution // Docum. Lab. Géol. Lyon. 1987. V. 99. P. 137–156.
- Cheneval J. L'avifaune de Sansan // Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. 2000. T. 138. P. 321–388.
- 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. 2022. V. 102. P. 969–983.
- De Pietri V.L. Interrelationships of the Threskiornithidae and the phylogenetic position of the Miocene ibis 'Plegadis' paganus from the Saint-Gérard-le-Puy area in central France // Ibis. 2013. V. 155. № 3. P. 544–560.
- De Pietri V.L., Costeur L., Güntert M., Mayr G. A revision of Lari (Aves, Charadriiformes) from the early Miocene of Saint-Gérard-le-Puy // J. Vertebr. Paleontol. 2011. V. 31. № 4. P. 812–828.
- De Pietri V.L., Mayr G. An assessment of the diversity of early Miocene Scolopaci (Aves, Charadriiformes) from Saint-Gérard-le-Puy (Allier, France) // Palaeontology. 2012. V. 55. Pt 6. P. 1177–1197.
- De Pietri V.L., Mayr G. Reappraisal of early Miocene rails (Aves, Rallidae) from central France: diversity and character evolution // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2014a. V. 52. № 4. P. 312–322.
- De Pietri V.L., Mayr G. The enigmatic Ibidopodia from the early Miocene of France — the first Neogene record of Cariamiformes (Aves) in Europe // J. Vertebr. Paleontol. 2014b. V. 34. № 6. P. 1470–1475.
- Dickinson E.C., Remsen J.V., Jr. (Eds). The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World. Vol. 1: Non-Passerines. Eastbourne, U.K.: Aves Press, 2013. 461 p.
- Dufour P., Descamps S., Chantepie S. et al. Reconstructing the geographic and climatic origins of long-distance bird migrations // J. Biogeogr. 2020. V. 47. № 1. P. 155–166.
- 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.
- Göhlich U.B. The avifauna of the Miocene Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen (Bavaria, Southern Germania) // Zitteliana. 2002. V. 22. P. 169–190.
- Göhlich U.B. Catalogue of the fossil bird holdings of the Bavarian State Collection of Palaeontology and Geology in Munich // Zitteliana. 2017. V. 89. P. 331–349.
- Howard H. Fossil Anseriformes // Waterfowl of the World / Ed. Delacour J. L.: Country Life, 1964. P. 233–326.

- 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. Palaeoenvir.* 2022. V. 102. P. 943–967.
- Kessler E. Review of the Neogene waterfowl (Aves: Anatidae) of Eastern Paratethys // *Studia Univ. Babeş-Bolyai, Biol.* 1992. V. 37. № 2. P. 47–54.
- Lambrecht K. *Handbuch der Palaeornithologie*. Berlin: Borntraeger, 1933. 1029 s.
- Lopatin A.V. Early Miocene small mammals from the North Aral Region (Kazakhstan) with special reference to their biostratigraphic significance // *Paleontol. J.* 2004. V. 38. Suppl. 3. P. S217–S232.
- Louchart A. Emergence of long distance bird migrations: a new model integrating global climate changes // *Naturwiss.* 2008. V. 95. № 12. P. 1109–1119.
- Livezey B.C., Martin L.D. The systematic position of the Miocene anatid *Anas* [?] *blanchardi* Milne-Edwards // *J. Vertebr. Paleontol.* 1988. V. 8. P. 196–211.
- Lydekker R. *Catalogue of the fossil birds in the British Museum (Natural History)*. L.: Taylor and Francis, 1891. XXVII+368 p.
- Manegold A., Mayr G., Mourer-Chauviré C. Miocene songbirds and the composition of the European passeriform avifauna // *Auk*. 2004. V. 121. № 4. P. 1155–1160.
- Mayr G. Two-phase extinction of “Southern Hemispheric” birds in the Cenozoic of Europe and the origin of the Neotropical avifauna // *Palaeobiodiv. Palaeoenvir.* 2011. V. 91. № 4. P. 325–333.
- Mayr G. *Avian Evolution. The Fossil Record of Birds and Its Paleobiological Significance*. Chichester, West Sussex: John Wiley & Sons, 2017. 293 p.
- Miller A.H. An avifauna from the Lower Miocene of South Dakota // *Univ. California Publ. Bull. Dept. Geol. Sci.* 1944. V. 27. № 4. P. 85–100.
- Milne-Edwards A. *Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de la France*. P.: G. Masson, 1867–1871.
- Mirzaie Ataabadi M., Liu L., Eronen J. et al. Continental-scale patterns in Neogene mammal community evolution and biogeography: a Europe-Asia perspective // *Fossil Mammals of Asia. Neogene Biostratigraphy and Chronology*. N.-Y.: Columbia Univ. Press, 2013. P. 629–655.
- Mlíkovský J. Early Miocene birds of Skyřice, Czech Republic // *Čas. Národ. Muz. Řada Přírod.* 2000. V. 169. P. 97–100.
- Mlíkovský J. *Cenozoic Birds of the World. Pt 1: Europe*. Praha: Ninox Press, 2002. 406 p.
- Mourer-Chauviré C. Birds (Aves) from the Early Miocene of the Northern Sperrgebiet, Namibia // *Mem. Geol. Surv. Namibia*. 2008. V. 20. P. 147–167.
- Mourer-Chauviré C., Berthet D., Hugueney M. The late Oligocene birds of the Créchy quarry (Allier, France), with a description of two new genera (Aves: Pelecaniformes: Phalacrocoracidae, and Anseriformes: Anseranatidae) // *Senckenb. Leth.* 2004. V. 84. P. 303–315.
- Pavia M. The parrots (Aves: Psittaciformes) from the Middle Miocene of Sansan (Gers, Southern France) // *Paläontol. Z.* 2014. V. 88. № 3. P. 353–359.
- Saupe E.E., Farnsworth A., Lunt D.J. et al. Climatic shifts drove major contractions in avian latitudinal distributions throughout the Cenozoic // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2019. V. 116. № 26. P. 12895–12900.
- 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.
- Storer R.W. The fossil loon, *Colymboides minutus* // *Condor*. 1956. V. 58. P. 413–426.
- Sun Z., Pan T., Hu C. et al. Rapid and recent diversification patterns in Anseriformes birds: Inferred from molecular phylogeny and diversification analyses // *PLoS One*. 2017. V. 12. № 9. P. e0184529.
- Švec P. Lower Miocene birds from Dolnice (Cheb basin), western Bohemia. Pt II // *Čas. Miner. Geol.* 1981. V. 26. P. 45–56.
- Tedford R.H., Albright L.B., Barnosky A.D. et al. Mammalian biochronology of the Arikarean through Hemphillian interval (Late Oligocene through Early Pliocene epochs) // *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America* / Ed. Woodburne M.O. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2004. P. 169–231.
- Volkova N.V. The first fossil barbet (Aves, Ramphastidae) from Siberia // *J. Ornithol.* 2020. V. 161. P. 325–332.
- Winger B.M., Auteri G.G., Pegan T.M., Weeks B.C. A long winter for the Red Queen: rethinking the evolution of seasonal migration // *Biol. Rev.* 2019. V. 94. № 3. P. 737–752.
- 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., Lee M.S.Y. Affinities of Miocene waterfowl (Anatidae: *Manuherikia*, *Dunstanetta* and *Miotadorna*) from the St Bathans Fauna, New Zealand // *Palaeontology*. 2008. V. 51. Pt 3. P. 677–708.
- 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.
- Worthy T.H., Tennyson A.J.D., Jones C. et al. Miocene waterfowl and other birds from central Otago, New Zealand // *J. Syst. Palaeontol.* 2007. V. 5. № 1. P. 1–39.
- Zelenkov N.V. Evolution of bird communities in the Neogene of Central Asia, with a review of the fossil record of the Neogene Asian birds // *Paleontol. J.* 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., 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.

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

3. A Revision of *Mionetta natator* (Milne-Edwards, 1867)

N. V. Zelenkov

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

The results of a taxonomic and morphological revision of *Mionetta natator* (Milne-Edwards, 1867) from the lower Miocene of Western and Central Europe are presented. It is shown that the collections of small ducks from Saint-Gérard-le-Puy localities (France) indeed contain a small species of the genus *Mionetta*, which is here described as *Mionetta defossa* sp. nov. At the same time, *Mionetta natator* represents a separate taxon and is here assigned to the genus *Caerulonettion* gen. nov., showing morphological similarities with modern *Malacorhynchus* and fossil *Mioquerquedula* spp. The first finds of small ducks from the lower Miocene of Kazakhstan are also described (Aral Svita, the Agyspe and Altynshokysu localities; Akzhar Svita, the Blue Sands locality), tentatively attributed to *Mionetta defossa* and *Mionetta* sp. The diversity and relationships of small ducks of the early–middle Miocene of Eurasia are discussed.

Keywords: fossil birds, Anseriformes, taxonomy, evolution, Neogene, lower Miocene, Kazakhstan, France

УДК 569:551.793(470.13)

НАХОДКА ПЛЕЙСТОЦЕНОВОГО МОРЖА (*ODOBENUS ROSMARUS* L., 1758) НА СЕВЕРЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ (Р. ПЕЧОРА)

© 2023 г. Д. В. Пономарев^{a, *}, Н. В. Крюкова^b, Л. Н. Андреичева^a, А. Ю. Пузаченко^c,
Н. Н. Воробьев^a, Т. И. Марченко-Вагапова^a, Т. Ван Кольфсхотен^{d, e}, Й. Ван Дер Плихт^{d, f}

^aИнститут геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, 167982 Россия

^bИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

^cИнститут географии РАН, Москва, 119017 Россия

^dЛейденский университет, Лейден, 2300 RA Нидерланды

^eШаньдунский университет, Циндао, 266237 Китай

^fГронингенский университет, Гронинген, 9747 AG Нидерланды

*e-mail: dyvonomarev@inbox.ru

Поступила в редакцию 02.03.2023 г.

После доработки 20.06.2023 г.

Принята к публикации 21.06.2023 г.

На расстоянии примерно 340 км от устья р. Печора найден фрагмент черепа моржа неоплейстоценового возраста. Череп предположительно принадлежал половозрелому самцу атлантического моржа возрастом 13–14 лет. Радиоуглеродное датирование черепа показало запредельный для метода возраст (>45 тыс. лет). Обсуждаются данные изотопии азота и углерода из коллагена черепа. Обитание моржа вдали от современного берега моря было возможно в результате развития родионовской (шкловской, МИС 7) или бореальной сулинской (микулинской, МИС 5е) морской трансгрессии, достигавшей широтного течения р. Печора. В пользу сулинской морской трансгрессии свидетельствует относительно хорошая сохранность кости. Родионовский возраст моржа можно предполагать на основании наличия в районе находки отложений морской литорали, которые залегают между двумя средненеоплейстоценовыми моренами – печорской (днепровской, МИС 8) и вычегодской (московской, МИС 6).

Ключевые слова: морж, *Odobenus rosmarus*, неоплейстоцен, родионовский (шкловский) горизонт, сулинский (микулинский) горизонт, морская трансгрессия, Европейский Северо-Восток, р. Печора

DOI: 10.31857/S0031031X23060089, **EDN:** FYYJBZ

ВВЕДЕНИЕ

Летом 2009 г. на бечевнике, на правом берегу р. Печора примерно в двух км выше д. Гаревое Усть-Цилемского р-на Республики Коми (N 65°25.750'; E 52°23.852') местный житель А.А. Глухенький нашел лицевой отдел черепа моржа, который он любезно передал в Геологический музей им. А. А. Чернова Ин-та геологии им. Н.П. Юшкина ФИЦ Коми НЦ УрО РАН в г. Сыктывкар (ИГ № 548/317). В альвеоле сохранившегося клыка содержалось очень небольшое количество промытых грубопесчано-гравийных отложений. В Центре изотопных исследований Гронингенского ун-та (г. Гронинген, Нидерланды) была сделана УМС радиоуглеродная датировка (GrA 66467), показавшая запредельный для метода возраст кости (>45 тыс. лет). Фрагмент черепа без выраженных следов окатанности и деформаций, что свидетельствует о его возмож-

ном коренном залегании недалеко от места находки.

Ниже приводится описание этого материала, который представляет, на наш взгляд, научный интерес, поскольку морж не способен заходить вглубь континента по рекам далее первых десятков километров, т.к. питается почти исключительно морскими бентосными беспозвоночными, в основном двусторчатными моллюсками (Mansfield, 1958; Гептнер и др., 1976; Fay, 1982; COSEWIC..., 2017). Следовательно, находка моржа может являться косвенным свидетельством трансгрессии моря в район широтного отрезка Печоры.

Принятые сокращения: ЗМ МГУ – Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова (г. Москва), ЗИН – Зоологический ин-т РАН (г. С.-Петербург), ИГ – Ин-т геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (г. Сыктывкар).

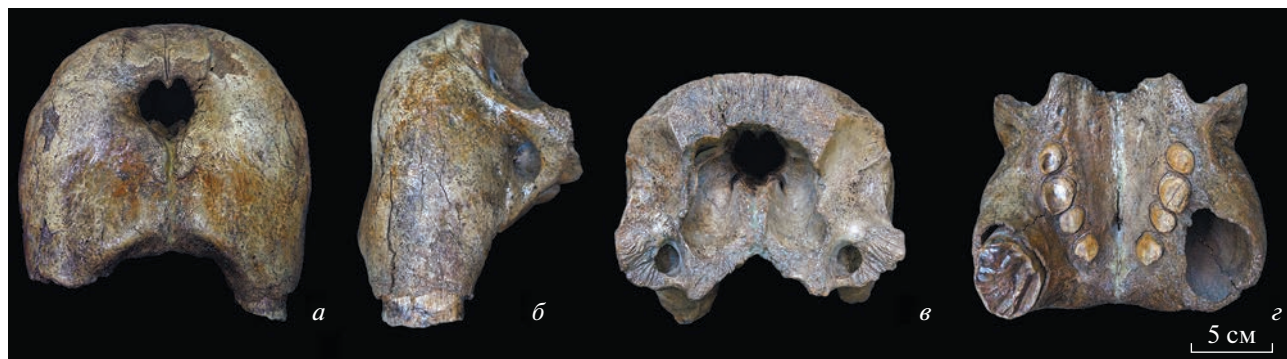


Рис. 1. Фрагмент черепа моржа, экз. ИГ № 548/317: а — вид спереди, б — вид слева, в — вид с дорсальной стороны, г — вид с вентральной стороны.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В районе д. Гареве проведено комплексное изучение береговых обнажений и разрезов карьеров, с отбором образцов на различные виды анализов, направленных на исследование вещественного состава отложений, с целью воссоздания обстановок осадконакопления и палеогеографических условий их формирования. В полевых условиях проводились замеры ориентировки удлиненных обломков пород и изучение петрографического состава валунно-галечного материала из морен для выяснения направлений переноса обломочного материала и установления питающих ледниковых провинций. Замерялись оси удлиненных обломков пород крупнее 1–3 см с соотношением сторон 1 : 3.

Обработка образцов для палинологических исследований выполнялась по общепринятым методикам (Гричук, Заклинская, 1948; Пыльцевой анализ, 1950; Erdtman, 1992). Изучение спор и пыльцы проводили с помощью цифрового биологического микроскопа “Motic BA 300” при увеличении 420×. Для каждой пробы подсчитывались более 250 пыльцевых зерен. Спорово-пыльцевые диаграммы строились с помощью программы “TILIA”. Интерпретация и расчет результатов спорово-пыльцевого анализа (СПА) проводились групповым способом. Споры и пыльца в спектрах объединялись в группы (пыльца деревьев и кустарников, пыльца трав, споры), далее определяли процентное содержание видов спор и пыльцевых зерен от 100% отмеченных форм.

Измерения черепа проводились с помощью штангенциркуля, с точностью до 0.1 см. Для определения индивидуального возраста и пола животного ископаемый череп сравнивали с черепами современных тихоокеанских моржей (самец и самка) и атлантического моржа (самец) известного возраста. Рассматривались метрические и неметрические признаки найденного черепа моржа в сравнении с современными подвидами, а

также степень зарастания швов. Включенные в сравнительный анализ черепа тихоокеанских моржей, от которых были отобраны зубы и для которых был определен точный возраст ($n = 6$; Круглова, 2014), изучались в полевых условиях на о-ве Колочин и на м. Ванкарем (Чукотка) в 2010–2011 гг.

О Т Р Я Д CARNIVORA

СЕМЕЙСТВО ODOBENIDAE ALLEN, 1880

Род *Odobenus* Brisson, 1762

Odobenus rosmarus Linnaeus, 1758

О п и с а н и е. Фрагмент лицевого отдела черепа ИГ № 548/317 (рис. 1). Представлены верхнечелюстные кости со скуловыми отростками, предчелюстные и носовые кости. Череп сломался по височно-скуловому, поперечному небному, лобно-носовому и лобно-верхнечелюстному швам, что говорит о слабости этих швов, которые заросли не до конца. Большая часть костей имеют несросшиеся края, в т.ч. в местах соединения с костями среднего отдела черепа: клиновидной, лобной, скуловой, небной. Прошла облитерация швов только между предчелюстными и верхнечелюстными костями на лицевой части черепа. Остальные швы — лобно-верхнечелюстной, носовой, височно-скуловой, срединный небный хорошо видны, т.е., рост черепа не был завершен. Альвеола правого клыка частично разрушена в дистальной части. Размеры черепа приведены в табл. 1.

Зубная формула моржей ($I\ 3/3$, $C\ 1/1$, $P\ 4/3$, $M\ 2/1 = 36$). На момент гибели у найденного черепа моржа (экз. ИГ № 548/317) сохранились альвеолы зубов — с одной стороны $I2$ и с каждой стороны $I3$, $P1$, $P2$, $P3$, $P4$, $M1$. Альвеолы рудиментарных зубов малы ($P4$ и $M1$), но не заросли, что говорит о том, что эти зубы, скорее всего, сохранились под десной до смерти животного, а после гибели и разложения мягких тканей выпали из-за отсутствия достаточных корней. Из постоянных зубов сохранились по одному резцу ($I3$) и по три

Таблица 1. Промеры черепов моржа *Odobenus rosmarus* (в мм)

	Найденный череп <i>Odobenus rosmarus</i>	Тихоокеанский морж <i>O. r. divergens</i>		Атлантический морж <i>O. r. rosmarus</i>
Номер образца	ИГ № 548/317	ЛКК* 2010-01	ЗИН S-1107	ЗИН S-1105
Возраст	—	13–14	15<	10–11
Пол	—	самка	самец	самец
Наибольшая длина черепа	—	304	375	352
Ширина лицевого отдела черепа на уровне переднего края предчелюстной кости	175	150	—	—
Высота от нижней границы носового отверстия к переднему краю предчелюстной кости	72	51	72	70
Максимальная ширина носового отверстия	37	37	34	37
Высота носового отверстия (по центру)	45	46	53	48
Высота подглазничного отверстия	23	25	—	29
Ширина подглазничного отверстия	18	14	14	—
Ширина неба в районе подглазничных отверстий	129	111	—	—
Длина правого зубного ряда	84	71	87	82
Длина зубного ряда (без I3)	66	51	—	—
Расстояние между левым и правым зубами I3	25	35	35	40
Расстояние между левым и правым зубами Pm1	43	52	53	54
Расстояние между левым и правым зубами Pm2	54	60	55	58
Расстояние между левым и правым зубами Pm3	66	64	67	72
Толщина (передне-задний размер) клыка	52	43	74	50
Ширина клыка	37	27	45	34
Обхват клыка у альвеолы	143	—	185	133
Длина клыка по кривой (левый)	—	—	510	265
Ширина верхнечелюстных костей на уровне клыков	211	—	—	—
Расстояние (ширина) между альвеолами Pm3	103	—	—	—
Наибольшая длина назальных костей	85	—	—	—
Наибольшая длина верхнечелюстных костей	210	—	—	—

* ЛКК — личная коллекция Н.В. Крюковой.

премоляра (P1, P2, P3) с каждой стороны, а также левый клык (C1).

Размеры в мм (табл. 1).

Сравнение. Форма носового отверстия у найденного черепа более типична для тихоокеанских моржей, но отмечается и у атлантических. У найденного моржа из д. Гаревы заметны латеромедиальные расширения носового отростка предчелюстных костей. У тихоокеанского моржа часто встречаются длинные носовые отростки предчелюстных костей (*os premaxillare pars nasalis*), которые простираются назад на 2/3 длины носовых костей. У атлантического моржа чаще носовой отросток предчелюстной кости очень короткий и имеется короткий контакт между предчелюстной и носовой костями. Однако размер носовых отростков весьма изменчив и не может служить диагностическим признаком для определения подвидов. Крайние варианты контакта носовых и предчелюстных костей встречаются у обоих подвидов (Allen, 1880). Передний край предчелюстной кости прямой и ровный. Такая форма типична как для тихоокеанских, так и для атлантических моржей.

Степень зарастания швов у моржа из д. Гаревы, по сравнению с черепами тихоокеанского моржа известного индивидуального возраста (определенного по слоистой структуре зуба), сходны с черепом самки в возрасте 13–14 лет (экз. ЛКК № 2010-01), у которой началась облитерация швов между верхнечелюстными и предчелюстными костями. Остальные швы: лобно-носовой, лобно-верхнечелюстной, носовой, височно-скуловой, срединный небный не облитерированы. По большинству измерений (в т.ч. по сечению клыка) этот череп самки меньше, чем найденный (табл. 1).

Найденный череп сравнили с черепами самцов тихоокеанского и атлантического моржа на сходном этапе срастания костей черепа (табл. 1). Возраст тихоокеанского самца, определенный по длине клыков, составил свыше 15 лет (Fay, 1982), а атлантического — 11–12 лет (Dietz et al., 2014). Из таблицы видно, что по большинству параметров тихоокеанский самец значительно крупнее найденного. Атлантический самец имел более близкие значения измерений к найденному черепу, однако у него степень срастания швов меньше, что говорит о том, что он моложе моржа из д. Гаревы. Поскольку сроки облитерации имеют индивидуальную изменчивость и могут варьировать, предположительно возраст найденного моржа (экз. ИГ № 548/317) примерно 13–14 лет.

Замечания. Поверхность стачивания функциональных зубов (I3, P1, P2, P3) и их высота над десной соответствуют типу моржей с традиционным питанием, где основной пищей является бентос. В отличие от бентофагов, у моржей-

хищников, основная добыча которых — кольчатая нерпа, зубы менее стертые, более высоко выделяются над десной и имеют иную поверхность стачивания (Fay, 1982). Левый клык был обломан на уровне края альвеолы. Впоследствии края альвеолы растрескались и частично разрушились. Клык выступает из альвеолы только на 20 мм.

Материал. Местонахождение: д. Гаревы Усть-Цилемского р-на Республики Коми — фрагмент лицевого отдела черепа, экз. ИГ № 548/317.

Осмотрены черепа моржей в возрасте шести лет и старше: самцов тихоокеанского подвида (восемь экз. ЗМ МГУ S-7033, S-80221, S-103920, S-103921, S-138885, S-138887, S-138889, S-138890; три экз. ЗИН S-1107, S-2714, S-11126) и самок (восемь экз. ЗМ МГУ S-103922, S-103923, S-103924, S-103925, S-103926, S-103927, S-138886, S-138888), а также самцов атлантического подвида (семь экз. ЗИН S-1105, S-1112, S-1113, S-16210, S-27650, S-27659, S-27660) и самок (три экз. ЗИН S-6828, S-7874, S-17062). Кроме того, для сравнения с моржом из д. Гаревы использованы черепа моржей сходного биологического возраста — атлантического подвида (экз. ЗИН S-1105, самец, о. Новая Земля), и тихоокеанского (экз. ЗИН S-1107, самец, о. Врангеля; экз. из личной коллекции Н.В. Крюковой № 2010-01, самка, о. Колочин).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение морфологических признаков найденного черепа моржа с коллекцией черепов из музеев не позволяет однозначно определить подвид, т.к. все признаки характерны как для атлантического, так и для тихоокеанского моржа. Однако, основываясь на размерах черепа, который крупнее черепа самки, но мельче черепа самца тихоокеанского подвида и близок по размерам к самцу атлантического подвида, можно предположить, что череп найденного моржа принадлежит половозрелому самцу атлантического моржа в возрасте 13–14 лет.

Минералого-геохимическое исследование фрагмента клыка моржа, проведенное в ИГ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН В.И. Силаевым с коллегами (2022), показало, что по значениям биоапатитового модуля ($\text{Ca}/\text{P}_{\text{ап}}$) 2.01 ± 0.02 клык моржа изменен в такой же умеренной степени, как и большинство позднеплейстоценовых млекопитающих, найденных в аллювиальных местонахождениях (Silayev et al., 2017). Относительно слабая измененность кости указывает на то, что череп моржа, вероятно, не древнее позднего неоплейстоцена. По соотношению изотопов ^{13}C и ^{18}O биоапатит моржа отличается от костей наземных млекопитающих повышенными значениями $\delta^{18}\text{O}$, характерными для морской воды. Коллаген из клыка моржа характеризуется относительно тяжелым

Таблица 2. Сопоставление региональной стратиграфической схемы Тимано-Печоро-Вычегодского региона с межрегиональной стратиграфической схемой Восточно-Европейской платформы (Решение..., 1986) и предполагаемое сопоставление горизонтов с морскими изотопными стадиями (МИС)

Раздел	Звено	Сту- пень	Региональные подразделения			Горизонты межрегиональной стратиграфической схемы	МИС	
			Надгоризонт	Горизонт	Индекс			
Неоплейстоцен	Q _{IV}		Голоценовый			Q _{IV} h	Голоцен	1
	Верхнее Q _{III}	4	Ненецкий	Полярный	Q _{III} ⁴ p	Осташковский	2	
		3		Бызовской	Q _{III} ³ bz	Ленинградский	3	
		2		Лайский	Q _{III} ² l	Подпорожский	4-5a-d	
		1		Сулинский	Q _{III} ¹ s	Микулинский	5e	
	Среднее Q _{II}	6	Тимано-уральский	Вычегодский	Q _{II} ⁴ vc	Московский	6	
		5		Родионовский	Q _{II} ³ r	Шкловский	7	
		4		Печорский	Q _{II} ² pc	Днепровский	8	
		1—3		Чирвинский	Q _{II} ¹ c	Лихвинский	9-11?	
	Нижнее Q _I	8	Коми-пермский	Помусовский	Q _I ⁶ pm	Окский	12	
		7		Вишерский	Q _I ⁵ v	Беловежский	13-15?	
		6		Березовский	Q _I ⁴ b	Донской	16	
		3—5		Тумский	Q _I ³ t	Ильинский	?	
		2		Камский	Q _I ² k	Покровский	?	

изотопным составом, как углерода (–13.19‰), так и азота (11.48‰) (данные получены Х. ван дер Плихтом). Данные значения находятся на нижнем пределе варьирования этих признаков для тихоокеанских моржей (Clark et al., 2019), и в целом типичны для плотоядных морских млекопитающих (Walker, Masko, 1999).

ЧЕТВЕРТИЧНЫЕ ОТЛОЖЕНИЯ РАЙОНА НАХОДКИ

В районе, где найден фрагмент черепа моржа, четвертичные отложения выходят на поверхность в нескольких береговых обнажениях Печоры (табл. 2; рис. 2, 3). Д.В. Пономаревым в 2019 г. были изучены разрезы у руч. Шабанова (обн. 1, место находки, N 65°25.750'; E 52°23.852'), у д. Гарёво (обн. 2, N 65°25.835'; E 52°21.519'), в овраге у д. Гарёво (обн. 3, N 65°25.849'; E 52°20.807') и у пос. Журавского [обн. 4; обн. 250 по Л.Н. Андреичевой (2002), N 65°25.407'; E 52°16.482']. Кроме береговых разрезов, где абс. отметка уреза воды в Печоре составляет 15 м, четвертичные отложения также были вскрыты в трех неглубоких карьерах

(обн. 5, 6, 7) на более высоких гипсометрических уровнях (90–100 м). Наиболее интересный и полный разрез четвертичных отложений выходит в обн. 4, расположенном на правом берегу Печоры чуть ниже по течению пос. Журавского (рис. 2, 3). В 1971–1972 гг. Андреичевой исследовались разрезы береговых обнажений у пос. Журавского (обн. 4), а также разрезы береговых обнажений у с. Коровий Ручей в 1.5–2 км ниже по течению обн. 4 и у д. Сергеево-Щелья, расположенной в 6 км ниже по течению с. Усть-Цильма (рис. 2, 3). Кроме того, в разное время эти разрезы изучались Х.А. Арслановым с коллегами (1975), Б.И. Гуслицером (1981; Решение..., 1986), Я. Мангерудом с коллегами (Mangerud et al., 1999), А.С. Лавровым и Л.М. Потапенко (2005, 2012), Н.Н. Воробьевым (2021).

Суммируя все имеющиеся геологические данные, можно предварительно построить сводный геологический разрез четвертичных отложений в районе работ. В основании разреза залегает нижнеплейстоценовый помусовский (окский, МИС 12) моренный горизонт, отделенный от вышележащей моренной толщи слоем песчаных от-

ложений. Этот моренный горизонт вскрывается в обн. 4 и представлен необычайно плотным валунным суглинком, в грубообломочной фракции которого найдены кристаллические породы северо-западного сноса — нефелиновые сиениты, граниты, гранитогнейсы, а также обломки северотиманских базальтов с агатами. Эти признаки, а также самородное серебро в составе тяжелой фракции из расположенного к северо-западу месторождения и северо-северо-западная ориентировка длинных осей обломков указывают на движение ледника из Фенноскандинавского центра оледенения.

Основная часть четвертичного разреза представлена двумя среднечетвертичными моренами — печорской (днепровской, МИС 8) и вычегодской (московской, МИС 6). Эти моренные горизонты хорошо различаются между собой по литологическим признакам. Длинные оси крупных обломков в печорской морене ориентированы с северо-северо-востока, что указывает на продвижение ледникового покрова с Урал-Пайхой-Новоземельской питающей ледниковой провинции. Самая верхняя, вычегодская морена отличается повышенной долей (до 28%) магматических и метаморфических пород в составе валунов и северо-северо-западной ориентировкой их длинных осей. По составу минералов тяжелой фракции среднечетвертичные морены района д. Гаревое и пос. Журавский почти не отличаются.

Родионовские (шкловские, МИС 7) отложения, разделяющие печорскую и вычегодскую морены, в разрезах у д. Гаревое и пос. Журавского представлены песками, песчано-гравийными отложениями и глинами с холодными спорово-пыльцевыми спектрами, отражающими развитие березовых редколесий и кустарниковой тундровой растительности. Иное строение имеют разрезы, обнажающиеся немного ниже по течению — у с. Коровий Ручей и д. Сергеево-Щелья. Здесь родионовские отложения представлены преимущественно осадками литорали морского бассейна. Как правило, это прибрежно-морские горизонтально-косо- и перекрестнослоистые пески и галечники с большим количеством фрагментов раковин морских моллюсков.

Над вычегодской мореной залегают предположительно сулинские (микулинские МИС 5е) отложения, вскрывающиеся в обн. 3 (овраг у д. Гаревое). Здесь Арслановым с коллегами (1975) описаны торф, алевроит и пески с запределной радиоуглеродной датировкой и теплыми спорово-пыльцевыми спектрами, которые сформировались, скорее всего, в сулинское время.

Верхняя часть разреза в береговых обнажениях (обн. 3, 4) представлена покровными алевроитами красно-коричневого цвета, которые являются,



Рис. 2. Схематическая карта местонахождения. Место находки фрагмента черепа моржа показано крестиком. Штриховкой показана часть современного ареала атлантического подвида моржа. Обозначения: 1 — разрез на месте находки у руч. Шабанова, 2 — разрез у д. Гаревое, 3 — овраг у д. Гаревое, 4 — Журавский, 5, 6, 7 — карьеры соответственно 1, 2, 3.

вероятно, лессовидными субаэральными отложениями, сформированными во второй половине позднего неоплейстоцена на удалении от края ледника в условиях ослабления ветровой деятельности (Астахов, Свендсен, 2011; Astakhov, 2014).

В разрезах карьеров на абсолютных отметках 100 м обнажаются промытые грубые пески с гравием и галькой с тремя ОСЛ датировками: 93 ± 13 тыс. лет, 76 ± 12 тыс. лет и 88 ± 11 тыс. лет (Mangerud et al., 1999). Предполагается, что эти отложения являются осадками прибрежной фации обширного подпрудного озера (Коми озера), существовавшего в раннем валдае.

Стратиграфическая и генетическая интерпретация четвертичной толщи в исследованном районе (от д. Гаревое до д. Сергеево-Щелья) во многом остается пока дискуссионной. Например, литологические особенности морен по данным разных исследователей довольно существенно различаются, и даже по количеству моренных горизонтов в разрезе обн. 4 нет единства мнений. Так, Лавров и Потапенко (2005, 2012) выделяют здесь четыре моренных горизонта, тогда как в работе Воробьева (2021) отмечаются только две морены. Кроме того, пока неясно, представлены ли существенно различающиеся части разреза в обн. 1 разновозрастными моренными горизонтами, или они представляют собой одну литологически изменчивую морену. Однако следует отметить те черты строения разреза, которые важны для палеогеографической интерпретации, и которые имеют ключевое значение для понимания взаимосвязи геологической истории района и находки моржа. Во-первых, морские отложения об-

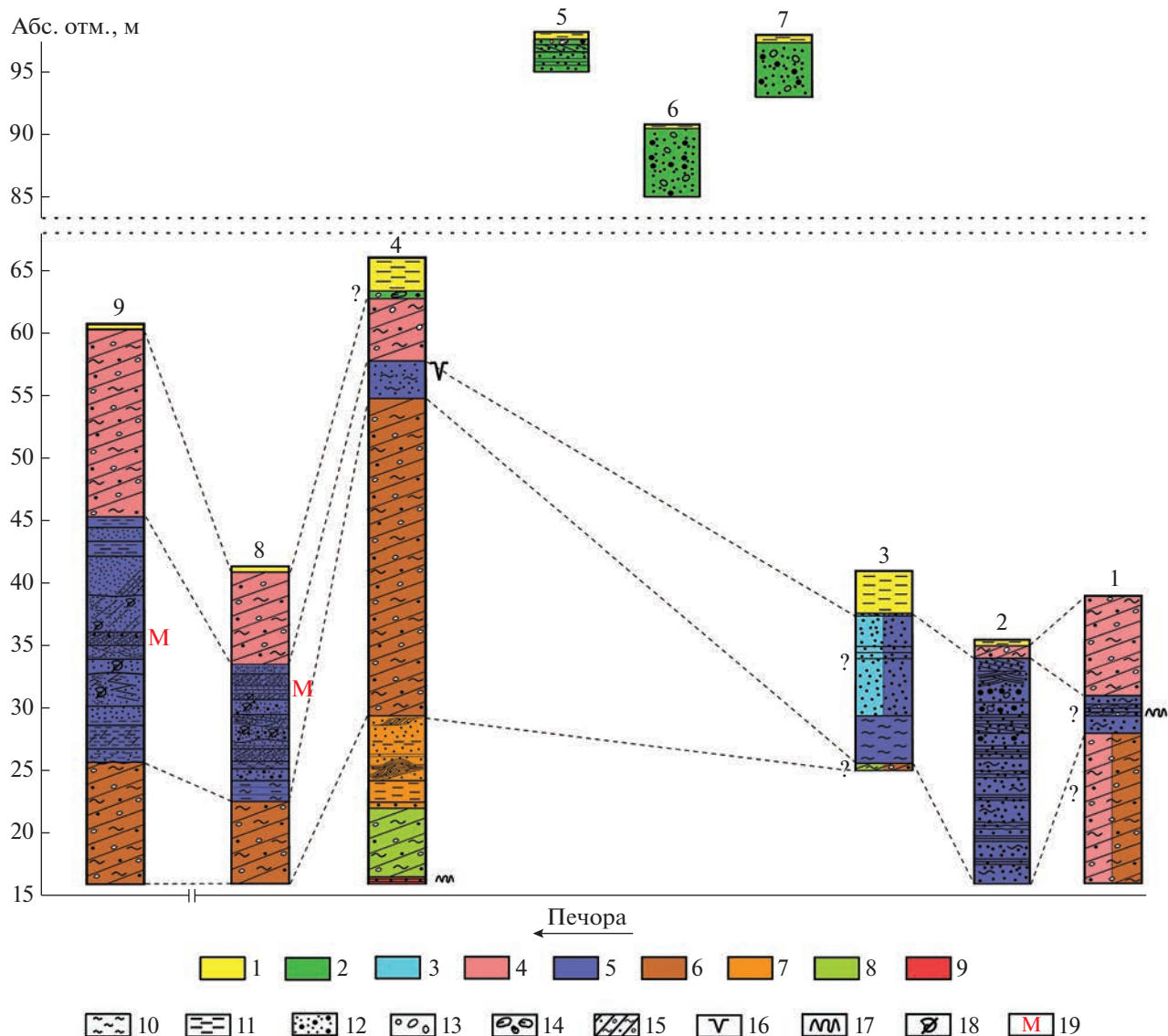


Рис. 3. Сопоставление разрезов четвертичных отложений в районе д. Гарёво: 1 – разрез на месте находки у руч. Шабанова, 2 – разрез у д. Гарёво, 3 – овраг у д. Гарёво, 4 – Журавский, 5, 6, 7 – карьеры соответственно 1, 2, 3; 8 – Коровий Ручей, 9 – Сергеево-Щелья. Обозначения: 1 – отложения полярного времени (верхнего валдая), 2 – отложения верхнего неоплейстоцена (в карьерах – лайские=нижневалдайские), 3 – сулинские (микулинские) отложения, 4 – вычегодская (московская) морена, 5 – родионовские (шкловские) отложения, 6 – печорская (днепровская) морена, 7 – предположительно чирвинские (лихвинские) отложения, 8 – помусовская (окская) морена, 9 – предположительно вишерские (беловежские) или раннепомусовские осадки, 10 – глина, 11 – алевроит, 12 – песок и гравий, 13 – галька, 14 – валуны, 15 – морена, 16 – псевдоморфозы по повторно-жильным льдам, 17 – глиаидеформации, 18 – раковины морских моллюсков, 19 – морские родионовские (шкловские) отложения.

наружены между двумя среднелепесточными моренами и датируются, таким образом, родионовским временем. Во-вторых, не обнаружены морские отложения сулинского межледникового, т.е., осадки бореальной трансгрессии. В-третьих, наибольшее сходство отложений, которые сохранились в альвеоле клыка, наблюдается, по нашему мнению, с отложениями, датированными ранним валдаем, вскрывающимися в карьерах, которые считаются осадками подпруд-

ного озера. Кроме того, похожие грубопесчано-гравийные отложения вскрываются также и у д. Гарёво (обн. 2), где они залегают под предположительно вычегодской мореной и датируются, скорее всего, родионовским интервалом.

Важно отметить также, что, несмотря на отсутствие в исследованных разрезах отложений хорошо изученной в регионе бореальной сулинской (микулинской) трансгрессии, нельзя исключать связь с ней находки черепа моржа. В Печорской

низменности отложения трансгрессии обнаружены в долинах рек Шапкина, Черная, Лая, Сула, Куя, Индига, Бол. Роговая, Морею, Талота, а также в обнажении Вастьянский Конь в низовье р. Печора (Решение..., 1986; Mangerud et al., 1999; Svendsen et al., 2004; Лавров, Потапенко, 2005, 2012; Андреичева и др., 2015). Здесь разрезы с отложениями сулинской трансгрессии обычно располагаются не далее 100–150 км от морского побережья (в 200 км от находки моржа). Отложения трансгрессии представлены глинами и литоральными песками с морской фауной моллюсков, обитавших в мелководном бассейне, свободном ото льда, круглый год (Svendsen et al., 2004). Мощность отложений варьирует от 60–70 м в депрессиях до нескольких метров в повышенных частях. Максимальные абсолютные отметки отложений трансгрессии в Печорской низменности составляют 60 м (Svendsen et al., 2004; Лавров, Потапенко, 2012). Относительно высокий уровень моря объясняется гляциоизостатическим прогибанием территории под тяжестью мощного ледникового покрова вычегодского оледенения (Svendsen et al., 2004; Лавров, Потапенко, 2012).

СВЕДЕНИЯ О БИОЛОГИИ, УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ, ПРОШЛОМ И НАСТОЯЩЕМ РАСПРОСТРАНЕНИИ МОРЖА

Морж (*Odobenus rosmarus*) — вид морских млекопитающих кледы Ластоногих (*Pinnipedia*) отряда Хищных (*Carnivora*) (Абрамов, Хляп, 2012). Обычно выделяют три подвида (Гептнер и др., 1976): атлантический *O. rosmarus rosmarus*, тихоокеанский *O. rosmarus divergens* и лаптевский *O. rosmarus laptevi*. Морфологические признаки и данные генетики (Lindqvist et al., 2008) говорят о том, что уровень различий между тихоокеанским и лаптевским подвидами не превышает популяционного. На западе Российской Арктики (Карское, Печорское и Баренцево моря), а особенно в ее юго-восточной части, а также в Арктической Канаде, Гренландии и Шпицбергене обитает атлантический подвид (Соколов и др., 2001). Тихоокеанский подвид встречается в морях Дальнего Востока и Аляски.

Важной чертой биологии и экологии моржей является их неразрывная связь с морем. Они обитают в основном на мелководье континентального шельфа с глубинами до 100 м, но обычно держатся на участках с глубиной от 15 до 80 м (Mansfield, 1958; Гептнер и др., 1976; Fay, 1982). Моржи питаются разнообразными беспозвоночными: ракообразными, аннелидами, туникатами, голотуриями и моллюсками, но основу питания составляют бентосные двустворчатые моллюски, которые резко преобладают в их диете. Моржи являются стадными животными, значительную

часть своей довольно длинной жизни (до 40 лет в дикой природе) они проводят на морском льду.

Обычно моржи не заходят далеко вглубь континента по рекам, т.к. зависят от наличия своих основных пищевых объектов — морских беспозвоночных. Об этом говорят наблюдения за современными тихоокеанскими моржами, встречи с которыми отмечались на реках в 30 км от берега на Чукотке (устные сообщения). Об этом же свидетельствуют и датированные находки остатков моржей в Канаде и Евразии, сведения о которых имеются в базе данных PALEOFAUNA (Markova et al., 2019) и в фундаментальной работе канадских исследователей (Dyke et al., 1998). Так, подавляющее большинство известных датированных находок моржей сделано в местонахождениях непосредственно на морском побережье. В Европе это находки из Северного моря (Kuitema, 2020), Дании (Aaris-Sorensen, 2009), Франции (Auguste, 2009) и Великобритании (Hedges et al., 1993), с датировками по ^{14}C от запредельных значений до позднеледниковых. Ближайшая к Печоре датированная находка моржа позднеголоценового возраста 1525 ± 35 (GrA-41251) известна на западном побережье п-ова Ямал в устье р. Мордыха. В Сибири это в основном костные остатки, встреченные на Новосибирских о-вах и на Чукотке. Некоторые находки сделаны на большом удалении от моря (сотни, а иногда и более тысячи км), в России в основном известны в Якутии и на Дальнем Востоке; они представляют собой фрагменты клыков моржа, найденные в слоях археологических памятников (Деревянко, 1973; Мочанов и др., 1983, 1991; Алексеева, Болдин, 1986). Нет сомнений в том, что такие находки отражают культурные и торговые связи между удаленными племенами, для которых моржовая кость (клыки) являлась ценным товаром (Barrett et al., 2020). Примеры таких находок известны также в многочисленных поселениях палео- и неолитических культур Канады от 7500 л. н. до современности (Dyke et al., 1998).

Исключением являются только случаи, когда морская вода проникает вглубь континента, как, например, это происходит в длинном эстуарии р. Св. Лаврентия в Канаде. Здесь морские воды доходят до г. Квебек, находящегося в 500 км от берега Атлантического океана, а моржи заходят в эстуарий Св. Лаврентия вверх до Ривьер-Уэль (примерно 400 км вглубь континента) (COSEWIC..., 2017). Вода в таких эстуариях стратифицируется на более плотную нижнюю морскую и верхнюю пресную. Это создает условия для обитания морских беспозвоночных и, как следствие, моржей вдали от моря. Замечательным примером такого рода эстуариев в Российской Европейской Арктике является эстуарий р. Мезень, в котором морская вода проникает вглубь эстуария (от створа к вершине) на 27 км, а приливная волна преодоле-

вает расстояние 63 км от устьевоего створа (Римский-Корсаков и др., 2018).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследовался лицевой череп моржа, найденный на эрозионном правом берегу Печоры в 2 км выше д. Гаревое (Усть-Цилемский р-н Республики Коми). Размерные характеристики черепа, который крупнее самки, но мельче самца тихоокеанского подвида и при этом демонстрирует сходство по размеру с черепом одновозрастного самца атлантического подвида, позволяют предположить, что череп принадлежал половозрелому самцу атлантического подвида моржа (*Odobenus rosmarus rosmarus* L., 1758). Индивидуальный возраст животного, судя по степени зарастания швов, составлял 13–14 лет.

Череп, скорее всего, не был принесен издалека к месту находки, о чем свидетельствуют его хорошая в целом сохранность, отсутствие на нем следов окатанности и другого механического воздействия. Радиоуглеродное датирование черепа показало возраст >45 тыс. лет. Судя по характеру стирания зубов, диета этого моржа была обычной и в ней преобладали бентосные беспозвоночные.

Появление моржа вдали от современного морского побережья (340 км от устья р. Печоры) связано, скорее всего, с одной из морских трансгрессий в район широтного течения Печоры – родионовской (шкловской, МИС 7) или бореальной сулинской (микулинской, МИС 5е). Грубопесчано-гравийные осадки из альвеолы клыка близки по составу отложениям, которые датируются лайским (ранний валдай) и родионовским интервалами. Весьма вероятно, что череп мог быть переложен в лайские отложения в случае размыва осадков бореальной трансгрессии, однако собственно отложения бореальной сулинской трансгрессии в районе находки не найдены. На связь находки с сулинской морской трансгрессией указывают минералого-геохимические данные, которые свидетельствуют о том, что после смерти животного кость изменилась в относительно незначительной степени, примерно так же, как и большинство позднелепестовых костных остатков крупных млекопитающих из аллювиальных местонахождений. Наиболее вероятно, что морж обитал в районе широтного течения Печоры во время родионовской морской трансгрессии. Отложения данной трансгрессии, представленные осадками литорали морского бассейна, найдены в разрезах Коровий Ручей и Сергеево-Щелья, где они залегают между двумя средне-лепестовыми моренами – печорской (днепровской, МИС 8) и вычегодской (московской, МИС 6).

Авторы благодарны своим коллегам Г.Н. Каблису, В.Г. Каблису и Т.А. Пономаревой (ИГ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН) за помощь при проведении полевых работ. Замечания, высказанные к первой версии статьи Д.Г. Маликовым и В.С. Зыкиным (ИГМ СО РАН), помогли существенно изменить статью к лучшему, за что авторы выражают коллегам признательность. Авторы выражают благодарность трем анонимным рецензентам за полезные критические замечания. Работа выполнена в рамках темы НИР “Эволюция биоты и среды ее обитания как основа расчленения и геологической корреляции осадочного чехла Печорской плиты и ее складчатого обрамления” № 122040600008-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов А.В., Хляп Л.А. Отряд Carnivora // Млекопитающие России: систематико-географический справочник / Ред. Павлинов И.Я., Лисовский А.А. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2012. С. 313–382.
- Алексеева Э.В., Болдин В.И. Материалы об охоте и животноводстве у населения бохайского городища Николаевское-II (Приморье) // Методы естественных наук в археологическом изучении древних производств на Дальнем Востоке СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 77–85.
- Андреичева Л.Н., Марченко-Ваганова Т.И., Буравская М.Н. и др. Природная среда неоплейстоцена и голоцена на Европейском Северо-Востоке России. М.: ГЕОС, 2015. 224 с.
- Арсланов Х.А., Бердовская Г.Н., Лосева Э.И. и др. Новые данные о континентальных микулинских отложениях на нижней Печоре // Вестн. Ленингр. ун-та. 1975. № 24. С. 139–142.
- Астахов В.И., Свендсен Й.И. Покровная формация финального плейстоцена на крайнем северо-востоке Европейской России // Рег. геол. и металлогения. 2011. № 47. С. 12–27.
- Воробьев Н.Н. Отложения среднего неоплейстоцена в нижнем течении р. Печоры // Вестник геонаук. 2021. № 5(317). С. 37–43.
- Гептнер В.Г., Чапский К.К., Арсеньев В.А. и др. Млекопитающие Советского Союза. Ластоногие и зубатые киты. Т. 2. Ч. 3. М.: Высшая школа, 1976. 717 с.
- Гричук В.П., Заклинская Е.Д. Анализ ископаемых пыльцы и спор и его применение в палеогеографии. М.: ОГИЗ ГЕОГРАФИЗ, 1948. 224 с.
- Гуслицер Б.И. Возраст валунных суглинков и межморенных отложений в районе с. Кипиево (нижняя Печора) по данным изучения костей грызунов // Геология и полезные ископаемые северо-востока европейской части СССР. Ежегодник – 1972. Сыктывкар, 1973. С. 71–77.
- Гуслицер Б.И. Сопоставление разрезов плейстоценовых отложений бассейнов Печоры и Вычегоды по иско-

- паемым остаткам грызунов // Плиоцен и плейстоцен Волго-Уральской области. М.: Наука, 1981. С. 28–37.
- Деревянко А.П. Ранний железный век Приамурья. Новосибирск: Наука, 1973. 356 с.
- Лавров А.С., Потапенко Л.М. Неоплейстоцен северо-востока Русской равнины. М.: Аэрогеология, 2005. 222 с.
- Лавров А.С., Потапенко Л.М. Неоплейстоцен Печорской низменности и Западного Притиманья (стратиграфия, палеогеография, хронология). М.: Можайский полиграф. комбинат, 2012. 191 с.
- Мочанов Ю.А., Федосеева С.А., Алексеев А.Н. и др. Археологические памятники Якутии. Бассейны Алдана и Олекмы. Новосибирск: Наука, 1983. 392 с.
- Мочанов Ю.А., Федосеева С.А., Константинов И.В. и др. Археологические памятники Якутии. Бассейны Вилюя, Анабара и Оленека. М.: Наука, 1991. 221 с.
- Пыльцевой анализ. М.: Гос. изд-во геол. лит-ры, 1950. 571 с.
- Решение 2-го Межведомственного стратиграфического совещания по четвертичной системе Восточно-Европейской платформы (Ленинград–Полтава–Москва, 1983 г.) с региональными стратиграфическими схемами / Ред. Краснов И.И., Заррина Е.П. Л., 1986. 156 с.
- Римский-Корсаков Н.А., Кортаев В.Н. Иванов В.В. и др. Гидрологический режим и литодинамические процессы в эстуарии Мезени // Океанология. 2018. Т. 58. № 4. С. 640–648.
- Силаев В.И., Пономарев Д.В., Смолева И.В. и др. Ископаемый морж на р. Печоре: изотопно-геохимические данные и экологические реконструкции // Современные проблемы теоретической, экспериментальной и прикладной минералогии (Юшкинские чтения – 2022): Матер. рос. конф. с междун. участием. Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН, 2022. С. 115–117.
- Соколов В.Е., Кондаков А.А., Зырянов С.В. и др. Экология атлантического моржа // Морж. Образ вида. М.: Наука, 2001. С. 74–91.
- Aaris-Sorensen K. Diversity and dynamics of the mammalian fauna in Denmark throughout the last glacial-interglacial cycle, 115-0 kyr BP // Fossils and Strata. 2009. № 57. 96 p.
- Allen J.A. History of North American Pinnipeds. A Monograph of the Walruses, Sea Lions, Sea Bears and Seals of North America. Washington: Gov. printing office, 1880. 773 p.
- Astakhov V.I. The postglacial Pleistocene of the northern Russian mainland // Quat. Sci. Rev. 2014. V. 92. P. 388–408.
- Auguste P. Evolution des peuplements mammaliens en Europe du Nord-Ouest durant le Pléistocène moyen et supérieur. Le cas de la France septentrionale // Quaternaire. 2009. V. 20/4. № 20. P. 527–550.
- Barrett J., Boessenkool S., Kneale C. et al. Ecological globalisation, serial depletion and the medieval trade of walrus rostra // Quat. Sci. Rev. 2020. V. 229. 106122.
- COSEWIC assessment and status report on the Atlantic Walrus *Odobenus rosmarus rosmarus*, High Arctic population, Central-Low Arctic population and Nova Scotia-Newfoundland-Gulf of St. Lawrence population in Canada. Ottawa: Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada, 2017. 89 p.
- Dietz R., Born E.W., Stewart R.E.A. et al. Movements of walruses (*Odobenus rosmarus*) between Central West Greenland and Southeast Baffin Island, 2005–2008 // NAMMCO Sci. Publ. 2014. № 9. P. 53–74.
- Dyke A.S., Hooper J., Harington C.R. et al. The Late Wisconsinan and Holocene record of Walrus (*Odobenus rosmarus*) from North America: A review with new data from Arctic and Atlantic Canada // Arctic. 1998. V. 52. № 2. P. 160–181.
- Erdtman G. Erdtman's Handbook of Palynology. 2nd ed. / Eds. Nilsson S., Pragowski J. Copenhagen, 1992. 580 p.
- Fay F.H. Ecology and biology of the pacific walrus, *Odobenus rosmarus divergens* Illiger. North American Fauna. 1982. 279 p.
- Hedges R.E.M., Housley R.A., Bronk Ramsey C., van Klinken G.J. Radiocarbon dates from the Oxford Ams System: Archaeometry Datelist 16 // Archaeom. 1993. V. 35. P. 147–167.
- Kryukova N.V. The method of age determination of the Pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens*) using the layered structure of functional teeth // Biol. Bull. 2014. V. 41. № 8. P. 681–689.
- Kuitem M. Analysis of ^{13}C and ^{15}N isotopes from Eurasian Quaternary fossils: insights in diet, climate and ecology. PhD Thesis. Leiden University, 2020. 173 p.
- Lindqvist C., Bachmann L., Andersen L.W. et al. The Laptev Sea walrus *Odobenus rosmarus laptevi*: an enigma revisited // Zool. Scripta. 2008. V. 38. P. 113–127.
- Mangerud J., Svendsen J.I., Astakhov V.I. Age and extent of the Barents and Kara ice sheets in Northern Eurasia // Boreas. 1999. V. 28. P. 46–80.
- Mansfield A.W. The biology of the Atlantic walrus, *Odobenus rosmarus rosmarus* (Linnaeus) in the eastern Canadian Arctic // Fisheries Research Board Canada Manuscript Report. Ser. Biol. 1958. № 653. 146 p.
- Markova A.K., Kolfshoten T. van, Bohncke S.J.P. et al. Evolution of European Ecosystems During Pleistocene-Holocene Transition (24–8 kyr BP). Moscow: GEOS, 2019. 277 p.
- Silaev V.I., Ponomarev D.V., Kiseleva D.V. et al. Mineralogical–geochemical characteristics of the bone detritus of Pleistocene mammals as a source of paleontological information // Paleontol. J. 2017. V. 51. № 13. P. 1395–1421.
- Svendsen J.I., Alexanderson H., Astakhov V.I. et al. Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia // Quat. Sci. Rev. 2004. V. 23. P. 1229–1271.
- Walker J., Macko S. Dietary studies of marine mammals using stable carbon and nitrogen isotopic ratios of teeth // Mar. Mammal Sci. 1999. V. 15. № 2. P. 314–334.

Pleistocene Walrus (*Odobenus rosmarus* L., 1758) Discovered in the Northern European Russia (Pechora River)

**D. V. Ponomarev¹, N. V. Kryukova², L. N. Andreicheva¹, A. Yu. Puzachenko³, N. N. Vorobyev¹,
T. I. Marchenko-Vagapova¹, T. van Kolfshoten^{4, 5}, J. van der Plicht^{4, 6}**

¹*Institute of Geology FRC Komi SC UB RAS, Syktyvkar, 167982 Russia*

²*Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, 119071 Russia*

³*Institute of Geography RAS, Russian Academy of Science, Moscow, 119017 Russia*

⁴*Leiden University, Leiden, 2300 RA the Netherlands*

⁵*Shandong University, Qingdao, 266237 China*

⁶*Groningen University, Groningen, 9747 AG the Netherlands*

A fragment of a walrus skull of Neopleistocene age was found at a distance of about 340 km from the mouth of the Pechora River. The skull presumably belonged to a mature male of Atlantic walrus 13–14 years old. The radiocarbon date of the walrus bone shows the age over the method's limit (>45 ka). Nitrogen and carbon isotope data from skull collagen are discussed. The reason for the appearance of the walrus far from the modern sea shore was, presumably, the Rodionovo (Shklov, MIS 7) or boreal Sula (Mikulino, MIS 5e) marine transgression into the area of the latitudinal part of the Pechora River. The relatively good preservation of bone testifies in favor of the Sula marine transgression. The Rodionovo age of the walrus can be assumed on the basis of the presence of shallow water marine deposits lying between two Middle Pleistocene moraines—Pechora (Dnieper, MIS 8) and Vychehda (Moscow, MIS 6).

Keywords: walrus, *Odobenus rosmarus*, Neopleistocene, Rodionovo (Shklov) Horizon, Sula (Mikulino) Horizon, marine transgression, northeastern part of European Russia, Pechora River

УДК 561.31:551.734.5(234.83)

НОВОЕ ИСКОПАЕМОЕ РАСТЕНИЕ ИЗ ВЕРХНЕДЕВОНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРНОГО ТИМАНА (РОССИЯ)

© 2023 г. С. М. Снигиревский^{a, b, *, **}, А. П. Любарова^{b, ***}

^aСанкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, 199034 Россия

^bБотанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, 197022 Россия

*e-mail: s.snigirevsky@spbu.ru

**e-mail: s.snig@mail.ru

***e-mail: lyubarova.anna@gmail.com

Поступила в редакцию 27.12.2022 г.

После доработки 08.04.2023 г.

Принята к публикации 28.04.2023 г.

В верхнедевонских отложениях Северного Тимана (восточное побережье Чёшской губы Баренцева моря) обнаружены остатки нового ископаемого растения *Petrosjania salarina* gen. et sp. nov. Это растение обладает целым рядом признаков, характерных для разных групп высших растений: стебли баррандеиноидного облика (характерны для порядка Barrandeinales), на стеблях — флабеллоидные листья (девонские группы *incertae sedis*) и влагалищные листья (характерны для многих растений, в т.ч. членистостебельных), мочковатая корневая система (характерна для Pteridophyta, Monocotyledones). Обсуждается систематическое положение нового ископаемого растения, его морфология и возможные родственные связи.

Ключевые слова: поздний девон, баррандеиновые, *Petrosjania* gen. nov., флабеллоидные листья, мочковатая корневая система, Северный Тиман

DOI: 10.31857/S0031031X23060090, EDN: FZVHBC

ВВЕДЕНИЕ

Одним из классических местонахождений позднедевонских флор, имеющих мировое значение (Снигиревский, 1997б), является Северный Тиман с его пестрым комплексом отложений, сформировавшихся в условиях обширной дельты крупной реки под сильным влиянием приливно-отливных процессов: разнонаправленных течений и ритмичных колебаний уровня моря (Безнос и др., 2018, 2021). Местонахождения фитофоссилий развиты практически повсеместно по восточному берегу Чёшской губы Баренцева моря и рек Волонга, Великая, Песчанка, Сула, Пеша и их притоков, а также более мелких водотоков (рис. 1). Сохранность остатков в большинстве случаев очень хорошая. Многие из ископаемых растений являются новыми и рассматриваются как эндемичные. История палеоботанических исследований Северного Тимана была описана С.М. Снигиревским (1997а).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Уровень, на котором встречено подавляющее большинство крупных фрагментов нового растения, представляет собой розовато-серые алевролиты, перекрывающие валы прибрежного песча-

ного бара позднедевонского бассейна. Эти бары протягиваются достаточно узкими полосами в направлении с севера на юг (в нынешней ориентировке) и являются индикаторами прибрежной обстановки в палеобассейне. Наличие перекрывающих их алевролитов свидетельствует об обмелении забаровых частей бассейна и формировании здесь мелководных или субаэральных обстановок (Снигиревский и др., 2020; Безнос и др., 2021).

В алевролитах встречены многочисленные гладкие, моноподиально ветвящиеся оси нового растения. Из нескольких осей этих растений при раскалывании отделялись углистые корочки, изученные в сканирующем электронном микроскопе Hitachi-3000 (рис. 2, а, б).

Описанные в работе растительные остатки происходят из отложений устьезмошницкой свиты верхнего девона, вскрытых по побережью Чёшской губы (в 2.5–3 км к северу от мыса Восточный Лудоватый Нос), а также в верховьях р. Сула (рис. 1) (сборы Л.С. Коссового, 1956–1964 гг., Н.Б. Косых, 1993 г. и авторов, 1993, 2019 гг.). На основании комплексов миоспор и позвоночных эти отложения сопоставляются с сирачойским горизонтом верхнефранского подъяруса (Безнос и др., 2021).

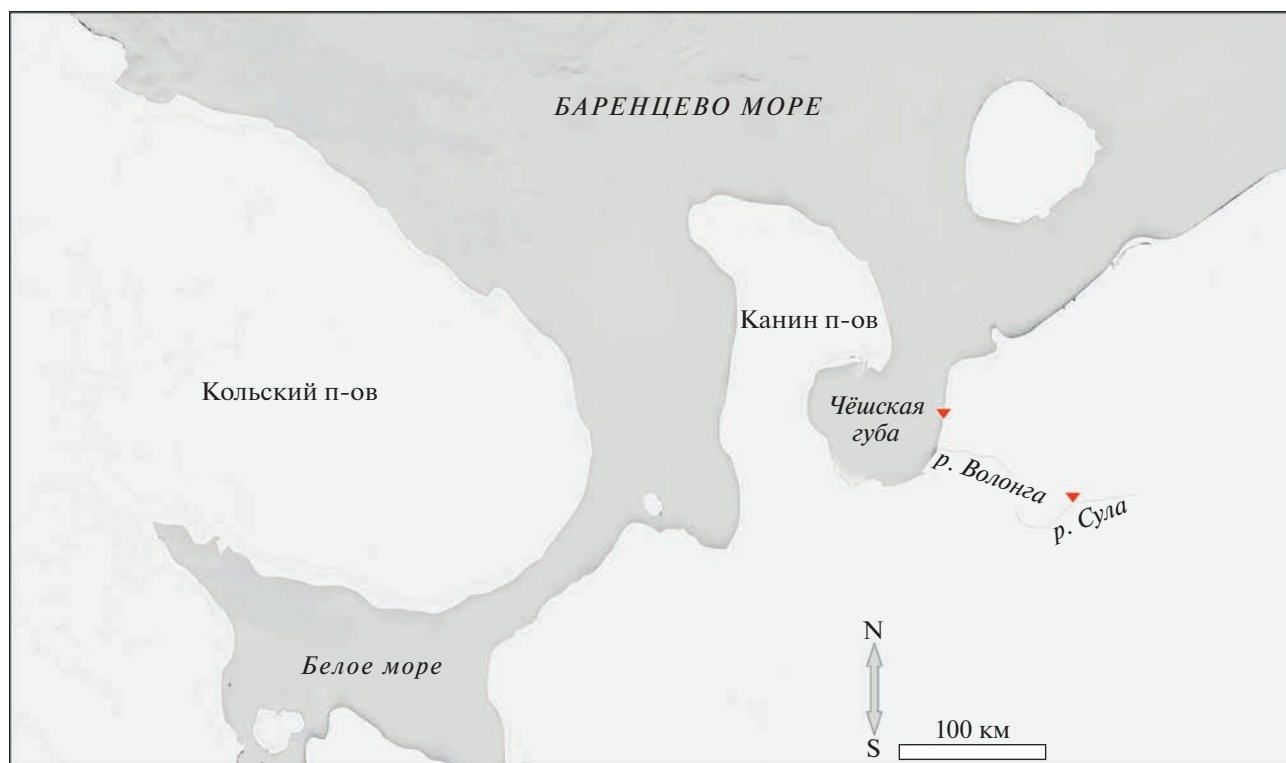


Рис. 1. Географическое расположение местонахождений.

К сожалению, ввиду чрезвычайной крупности фрагментов описываемого растения удалось отобрать только незначительную часть их: округлое основание, несколько фрагментов основного стебля с боковыми осями второго порядка, флабеллоидный лист, крепящийся к оси, а также несколько фрагментов боковых осей и крупных изолированных листьев. Изученные образцы хранятся в Палеонтологическом музее СПбГУ (колл. ПМ СПбГУ-21) и в Ботаническом ин-те им. В.Л. Комарова РАН (колл. БИН 3212).

ТАФОНОМИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ

К поверхностям напластования алевролитов приурочены корневые системы, образующие широкие круги (табл. XI, фиг. 1, 2; см. вклейку). Таких корневых образований, являющихся базальными частями нового растения, насчитывается около десятка. Интересно, что при относительно высокой плотности (10 “кругов” от корневых систем этих растений на площади около 60 м²), нигде в алевролитах нами не обнаружены признаки палеопочвенной проработки осадка.

Расширенное основание при жизни растения, скорее всего, было наполовину погружено в осадок. Побеги захоронены автохтонно, некоторые из них субвертикально, на месте произрастания растений; другие же фрагменты захоронились упавшими на поверхность осадка. В одной из точек полевых наблюдений было замечено, что пе-

ред захоронением стебель слегка засох и изогнулся, о чем свидетельствуют продольные морщины на стебле и его изгиб, интерпретируемый нами как постмортальный. Также, в автохтонном положении встречен участок горизонтально расположенного стебля, имеющего очень крупные веточные рубцы. Его длина составляет более одного метра. Сохранилась выпуклая его часть, заполненная породой после смерти растения и гниения его тканей. В этом заполнении, помимо алевролита того же состава, что и у вмещающей породы, обнаружены многочисленные лентовидные корни, принадлежавшие этому же растению.

Очень часто в местонахождении встречаются изолированные листья, из-за чего в некоторых случаях их можно спутать с крупной листвой *Archaeopteris archetypus* Schmalhausen (см. также раздел “Обсуждение”), но отличием их является ровный округлый край с загибающейся в пору кромкой у *Petrosjania* gen. nov. (табл. XII, фиг. 3; см. вклейку), а все листья археоптерисов плоские и верхний их край иногда слабо рассечен, волнист или выражен не столь ярко. Это может свидетельствовать о том, что листья нового растения при жизни были более жесткими, чем листья археоптерисов. При захоронении края листьев *Petrosjania* gen. nov. иногда загибались и пластинки переламывались, отчего в ряде случаев создается впечатление толстого мясистого листа.

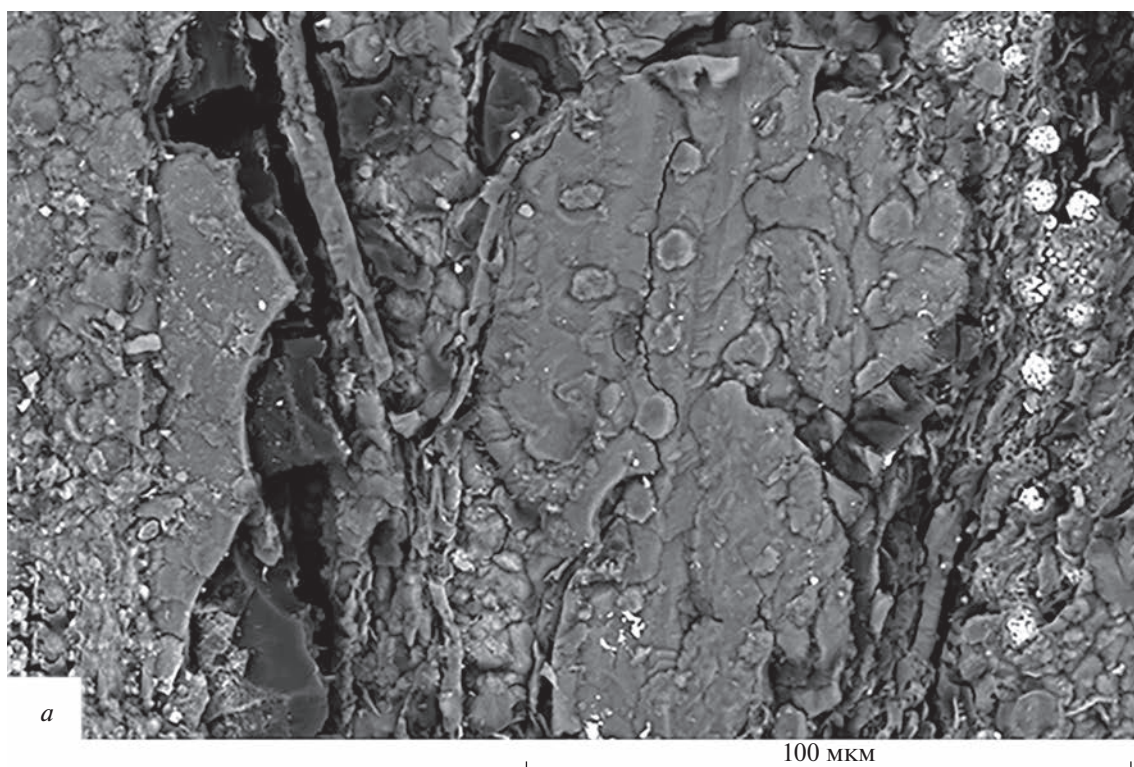


Рис. 2. *Petrosjania salarina* gen. et sp. nov., экз. БИН 3212/49: *а* — анатомическое строение проводящих тканей осей второго порядка, трахеида с точечными порами; *б* — очертания трахеид из углистой пиритизированной корочки в районе проводящего пучка корня; Россия, Ненецкий автономный округ, восточное побережье Чёшской губы Баренцева моря, примерно в 2.5–3 км к северу от м. Восточный Лудоватый Нос; верхний девон, франский ярус, сирачойский горизонт, устьбезмошицкая свита.

ИСПОЛЬЗУЕМАЯ ТЕРМИНОЛОГИЯ

В ископаемом состоянии обнаружена нижняя часть крупного растения, достигавшего высоты до трех и более метров; сохранились корневая система, нижняя часть стебля с отходящими от нее осями второго порядка; на последних — листья двух типов. Мутовчато расположенные листья (рис. 3; табл. XII, фиг. 1–3) образовывали колоколовидное влагалище (Основы..., 1963, с. 486). Они располагались веерообразно вокруг осей. Облик их в ископаемом состоянии легче понять, представив себе их прижизненную форму: это был сплошной раструб, сначала обнимающий стебель, а потом расходящийся вверх и в разные стороны; местами, видимо вследствие роста, расщепляющийся на неравноценные сегменты (рис. 3; табл. XII, фиг. 1–3). Иным типом листьев нового растения являлись флабеллоидные, сидящие на длинных черешках у оснований супротивно и моноподиально ветвящихся осей.

Термин “флабеллоидные” или “флабеллиформные” листья используется при описании широковеерных листьев растений, наиболее характерным примером которых является род *Ginkgo* L. При характеристике крупных изолированных листьев неясной систематической принадлежности, встречающихся от нижнего девона вплоть до пермских и, возможно, триасовых отложений (Юрина, Пуяткина, 1997, 2000), широко использовалось родовое название *Platyphyllum* (Dawson) White, которое было заменено (Stone, 1973) на *Flabellofolium* Stone. Ранее они назывались “гинкгоподобные мегафиллы”, “псигомфиллоидная листва”, “платифиллы” и др. После того, как О. Хёг (Høeg, 1967) обозначил группу неясного систематического положения *Palaeophyllales* Høeg, именно к ней стали относить большинство изолированных крупных листьев родов *Platyphyllum* (*Flabellofolium*), *Psymphyllum* Schimper, *Ginkgophyton* Matthew, *Ginkgophytopsis* Høeg, *Ginkgophyllum* Saporta, *Enigmophyton* Høeg и другие. Некоторые из флабеллоидных листьев обнаруживали в естественной связи с фрагментами растений, остававшихся, однако, неясными. Таковы *Enigmophyton*, *Germanophyton* Høeg (Høeg, 1942). Характер их прикрепления к осям, как правило, нигде не был установлен, хотя и подразумевался на реконструкциях (Høeg, 1942, рис. 25; Gothan, Weyland, 1954, рис. 61, 62).

На месте высыхания или опадания (обламывания в процессе фоссилизации или при раскалывании породы) влагалищных листьев на осях второго порядка формировались поперечные извилистые линии, сходные с узловыми линиями членистостебельных растений. В таком случае это “ложные узловые линии”, отвечающие месту прикрепления листьев к осям второго или третьего порядков. При этом прохождение тонких реб-

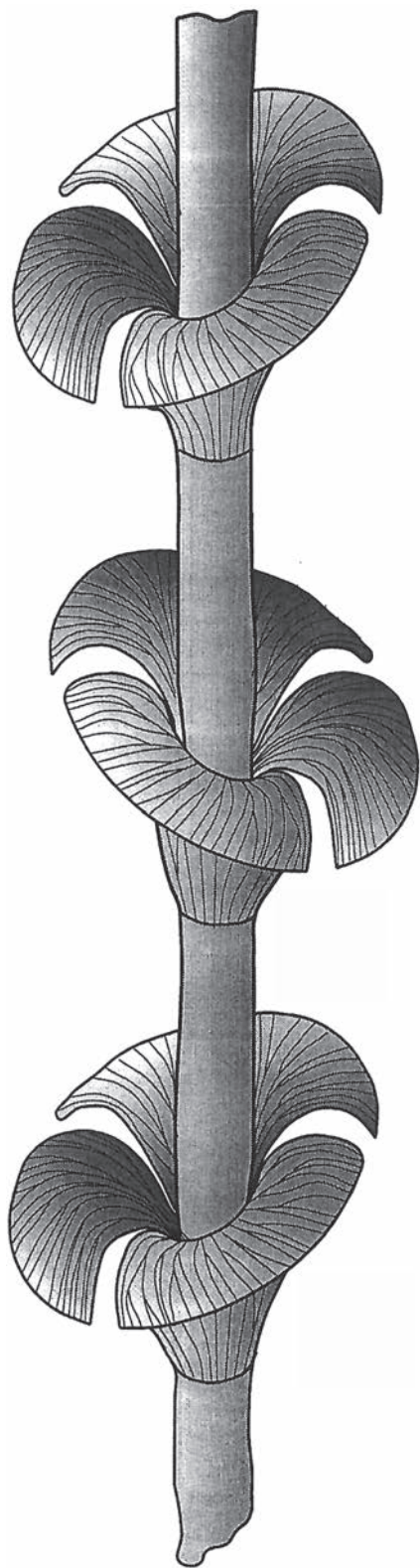


Рис. 3. *Petrosjania salarina* gen. et sp. nov., реконструкция части оси с тремя влагалищными листьями (см. табл. XII, фиг. 1, 2).

рышек через эти линии не является систематическим признаком: ниже ложной узловой линии они отвечают жилкам, выходящим из оси в лист, а выше ее имеют иную природу (напр., отвечают проводящим пучкам артростелы в стебле). При описании вегетативной системы растения основной надземный побег (ось первого порядка) мы обозначаем термином “стебель”; боковые ответвления — соответственно, “оси” второго и третьего порядков.

ОТДЕЛ EUPHYLLOPHYTA
КЛАСС INCERTAE SEDIS
ПОРЯДОК BARRANDEINALES
NOVÁK, 1961

Под *Petrosjania* Snigirevsky et Lyubarova, gen. nov.

Название рода — в честь Нины Михайловны Петросян (1930–2001), известного отечественного палеоботаника.

Типовой вид — *Petrosjania salarina* sp. nov.

Диагноз. Нижняя часть растения, достигавшего не менее 3 метров в высоту. Базальная часть стебля расширена. Корневая система мочковатого типа. От основного стебля в спиральном расположении отходят многочисленные прямые оси второго порядка; местам их отпадения соответствуют крупные веточные рубцы. Оси гладкие, полукруглые в поперечном сечении; ветвление их моноподиальное. Листья крупные, двух типов: а) в узлах моноподиев — редкие флабеллоидные с узким длинным черешком; б) на некоторых осях второго и/или третьего порядка — формирующие колоколовидное влагалище. Листья рассечены на неравноценные доли либо цельные. Жилкование веерное, жилки многократно дихотомируют в пределах листьев; края их ровные, слегка волнистые.

Diagnosis. Lower part of a plant reaching a height of at least 3 meters. Basal part of the stem expanded. Root system of fibrous type. From the main stem in a spiral arrangement, numerous straight axis of the second order depart; large branch scars correspond to the places of their falling off. Axis smooth, semicircular in cross section; their branching monopodial. Leaves large, of two types: a) in the nodes of monopodia, rare flabelloid with a narrow long petiole; b) on some axis of the second and/or third order forming a bell-shaped axils. Leaves dissected into unequal lobes or whole. Venation fan-shaped, veins many times dichotomize within the leaves; their edges smooth, slightly wavy.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Морфология нижней части стеблей нового растения имеет признаки, характерные как для папоротниковидных (в т.ч. проптеридофитов), так и для плауновидных. Распо-

ложенные по парастихам веточные рубцы напоминают представителей рода *Barrandeina* Stur, широко распространенного в среднем и позднем девоне. Именно у баррандеин из среднего девона Богемии обнаружены олиственные побеги (Kräusel, Weyland, 1933), которые были положены в основу широко известной реконструкции (Gothan, Weyland, 1954). У представителей рода *Barrandeina* листья имеют линейную форму и расположены на стеблях спирально; иногда листья дихотомируют, иногда же слегка расширяются в верхней части (Юрина, 1981). Таким образом, рубцы на поверхности стеблей *Barrandeina* (места прикрепления листьев) имеют совершенно иную форму и природу, чем у нового растения (веточные рубцы).

Хёг (Høeg, 1942) ставил в близкое родство с баррандеинами представителей рода *Enigmophyton* Høeg из верхов живета/низов франа Шпицбергена, обладавших редкими широкими листьями веерообразной формы, крепившимися к стеблям в местах их бифуркации (Юрина, 1981). Расположение веерообразных листьев (в узлах) сходно с наблюдаемым нами на новом растении, однако оси *Enigmophyton* были тонкими и дихотомирующими, в нашем же случае они широкие и моноподиально ветвящиеся.

Pseudobornia ursina Nathorst из верхнего девона о. Медвежий имеет сложные листья игловидной формы, собранные в мутовки (Schweitzer, 2006).

По характеру листьев *Petrosjania* наиболее сходна с *Xihuphyllum* Chen. Однако характер побегов свидетельствует о принадлежности *Xihuphyllum* к сфенофилловым членистостебельным.

Совокупность морфологических признаков *Petrosjania* вполне могла бы быть положена в основу выделения нового семейства, однако отсутствие данных о репродуктивных органах нового растения пока что не позволяет сделать это.

Замечания. Особо следует остановиться на остатках с Земли Элмира (Nathorst, 1904). Описанные по материалам норвежской полярной экспедиции на “Фраме” как *Archaeopteris archetypus* образцы показывают в ряде случаев чрезвычайное сходство с листьями нового растения. При этом некоторые образцы, рассматривавшиеся А. Натхорстом как “афлебии циклоптероидного типа”, в большинстве случаев заставляют усомниться в такой интерпретации. Имеющие широкое основание, охватывающие стебель с плавно переходящей из него в лист проводящей системой, эти листья соответствуют циклоптероидным в гораздо меньшей степени, нежели описываемым экземплярам. Впрочем, и сам Натхорст (Nathorst, 1904, с. 17) отмечал, что “... нет экземпляров, которые показывают афлебиеносные остатки рахисов, связанные с *Archaeopteris archetypus*...” и

даже “то обстоятельство, что они встречаются вместе, не очень уверенно доказывает их совместную принадлежность”. Среди северотиманских экземпляров такая совместная встречаемость также имеет место; более того, на оборотной стороне одной плитки с *P. salarina* отчетливо видна ветвь, несомненно, принадлежащая *A. archetypus*. Кроме того, стебли, несущие листья, скульптурированы менее отчетливо в сравнении со стеблями, бесспорно относящимися к *A. archetypus*. На основании вышесказанного мы помещаем эти образцы с Земли Элмира в синонимику нового вида.

Возможно также, что некоторые из “неопределимых частей стволов”, изображенных Натхорстом (Nathorst, 1904, табл. 4 и 5) могли принадлежать родам *Pseudobornia* или *Petrosjania*, в силу относительной гладкости их поверхности, крупных размеров и наличия веточных рубцов и узловых (или “ложных узловых”) линий.

***Petrosjania salarina* Snigirevsky et Lyubarova, sp. nov.**

Табл. XI, фиг. 1–4; табл. XII, фиг. 1–7

Archaeopteris archetypes (part.): Nathorst, 1904, с. 17, табл. 2, фиг. 3; табл. 6, фиг. 1–2, 4–6.

Taeniocrada timanica: Чиркова-Залеская, 1957, с. 73–75; рис. 51–53, табл. I, фиг. 6, табл. II, фиг. 7, 9; Snigirevsky, 1995, с. 10; 1996, с. 93; Orlova et al., 2016, с. 97, 98, 99, 101.

Petrosjania salarina (nom. nud.): Snigirevsky, 1997, с. 37.

Pseudobornia sp. 1: Orlova et al., 2016, с. 98, 99, 101, табл. I, фиг. 4.

Название вида — от видового названия семги — *Salmo salar* L., 1758, широко встречающейся в реках Северного Тимана.

Голотип — ПМ СПбГУ—21/351; Россия, Ненецкий автономный округ, восточное побережье Чёской губы Баренцева моря, в 2.5–3 км к северу от м. Восточный Лудоватый Нос; верхний девон, франкий ярус, сирачийский горизонт, усть-безмошицкая свита; обозначен здесь, табл. XII, фиг. 1, 2, 5.

Diagnosis of the species coincides with the diagnosis of the genus.

Описание (рис. 2, 3). Корневая система мочковатого типа. От расширенного основания стебля (табл. XI, фиг. 1, 2) радиально отходят многочисленные лентовидные отпечатки простых корней, в центре которых виден отпечаток проводящего пучка (табл. XII, фиг. 6). Ширина лентовидных корней до 1 см; длина их достигает 10–15 см; ширина проводящего пучка 2–3 мм. Основания стеблей сохранились в ископаемом состоянии в виде широких кругов с полого вмятой срединной частью. Диаметр наиболее полно сохранившегося из них — около 30 см (вдавленная часть, соответствующая основанию стебля), при общем диаметре (с учетом радиальных лентовидных отпечатков корней) около 1 м. Углефицированный и пиритизированный материал позволил

получить при помощи сканирующего электронного микроскопа изображение плохо сохранившихся проводящих тканей. На рис. 2, б отчетливо заметны очертания по меньшей мере двух трахеид (из центральной части лентовидного отпечатка корня), а на рис. 2, а — поверхность трахеиды с хаотически расположенными точечными порами (фрагмент углефицированного материала оси второго порядка).

Нижние части стеблей сохранились в виде крупных фрагментов длиной до 3 м. К ним крепились оси второго порядка; крупные веточные рубцы, соответствующие местам крепления боковых ответвлений, достигают длины 10 см при ширине 6 см. Ширина стеблей от 20 до 25 см на наиболее широких фрагментах. Рубцы на отпечатках стеблей в числе двух–трех расположены по достаточно хорошо заметным парастихам, образующим угол с осью стебля примерно 45° (табл. XI, фиг. 3).

Оси второго порядка моноподиально ветвящиеся; ветвление от супротивного до чередующегося. Длина междоузлий в этом случае непостоянна; на особо крупных сохранившихся участках она составляет 70 см. На одном из наиболее полных фрагментов (табл. XI, фиг. 4) насчитывается по крайней мере шесть осей второго порядка, в свою очередь ветвящихся моноподиально на различных расстояниях. На одной из осей (табл. XII, фиг. 7) разветвление находится в 47 см от ее основания; на этом ответвлении расположен крупный флабеллоидный лист с длинным черешком (табл. XII, фиг. 4). На второй оси, залегающей под первой (табл. XII, фиг. 7), наблюдаются четыре разветвления: первое — в 25 см от нижней части; второе — в 20 см от первого; третье — в 3 см от второго; четвертое — в 20 см от третьего. Третья ось (табл. XII, фиг. 7) короче (40 см) и заканчивается супротивным разветвлением. Четвертая ось (табл. XII, фиг. 7) также заканчивается через 40 см от основания, но вместо ответвлений видно основание флабеллоидного листа, но не черешкового, а формирующего влагилище. Остальные оси сохранились фрагментарно. Важно отметить, что после ветвлений ширина осей не меняется. Ширина этих осей, как правило, 2.0–2.5 см, но есть более широкие (максимально до 4 см). Оси сплюснуты, полукруглые в поперечном сечении, обращены выпуклостью вверх. Оси третьего порядка отходят от осей второго порядка под углом от 45° до 90°. При том, что ветвления осей второго порядка часты и встречаются повсеместно, сохранились только базальные части осей третьего порядка (табл. XII, фиг. 7). Их ширина, как правило, вдвое меньше ширины осей второго порядка (1.0–1.5, максимум 2 см).

Поверхность осей как второго, так и третьего порядков гладкая, однако в некоторых местах заметна тонкая продольная штриховка: на 1 мм

приходится в среднем шесть ребрышек и разделяющих их бороздок. Иногда видны более крупные, разграниченные неравномерными по ширине промежутками, слабо различимые продольные борозды; по середине указанных промежутков протягиваются параллельно бороздам едва заметные ребровидные возвышения (табл. XII, фиг. 5). Поперечные пережимы осей могут рассматриваться как узлы членистостебельных растений; при этом все скульптурные элементы, достигая такого узла, пересекают его без видимых изменений, переходя в следующее междоузлие (табл. XII, фиг. 5). В пределах междоузлий ребра и борозды могут сближаться и дихотомировать. Иногда на поверхности осей второго порядка заметны мельчайшие, незакономерно расположенные рубчики, центральные части которых как бы «вдавлены» в породу; по периферии от углубления расходятся радиальные морщинки (скорее всего, маркирующие границы узких клеток эпидермиса), продолжающиеся на поверхности осей. Природа этих рубчиков неясна (наличие устьиц не установлено). Узловые линии неровные, обычно дугообразно изогнутые; изгиб направлен, как правило, вверх. Такие междоузлия либо одинаковы по длине и составляют 6,5 см (табл. XII, фиг. 1, 2; рис. 3); либо их длина неодинакова; но все же на большинстве образцов они отсутствуют. Все упомянутые скульптурные элементы, кроме резко выступающих узловых линий, проявлены весьма слабо.

Листорасположение различно: как мутовчатое влагалищное, так и черешковое. Закономерность расположения листьев на побегах нами не установлена. На одном из фрагментов встречаются три мутовки влагалищных листьев подряд (табл. XII, фиг. 1, 2; рис. 3); у основания лишь одного разветвления обнаружен в естественной связи с растением флабеллоидный лист очень крупных размеров (табл. XII, фиг. 4). Листья крупные, в разной степени рассеченные. Жилки переходят в лист непосредственно с поверхности оси (табл. XII, фиг. 2), наследуя тончайшие ребрышки и бороздки (очевидно, следы проводящих пучков и промежутков между ними). Жилкование веерное. Жилки в пределах листа иногда дихотомизируют по меньшей мере дважды, слегка расширяясь и разрезаясь к краю. Жилки в листе подходят под прямым углом к касательной, проведенной к краю листа в каждой точке вхождения жилки в край (табл. XII, фиг. 1–3). Встречаются фрагменты листьев в форме секторов широкой дуги с жилками, направленными строго по радиусам (табл. XII, фиг. 3). Максимальная длина листьев 5 см, обычно около 3 см. О ширине листьев сказать что-либо сложно, так как сегменты, на которые они расщепляются, неравноценны по ширине.

Черешковые флабеллоидные листья крупные, расположены у основания моноподиальных от-

ветвлений второго порядка. Длина наиболее хорошо сохранившегося листа от места крепления черешка составляет 17 см, ширина в самой широкой части не менее 10 см (табл. XII, фиг. 4, 7). Форма листа широковеерообразная. Жилкование веерное.

Материал. 15 образцов различной сохранности и полноты из типового местонахождения.

РАСТЕНИЯ БАРАНДЕИНОИДНОГО ОБЛИКА И ИХ МЕСТО В ЕСТЕСТВЕННОЙ КЛАССИФИКАЦИИ

Основание стеблей *Petrosjania* (у них отсутствовала вторичная древесина) представляет собой расширение, в целом характерное для растений многих таксономических групп. Такое же базальное расширение встречается у многих девонских крупных растений: *Barrandina* Stur, *Duisbergia* Kräusel et Weyland, *Pseudosporochnus* Potonié et Bernard, *Calamophyton* Kräusel et Weyland, *Wattieza* Stockmans, *Eospermatopteris* Goldring и др. С.В. Наугольных (2015) сравнивает их с мочковатыми корневыми системами современных тропических растений *Roystonea regia* (Kunth) O.F. Cook. От базального вздутия расходились многочисленные лентовидные корни, в середине каждого из которых сохраняется тонкий проводящий пучок. Во многих случаях изолированные фрагменты корневых образований такого облика могут быть легко спутаны с остатками, относимыми к роду *Taeniocrada* White. Они также дихотомически ветвятся под острыми углами, также имеют достаточно постоянную ширину при большой длине плоских «побегов». Некоторые из форм, указывавшихся из этих разрезов Снигиревским (Snigirevsky, 1995, 1996; Orlova et al., 2016) и определенных как *Taeniocrada timanica* Tschirkova-Zalesskaya и *Taeniocrada* sp., в действительности являются, скорее всего, корневыми образованиями *Petrosjania*.

Своеобразный тип строения ризоидов — лентовидные длинные, редко дихотомизирующие придатки, характерен далеко не только перечисленным выше растениям с базальным расширением стеблей и мочковатыми корневыми системами. У ризофоров стигмариий также имелись лентовидные корневые придатки, или ризоиды (DiMichele et al., 2022), пронизывавшие неуплотненный осадок во влажных местообитаниях тропических углеобразующих лесов позднего палеозоя. Не исключено, что широкие ленты, выполнявшие функции корней, увеличивали плоскость соприкосновения с почвой и способствовали поверхностной диффузии растворов внутри растения. Ширина охвата осадка корневыми образованиями была очень невелика. Вся ризосфера *Petrosjania* простиралась, скорее всего, не более чем на

1 метр в боковые стороны от основания стебля, а в глубину составляла 10–15 см.

Очевидно, из-за слабости и не очень высокой развитости обсуждаемых корневых систем эти растения не могли активно осуществлять педотурбацию (Algeo, Scheckler, 1998), что частично может объяснить отсутствие видимой палеопочвенной переработки осадка (ныне — алевролитов) в местах произрастания этих растений.

Интересна структура поверхности стеблей и осей растения: она различна на разных органах и частях. Основания стеблей с базальными вздутиями имеют неровную, бугристо-ямчатую поверхность с хаотическим распределением неравномерных по величине бугорков и ямочек. Такая поверхность образовалась при обламывании многочисленных корневых придатков — ризомов. Поверхность нижних частей стеблей, на расстоянии по крайней мере двух–трех метров от основания, несет отчетливые, расположенные по четким парастихам веточные рубцы. Поверхность стебля такого рода может быть весомым аргументом для отнесения этого растения к плауновидным (?) растениям, близким к *Barrandeina*. Оси же растения, отходящие от нижней части стебля, имеют очевидное сходство с некоторыми древними членистостебельными. Гладкая их поверхность зачастую несет тонкую продольную полосчатость; изредка встречаются образования, весьма близкие к узлам, наблюдаемым, например, у *Pseudobornia ursina* (Schweitzer, 2006, табл. 23, фиг. 1; табл. 25, фиг. 3). Однако веточные рубцы *Pseudobornia* ничем не сходны с веточными рубцами *Petrosjania*.

В связи с морфологией поверхности осей второго и третьего порядков нового растения возникает вопрос о правомерности определения подобных фрагментов как *Pseudobornia* sp. и *P. ursina*. Зачастую в палеоботанической литературе, особенно в работах стратиграфического характера, ввиду необходимости идентификации доставленных специалистам образцов для определения возраста вмещающих пород, в заключениях составлялись списки форм, в которые псевдорнии “укладывались” очень хорошо: ярус Урса, верхи девона. Гладкие стебли такого облика были встречены во многих местах, помимо Медвежьего о-ва. Вполне возможно, что часть этих находок может принадлежать разным родам, и определения их как *Pseudobornia* могут быть ошибочными. Упомянутые выше соображения убеждают нас в нецелесообразности рассмотрения в синонимике некоторых подобных гладких побегов из различных районов Евразии. Мы ограничимся упоминанием лишь некоторых работ, в которых приводятся “новые местонахождения” остатков, принадлежавших подобным растениям: Тюрингия (*Mägdefrau*, 1936, с. 217, табл. 10, фиг. 5, 6); во-

сточный склон Урала (*Zalessky*, 1937, с. 7, табл. VII, фиг. 4, 4а); Минусинская котловина (Ананьев, 1955, с. 290, табл. LXIII, фиг. 3, табл. LXV, фиг. 1; Полевой..., 1955, с. 54, 55, табл. XXXV, фиг. 7, 8); Западная Монголия (Ос-новы..., 1963, с. 504); Донбасс (Ищенко, 1965, с. 47, 48, табл. XIV, фиг. 5, табл. XV, фиг. 1–3). Некоторые фрагменты разобщенных (изолированных) листьев *Petrosjania* могут быть также спутаны либо с крупными листьями археоптерисовых растений, либо с другими флабеллоидными листьями (см. разделы “Сравнение” и “Замечания”).

На новом растении флабеллоидные листья обнаружены в непосредственном прикреплении к осям. Важно, что они имеют принципиально разный облик и, исходя из прежних общих представлений, можно утверждать, что они не могли находиться на одном и том же материнском растении. Сходный тип листьев (черешковые и сидячие) был установлен у китайского растения *Xihuphyllum megalofolium* (Wu, Zhao et Deng) Chen emend. Huang, Liu, Deng, Basinger et Xue (Huang et al., 2017) из верхнедевонской формации Утон (провинция Чжэцзян). Однако некоторые из изображенных в цитируемой работе материалов вызывают очевидное сходство с *Enigmophyton* (Høeg, 1942, рис. 25; табл. XXXVI, фиг. 1; табл. XXXVII, фиг. 1, 2; табл. XXXVIII, фиг. 4; табл. XXXIX, фиг. 1, 3; и Huang et al., 2017, рис. 4C; appendix 2F). Это не свидетельствует о синонимии обсуждаемых таксонов, а лишь подтверждает гомологичность листовых органов у достаточно примитивных девонских растений, формировавших различные по форме листовые пластинки для увеличения ассимиляционной поверхности и фотосинтетической активности.

К сожалению, генеративные органы растения неизвестны. Однако оно сохранилось в виде достаточно крупных фрагментов, и большая его часть может быть реконструирована. Поэтому сравнение с другими древними растениями производится в первую очередь по сходству габитуса и совокупности признаков.

Новый род следует относить к порядку *Barrandeinales* Novák, однако существенные различия в морфологии вегетативной системы не позволяют включать его в семейство *Barrandeinaceae* Kräusel et Weyland.

Исследование выполнено в рамках плановых тем Ботанического ин-та им. В.Л. Комарова РАН (№ AAAA-A19-119030190018-1 и 122011900029-7) и инициативного исследовательского проекта СПбГУ INI_2023: “Девонские и раннекаменноугольные флоры Восточно-Европейской плат-

формы и ее обрамления”. Материалы исследовались в Ресурсных центрах СПбГУ “Микроскопии и микроанализа” и “Рентгенодифракционные методы исследования”. Авторы выражают искреннюю признательность рецензентам за плодотворную дискуссию и ценные советы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьев А.Р. Растения // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. Т. I / Ред. Халфин Л.Л. М.: Госгеолтехиздат, 1955. С. 279–296.
- Безносков П.А., Снигиревский С.М., Наугольных С.В., Лукиевич Э.В. Верхнедевонский комплекс отложений дельтовой равнины на Северном Тимане // Вестн. ИГ КомиНЦ УрО РАН. 2018. № 1. С. 25–44.
- Безносков П.А., Тельнова О.П., Глинский В.Н., Стинкулис Г. К стратиграфии франских отложений восточного побережья Чешской губы (верхний девон, Северный Тиман) // Теоретические и прикладные аспекты палеонтологии. Матер. LXVII сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2021. С. 10–12.
- Ищенко Т.А. Девонская флора Большого Донбасса. Киев: Наук. думка, 1965. 118 с.
- Наугольных С.В. Новый представитель рода *Radicites* Potonié из верхнедевонских отложений России // Prehistoric. Палеонтологическое наследие: изучение и сохранение. М.: Медиагранд, 2015. С. 31–40.
- Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники / Ред. Вахрамеев В.А., Радченко Г.П., Тахтаджян А.Л. М.: АН СССР, 1963. 699 с.
- Полевой атлас характерных комплексов фауны и флоры девонских отложений Минусинской котловины / Ред. Ржонсницкая М.А., Мелещенко В.С. М.: Госгеолтехиздат, 1955. 140 с.
- Снигиревский С.М. История палеоботанических исследований Северного Тимана // Вестн. СПбГУ. Сер. 7. Геол., геогр. 1997а. Вып. 2. № 14. С. 78–83.
- Снигиревский С.М. Позднедевонская флора Северного Тимана. Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. СПб., 1997б. 16 с.
- Снигиревский С.М., Стинкулис Г., Безносков П.А. и др. Фашиально-палеоэкологическое исследование франских отложений восточного побережья Чешской губы (Северный Тиман) // Биogeография и эволюционные процессы. Матер. LXVI сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2020. С. 156–157.
- Чиркова-Залеская Е.Ф. Деление терригенного девона Урало-Поволжья на основании ископаемых растений. М.: АН СССР, 1957. 140 с.
- Юрина А.Л. К систематике и морфологии среднедевонского рода *Barrandeina* (лепидофит?) // Закономерности исторического развития ископаемых организмов (конодонты, фораминиферы, растения, девонские рыбы). М.: МГУ, 1981. С. 136–154.
- Юрина А.Л., Путьатина О.Н. Проблемы классификации палеозойских растений с гинкгоподобными мегафиллами // Палеонтол. журн. 1997. № 4. С. 83–88.
- Юрина А.Л., Путьатина О.Н. Ревизия рода *Flabellifolium* (группа палеозойских растений с гинкгоподобными мегафиллами) и первые находки его живецких представителей в Центральном Казахстане // Палеонтол. журн. 2000. № 3. С. 103–110.
- Algeo T.J., Scheckler S.E. Terrestrial-marine teleconnections in the Devonian: links between the evolution of land plants, weathering processes, and marine anoxic events // Vegetation-climate-atmosphere interactions: past, present and future. L., 1998. P. 113–130 (Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. V. 353. № 1365).
- Chen Qishi. Fossil plants Sphenophyllales from Late Devonian Xihu Formation in Xiaoshan, Zhejiang // Acta Palaeontol. Sin. 1988. V. 27. P. 404–415.
- DiMichele W.A., Bateman R.M., Rothwell G.W. et al. Stigmara: A review of the anatomy, development, and functional morphology of the rootstock of the arboreous lycopsids // Int. J. Plant Sci. 2022. V. 183. № 6. P. 493–534.
- Gothan W., Weyland H. Lehrbuch der Paläobotanik. Berlin: Akademie-Verlag, 1954. 535 s.
- Høeg O.A. The Downtonian and Devonian flora of Spitzbergen. Oslo: I kommisjon hos Jacob Dybwad, 1942. 228 p.
- Høeg O.A. Ordre Incertae sedis des Palaeophyllales // Traité de paléobotanique / Ed. Bureau E. P.: Masson et Cie, 1967. T. 2. P. 362–399.
- Huang Pu, Liu L., Deng Z. et al. Xihuphyllum, a novel sphenopsid plant with large laminate leaves from the Upper Devonian of South China // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2017. V. 466. P. 7–20.
- Kräusel R., Weyland H. Die Flora des böhmischen Mitteldevons (Stufe Hh₁ Barrande – h Kettner-Kodym) // Palaeontogr. Abt. B. 1933. Bd 78. Lfg. 1/2. S. 1–46.
- Mägdefrau K. Die Flora des Oberdevons im östlichen Thüringer Wald // Beihefte Bot. Centralblatt. Abt. B. 1936. Bd 56. H. 1/2. S. 213–228.
- Nathorst A.G. Die oberdevonische Flora des Ellesmere-Landes // Kristiania. 1904. № 1. S. 1–22.
- Novák F.A. Vyšší rostliny. Tracheophyta. Praha: Nakladatelství Československé Akad. Věd, 1961. 941 s.
- Orlova O.A., Jurina A.L., Snigirevsky S.M. Late Devonian plant communities of North Russia // Rev. Palaeobot. Palynol. 2016. V. 224. P. 94–107.
- Schweitzer H.-J. Die Oberdevon-Flora der Bäreninsel. 5. Gesamtübersicht // Palaeontogr. Abt. B. 2006. Bd 274. Lfg. 1/6. S. 1–191.
- Snigirevsky S.M. New data on the Late Devonian flora of northern Timan (Russia) // Intern. Conf. on Diversification and Evolution of Terrestrial Plants in Geological Time (ICTPG). Abstract vol. Nanjing, 1995. P. 10.
- Snigirevsky S.M. Late Devonian flora of Northern Timan (Russia) // Fifth Quadr. Conf. IOP (IOPC-V). Abstract vol. Santa Barbara, California, 1996. P. 93.
- Snigirevsky S.M. Upper Devonian floras of the Arctic // Palaeozoic strata and fossils of the Eurasian Arctic. St. Petersburg: St. Petersburg State Univ., 1997. P. 37–38 (Ichthyolith Issues. Spec. publ. 3).
- Stone J.L. Problems with the name “Platyphyllum” // Taxon. 1973. V. 22. № 1. P. 105–108.
- Wu C.Z., Zhao L.C., Deng S.C. On the occurrence of *Sphenophyllum megalofolium* sp. nov. from the Wutung Group in Yixing of Jiangsu // Geol. Rev. 1979. V. 25. P. 53–55 (in Chinese).
- Zalessky M.D. Sur les végétaux devoniens du versant oriental de l'Oural et du Bassin du Kousnetz // Palaeophytographica. Moscow-Leningrad: AN USSR, 1937. P. 5–42.

Объяснение к таблице XI

Фиг. 1–4. *Petrosjania salarina* gen. et sp. nov.: 1 – корневая система, образующая широкий круг, вид сверху (оттиск экз. БИН 3212/48, изображенного на фиг. 2); 2 – корневая система, образующая широкий круг, вид снизу, образец является основанием стебля с корневыми придатками, экз. БИН 3212/48; 3 – базальная часть стебля с веточными рубцами; 4 – наиболее крупный фрагмент растения с осями второго порядка и веточными рубцами на поверхности; Россия, Ненецкий автономный округ, восточное побережье Чёшской губы Баренцева моря; верхний девон, франский ярус, сирачойский горизонт, устьбезмошицкая свита. Фиг. 1, 3, 4 – полевые фотографии. Длина молотка 30 см.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–7. *Petrosjania salarina* gen. et sp. nov.: 1, 2 – ось с листьями, образующими колоколовидное влагалище, видны три мутовки листьев. Верхняя (с двумя мутовками) и нижняя (с одной мутовкой) части оси вскрыты на разных сторонах одного образца – голотип ПМ СПбГУ–21/351; 3 – изолированный влагалищный лист, экз. ПМ СПбГУ–21/353; 4 – гинкгоподобный мегафилл, прикрепленный к основанию боковой оси третьего порядка; точками очерчен предполагаемый абрис, пунктиром – сохранившаяся часть мегафилла; 5 – ось с хорошо заметными узловой линией и продольной скульптурой – голотип ПМ СПбГУ–21/351; 6 – лентовидные отпечатки корней, отходящие от основания стебля, в центре хорошо заметны следы проводящего пучка, экз. БИН 3212/48; 7 – наиболее длинные фрагменты боковых осей второго порядка с отчетливо видимым моноподиальным характером ветвления и прикрепленным в узле оси третьего порядка гинкгоподобным мегафиллом (см. фиг. 4); Россия, Ненецкий автономный округ, восточное побережье Чёшской губы Баренцева моря; верхний девон, франский ярус, сирачойский горизонт, устьбезмошицкая свита. Фиг. 4, 7 – полевые фотографии. Длина молотка 30 см.

A New Fossil Plant from the Late Devonian Strata of Northern Timan (Russia)

S. M. Snigirevsky^{1, 2}, A. P. Lyubarova²

¹St. Petersburg State University, St. Petersburg, 199034 Russia

²Komarov Botanical Institute RAS, St. Petersburg, 197022 Russia

Remains of a new fossil plant *Petrosjania salarina* gen. et sp. nov. were found in the Upper Devonian deposits of the Northern Timan (eastern coast of the Chesha Bay of the Barents Sea). This plant has a number of features characteristic of different groups of higher plants: Barrandeinoid stems (characteristic of the Barrandeinales), flabelloid leaves on stems (Devonian groups *incertae sedis*) and axilar leaves (characteristic of many plants, including horsetails), fibrous root system (typical for Pteridophyta, Monocotyledones). The systematic position of the new fossil plant, its morphology and possible relationships are discussed.

Keywords: Late Devonian, Barrandeinales, *Petrosjania* gen. nov., flabelliform leaves, fibrous root system, Northern Timan

УДК 561.5:551.763

ПЕРВОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО ПОВРЕЖДЕНИЙ МИКРОМИЦЕТАМИ СОПЛОДИЙ МЕЛОВОГО РОДА *FRIISICARPUS* N. MASLOVA ET HERMAN (*PLATANACEAE*)

© 2023 г. Н. П. Маслова^{a, *}, М. В. Теклева^{a, **}, Е. Ю. Благовещенская^{b, ***}

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

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

*e-mail: paleobotany_ns@yahoo.com

**e-mail: tekleva@mail.ru

***e-mail: kathryn@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.06.2023 г.

После доработки 04.07.2023 г.

Принята к публикации 04.07.2023 г.

Впервые описаны вызванные микромицетами сходные по морфологии повреждения карпелей двух видов рода *Friisicarpus*, *Platanaceae*: *F. kubaensis* (Западная Сибирь, альб–сеноман) и *F. sarbaensis* (Западный Казахстан, сеноман–турон). Плодовые тела микромицетов развиты внутри тканей, образуя бугорки на поверхности карпелей. Морфология плодовых тел, их расположение на субстрате, а также выпадение из субстрата после созревания сближают изученные грибы с некоторыми современными представителями порядка *Pleosporales*. Обсуждается возможная роль насекомых в переносе грибных спор, а также участие артропод в процессах опыления ранних платановых.

Ключевые слова: платановые, микромицеты, альб–сеноман, сеноман–турон, Западная Сибирь, Западный Казахстан

DOI: 10.31857/S0031031X23060077, **EDN:** EBLBWL

ВВЕДЕНИЕ

Монотипное ныне семейство *Platanaceae* в геологическом прошлом было обширной группой, игравшей значительную, часто даже доминирующую роль в формировании растительного покрова Северного полушария в мелу и кайнозое (напр., Manchester, 1986; Friis et al., 1988; Maslova, 2003, 2010; Tschan et al., 2008; Golovneva, 2009; Головнева, 2011; Huegele et al., 2019; Huegele, Manchester, 2022 и др.). Репродуктивные структуры ископаемых платановых представляют собой головчатые тычиночные соцветия и соплодия, внешне мало отличающиеся от таковых у современного рода *Platanus* L. Роды ископаемых платановых были выделены на основании признаков микроструктурной организации головок, которые из-за очень мелких размеров изучаются при помощи сканирующей электронной микроскопии и компьютерной томографии.

Род *Friisicarpus* N. Maslova et Herman (Maslova, Herman, 2006) характеризуется головчатыми соплодиями, состоящими из 50–100 плотно прижатых друг к другу пентамерных цветков с хорошо развитым околоцветником (рис. 1). Описано семь видов рода: *F. brookensis* (Crane, Pedersen, Friis et

Drinnan) N. Maslova et Herman, ранний–средний альб (Crane et al., 1993); *F. marylandensis* (Friis, Crane et Pedersen) N. Maslova et Herman, поздний альб (Friis et al., 1988); *F. elkneckensis* (Pedersen, Friis, Crane et Drinnan) N. Maslova et Herman, поздний альб (Crane et al., 1993); *F. dakotensis* Wang, Dilcher, Schwarzwald et Kvaček, альб (Wang et al., 2011; Huegele, Wang, 2023); *F. kubaensis* N. Maslova, Tekleva et Sokolova, альб–сеноман (Maslova et al., 2011); *F. sarbaensis* N. Maslova et Tekleva, сеноман–турон (Маслова, Теклева, 2012) и *F. carolinensis* (Friis, Crane et Pedersen) N. Maslova et Herman, сантон–кампан (Friis et al., 1988). До рода определены меловые соплодия из штата Канзас, США (Wang, 2008), Швеции (Friis et al., 1988) и Западной Сибири, Россия (Maslova, Herman, 2006). В процессе изучения соплодий *F. kubaensis* и *F. sarbaensis* нами были обнаружены следы повреждения карпелей микромицетами. Это первое палеонтологическое свидетельство повреждений репродуктивных структур ископаемых платановых.

К настоящему времени накоплен большой объем описаний различных фитопатологических проявлений у ископаемых растений, включающих в себя следы питания, мины, галлы, скелети-

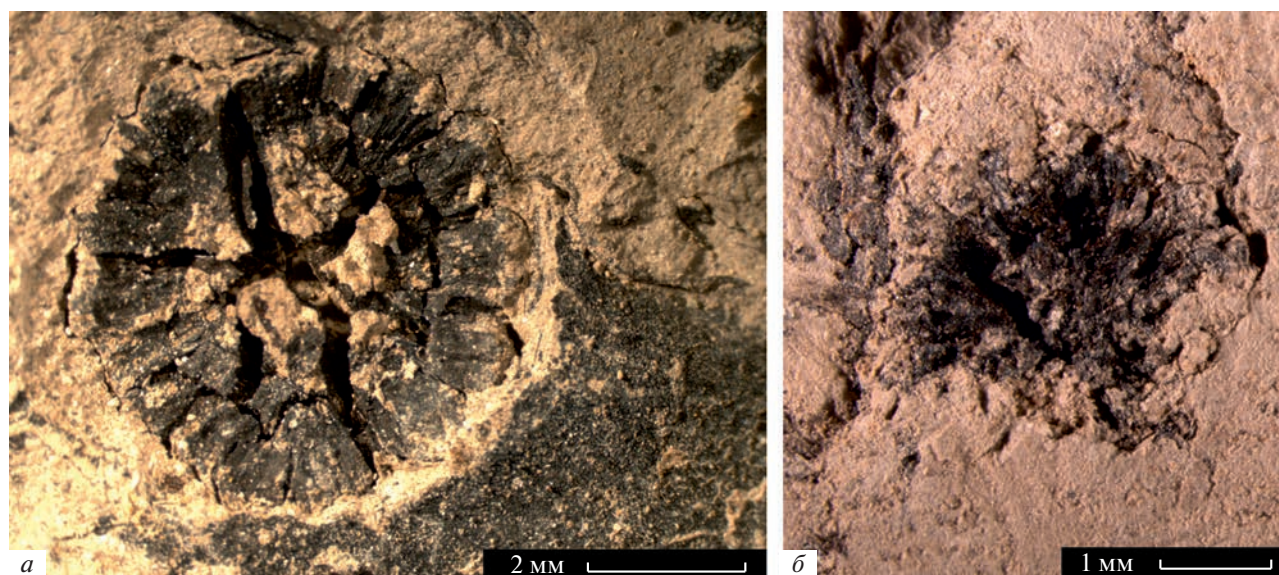


Рис. 1. Соплодия *Friisicarpus kubaensis* (а) и *F. sarbaensis* (б): а — экз. № 5167-576, Западная Сибирь, местонахождение Кубаево, альб–сеноман; б — экз. № 417-89, Западный Казахстан, сеноман–турон.

рование, яйцекладки и др. В целях систематизации таких данных широко используется периодически дополняющийся каталог, предложенный К. Лабандейрой с соавт. (Labandeira et al., 2007). Большинство типов повреждений зарегистрировано на ископаемых листьях, для репродуктивных структур таких сведений существенно меньше. По наличию следов повреждений разных органов ископаемых растений различными агентами (напр., артроподами, различными микроорганизмами и др.) могут быть прослежены механизмы коэволюционных связей растений и других организмов, что существенно для понимания путей становления этих групп, а также для характеристики биоты в целом и познания закономерностей эволюции на уровне сообществ.

Ведущая, часто даже доминирующая, роль грибов среди микроорганизмов в процессах биоповреждений растений обусловлена наличием у них богатого ферментативного аппарата, позволяющего им, благодаря таким метаболическим особенностям, осваивать различные сложные субстраты, которые недоступны другим микроорганизмам (Дьяков, 2003).

В статье обсуждаются проблемы, связанные с идентификацией определенных типов повреждений ископаемых растений, а также возможная связь меловых микромицетов и артропод и их роль в процессе становления способов опыления у ранних покрытосеменных.

Авторы благодарны коллегам из Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) и Биолого-почвенного ин-та Дальневосточного отделения РАН (ныне Федеральный на-

учный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН — ФНЦ ДВО РАН) за сбор и предоставленную возможность изучения фоссилий, Д.В. Василенко (ПИН РАН) за конструктивное обсуждение результатов исследования, В.М. Ионову за помощь в создании карты, отражающей расположение местонахождений, рецензентам А.Б. Герману и М.Г. Моисеевой (ГИН РАН) за ценные советы и рекомендации. Работа выполнена в рамках темы государственного задания МГУ №121032300081-7 (Е.Ю.Б.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для этого исследования послужили структурно сохранившиеся соплодия двух видов рода *Friisicarpus* из двух меловых местонахождений в Западной Сибири и Западном Казахстане (рис. 2).

Соплодия *F. kubaensis* были собраны из отложений альб–сеноманского возраста в местонахождении Кубаево, расположенном на р. Кия, в 7 км севернее дер. Дмитриевка, недалеко от с. Кубаево, Мариинский р-н, Кемеровская обл., Россия (рис. 2). Коллекция была собрана коллективом сотрудников лаб. палеоботаники ПИН РАН (А.В. Баженовым, Н.В. Баженовой, Е.В. Карасевым, В.А. Красиловым и А.Б. Соколовой), лаб. артропод ПИН РАН (А.С. Шмаковым, Е.В. Яном) и лаб. палеоботаники ФНЦ ДВО РАН (А.Б. Авраменко).

Соплодия *F. sarbaensis* происходят из толщи серых глин сеноман–туронского возраста в Сарбайском карьере недалеко от г. Рудный, Западный Казахстан (рис. 2). Коллекция соплодий была со-

брана П.В. Шилиным (Ин-т ботаники и фитоинтродукции Министерства экологии, геологии и природных ресурсов Республики Казахстан) и любезно передана им в 2009 г. Н.П. Масловой.

Обоснование возраста флороносных отложений указанных местонахождений было представлено ранее при описании соплодий этих двух видов (Maslova et al., 2011; Маслова, Теклева, 2012).

Фрагменты соплодия очищались от породы плавиковой кислотой, после чего монтировались на предметные столики, покрывались палладием и изучались в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) TESCAN-Vega. Фотографии соплодий сделаны при помощи цифровой камеры Nikon Coolpix 8700.

Изученный материал хранится в ПИН РАН, колл. №№ 417 и 419 (Сарбайский карьер) и № 5167 (местонахождение Кубаево).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе изучения микроструктурного строения соплодий *F. kubaensis* и *F. sarbaensis* с использованием СЭМ были обнаружены повреждения апикальных частей карпелей. На карпелях *F. kubaensis* и *F. sarbaensis* имеются округлые или овальные бугорки (рис. 3, б; табл. XIII, фиг. 3, 5, 6; табл. XIV, фиг. 4–6; см. вклейку), а также аналогичных форм ямки (табл. XIV, фиг. 1–3; рис. 3, а, в–е; 4, а, б). Внешне оба типа повреждений как на кийских, так и на сарбайских плодах выглядят идентично. На карпелях *F. kubaensis* диаметр бугорков варьирует от 35 до 160 мкм, диаметр ямок — от 60 до 136 мкм; на карпелях *F. sarbaensis* имеются бугорки диаметром от 44 до 110 и ямки — диаметром от 70 до 114 мкм. Структуры, обнаруживаемые в разрывах покровов плодолистиков *F. sarbaensis*, идентифицированы как плодовые тела микромицетов (табл. XIV, фиг. 6; рис. 3, б; 4, в, г). При анализе основания ямок на плодолистиках обоих видов обнаружены структуры, сходные с грибными гифами (табл. XIII, фиг. 2; табл. XIV, фиг. 2, 4, 5; рис. 3, а, в, д; 5, в). Удалось отделить одно из плодовых тел (рис. 5, а, б). Стенка плодового тела сформирована гифами различного диаметра, от 2 до 5 мкм. Свободные ветвящиеся гифы диаметром 3–4 мкм обнаружены на одном образце *F. sarbaensis* (рис. 5, г), при этом иные свидетельства развития грибных структур здесь отсутствуют. На поверхности карпелей обоих видов встречаются скопления спор (вероятно, грибных, рис. 3, е; 4, д). Очевидно, что споры покрыты слизью, поэтому их истинный диаметр, а также характер скульптуры поверхности установить невозможно. Исходя из имеющихся фактов, можно заключить, что споры эллипсоидальные, их поверхность бородавчатая, диаметр колеблется от 8×12 до 10×16 мкм.

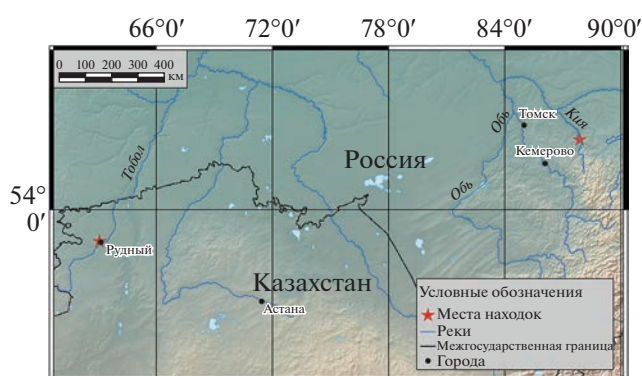


Рис. 2. Карта, показывающая расположение местонахождений (отмечены звездочкой), выполнена с использованием данных Natural Earth (<https://www.naturalearthdata.com>) и OpenStreetMap (<https://www.openstreetmap.org>).

ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика растения-хозяина. Описанные повреждения карпелей двух видов мелового рода *Friisicarpus* являются первым свидетельством поражения микромицетами репродуктивных структур ископаемых платановых. Изученные соплодия отличаются 3D сохранностью, что позволило наиболее полно охарактеризовать их микроструктурную организацию, строение отдельных плодов, а также интерпретировать следы их повреждений.

Соплодия обоих азиатских видов *Friisicarpus* сходны по макроморфологии (рис. 1), отличаясь лишь на микроморфологическом уровне: (1) степенью развития и характером трихомов на оси соплодия (трихомы трех различных типов и чечевичкоподобные структуры на оси соплодия у *F. kubaensis*/трихомы, развивающиеся на одной эпидермальной клетке у *F. sarbaensis*); (2) степенью развития околоцветника (элементы околоцветника свободные от основания, линейные, с почти параллельными краями у *F. kubaensis*/тесно прижатые друг к другу элементы околоцветника, в результате чего их форма неотчетливо определяется у *F. sarbaensis*); (3) наличием/отсутствием столбиков (карпели *F. kubaensis* имеют короткие столбики, тогда как у плодов *F. sarbaensis* столбики отсутствуют), а также характером эпидермы апикальных частей карпелей (наличие аномоцитных устьиц и оснований трихомов у *F. kubaensis*/обильное расположение трихомов и папиллозных клеток в эпидерме апикальной части карпели у *F. sarbaensis*). Отметим, что из всех известных видов рода *Friisicarpus* только эти два азиатских вида отличаются наличием трихомов в апикальной части карпелей. По крайней мере, у *F. sarbaensis* мы точно можем предположить железистую природу этих трихомов. Трихомы сохранились полностью, они имеют куполообразную форму и округ-

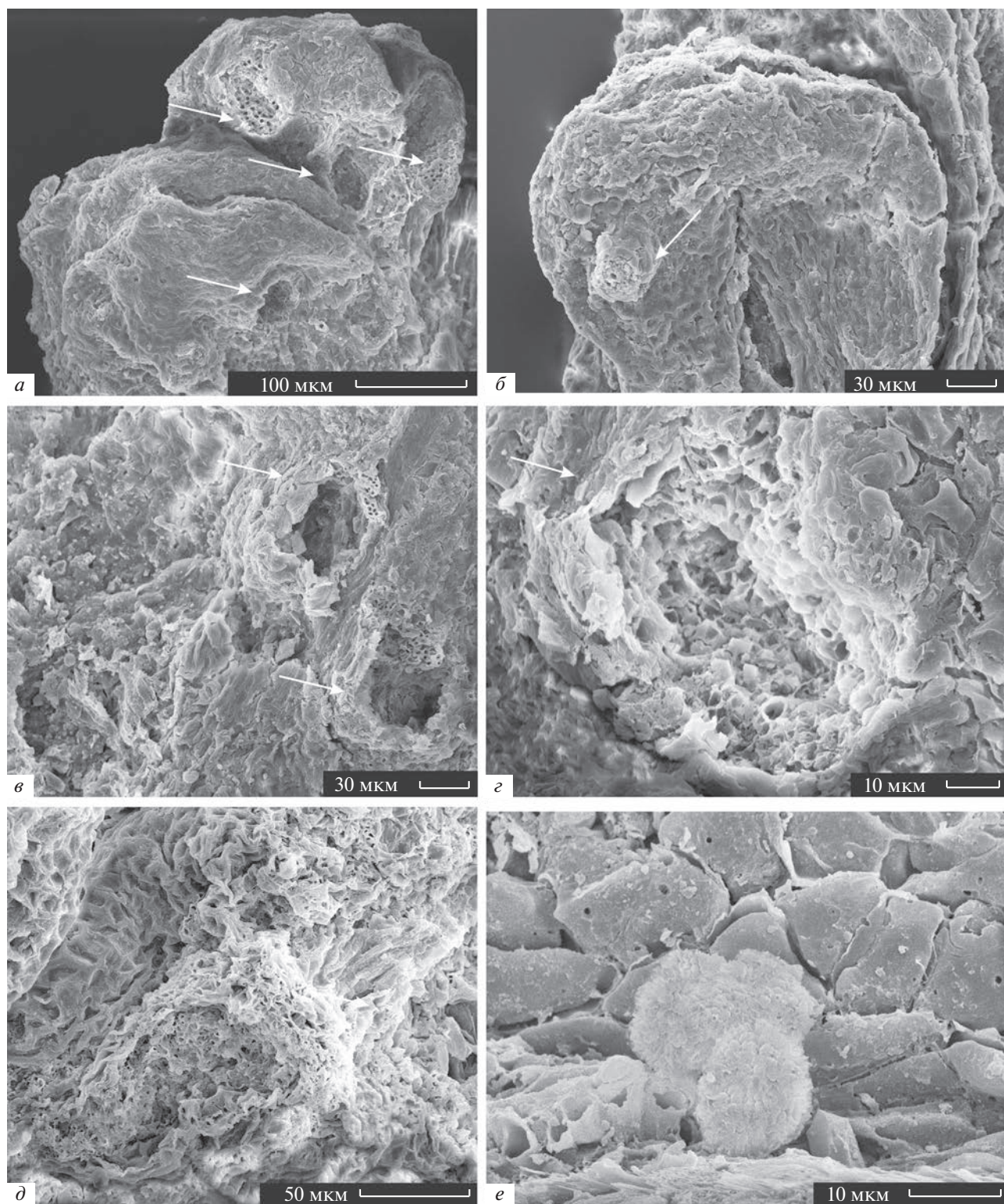


Рис. 3. Грибные поражения карпелей *Friisicarpus kubaensis*, экз. № 5167-576, СЭМ: *a, в–д* — ямки на поверхности карпелей, оставшиеся после выпадения плодовых тел (стрелки), видны остатки грибных гифов; *б* — бугорок на поверхности карпели с частично разрушенным покровом, видны грибные гифы; *е* — скопление грибных спор на поверхности карпели; Западная Сибирь, местонахождение Кубаево, альб–сеноман.

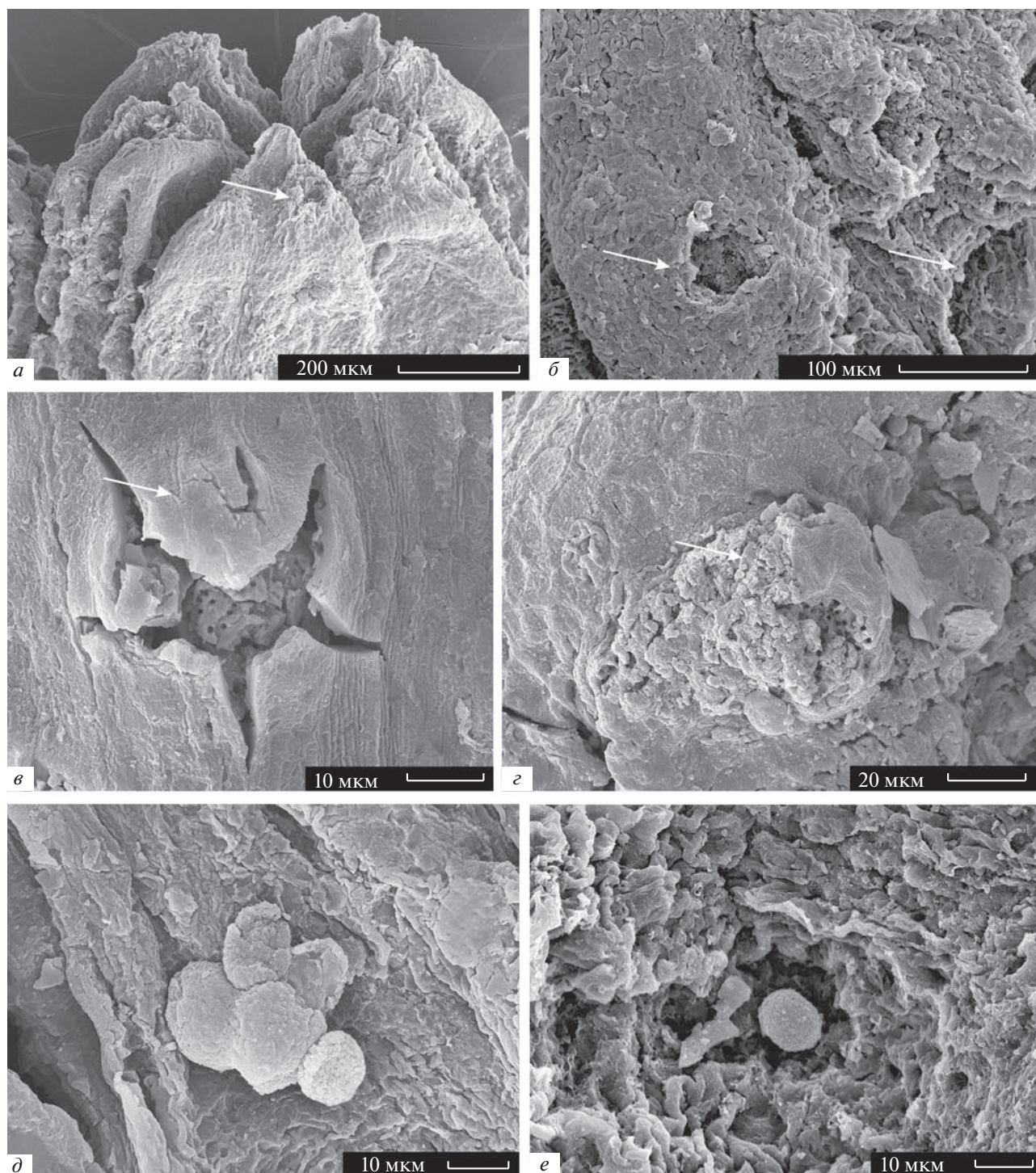


Рис. 4. Грибные поражения карпелей *Friisicarpus sarbaensis*, экз. № 417/95, СЭМ: *a, б* – ямки на поверхности карпелей, оставшиеся после выпадения плодовых тел (стрелки); *в, г* – бугорки на поверхности карпели с частично разрушенным покровом (стрелки), видны грибные гифы; *д* – скопление грибных спор на поверхности карпели; *е* – грибная спора в ямке, оставшейся после выпадения плодового тела; Западный Казахстан, сеноман–турон.

лое кутинизированное основание. Вероятно, именно трихомы карпелей производили слизь, которая ранее была отмечена на поверхности пыльцевых зерен (Маслова, Теклева, 2012, табл. 20,

фиг. 7, 8). Присутствие некоторого количества слизи на апикальных частях карпелей было показано и для альб–сеноманского *Friisicarpus* sp. 1 из штата Канзас, США (Wang, 2008), однако, как

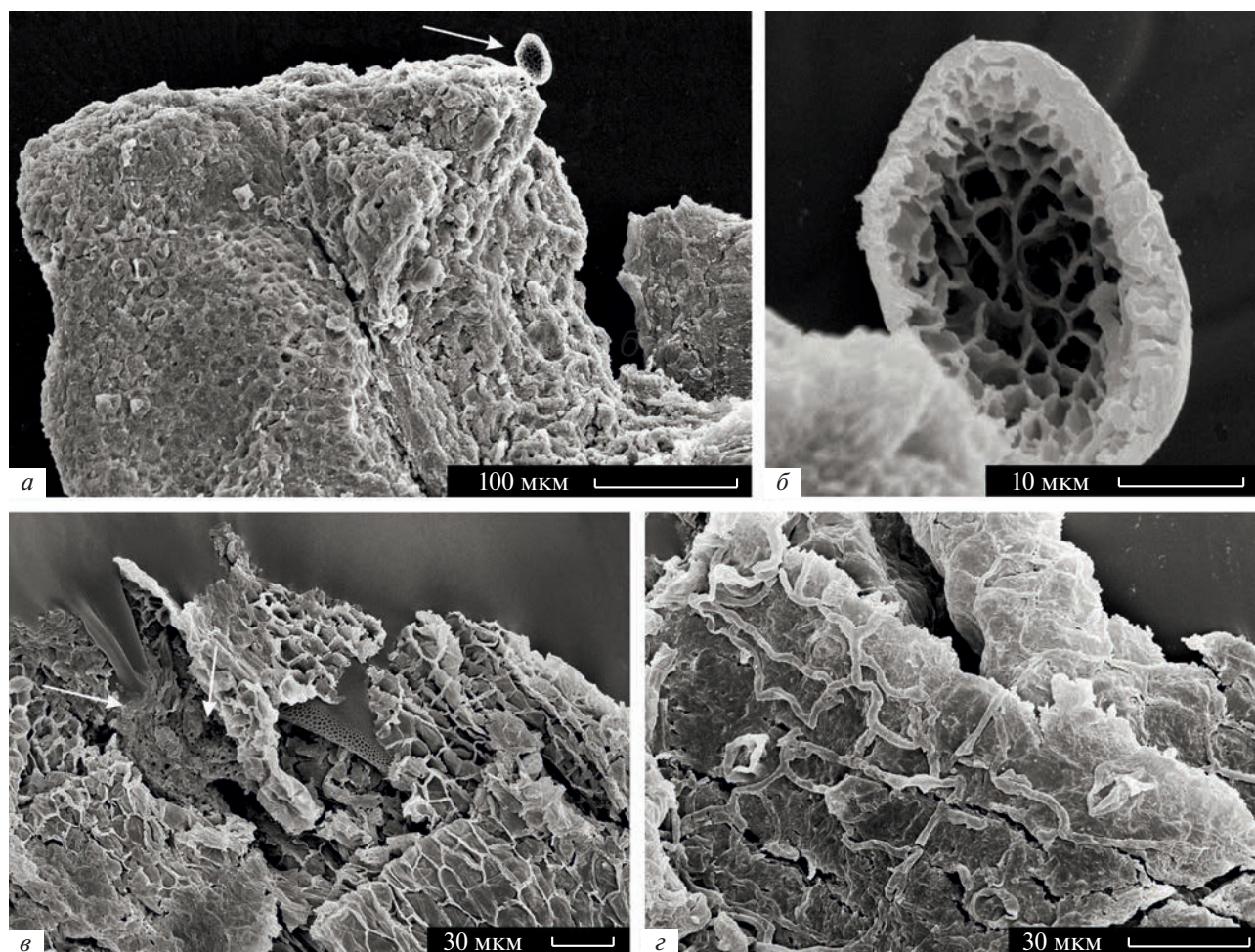


Рис. 5. Грибные поражения карпелей *Friisicarpus sarbaensis*, экз. № 417/95 (а–в) и экз. № 417/98 (г), СЭМ: а – фрагмент плодового тела гриба, отделенный от поверхности карпели (стрелка); б – плодовое тело изнутри, увеличение фиг. а; в – остатки плодового тела в разрывах покровов карпели (стрелки); г – свободные ветвящиеся грибные гифы на поверхности карпели; Западный Казахстан, сеноман–турон.

трихомов, так и следов повреждений у этих соплодий не отмечено.

Повреждения репродуктивных структур ископаемых платановых. Как отмечалось выше, известно семь видов рода *Friisicarpus* из временного диапазона от альба до кампана с обширной территории, в т.ч., из Северной Америки, Европы, Северной и Центральной Азии. Среди этих находок только описанные здесь азиатские виды имеют следы повреждения соплодий. Представители других родов вымерших платановых, выделенных на основании соплодий, за исключением рода *Kunduricarpus* Kodrul, N. Maslova, Tekleva et Golovneva (Kodrul et al., 2013), также не несут никаких следов повреждений.

Повреждения плодов *Kunduricarpus* (Maslova et al., 2014) принципиально отличаются по морфологии от описанных в этой статье. Они представлены объемными округлыми в плане структурами (одиночными и в цепочках), заполняющими

внутреннее пространство карпели, и отпечатками этих структур на внутренней стороне кутикулы стенки карпели. Мы предположили бактериальную природу этих образований. В пользу этой интерпретации говорят размер объектов, способ их организации (в цепочках и одиночные), так же как и характер деструкции цепочек с образованием комка одиночных организмов. По имеющимся признакам эти микроорганизмы более всего сходны с цианобактериями. Мы считаем, что в случае с *Kunduricarpus* мы имеем дело с бактериальным заражением вследствие повреждения карпелей насекомыми-фитофагами. Пока существует крайне мало палеонтологических данных о возможном распространении микроорганизмов насекомыми (напр., Hughes et al., 2011; Maslova et al., 2014).

Определение природы микроскопических повреждений соплодий *Friisicarpus*. Ранее мы подробно освещали существующие сложности в определении

нии природы инвазирующих агентов, вызывающих ряд микроскопических повреждений ископаемых растений (Maslova et al., 2018, 2021; Маслова и др. 2021; Li et al., 2022). Это касается в первую очередь мелких бугорков на поверхности органов, которые могут быть как галлами, инициированными артроподами, так и плодовыми телами микромицетов. Изучение карпелей *Friisicarpus* с помощью СЭМ показало, что бугорки на их поверхности вызваны развивающимися внутри тканей растения плодовыми телами грибов. Во-первых, в разрывах тканей карпели видны структуры, характеризующиеся иным, чем у растительных тканей, паттерном строения (табл. XIV, фиг. 6; рис. 3, б; 4, в, г). Во-вторых, на карпелях обнаруживаются ямки, соответствующие по размеру имеющимся бугоркам, и на дне этих ямок также видны структуры, не являющиеся растительными: это системы отверстий с маленьким диаметром, соответствующим диаметру грибных гиф (табл. XIII, фиг. 2; табл. XIV, фиг. 2, 4, 5; рис. 3, а, в, д; 5, в). Тем самым можно с высокой вероятностью утверждать, что мы наблюдаем участки расположения интактных плодовых тел грибов (бугорки) и места, где эти плодовые тела ранее располагались (ямки). Говоря о плодовых телах, в данном случае мы, разумеется, используем этот термин в очень широком смысле, т.к. детали строения этих структур остаются неизвестными. Исходя из строения современных представителей, можно предположить, что мы видим перитеции, псевдотеции или пикниды. Кроме того, сходную картину могут давать некоторые другие виды спороношения.

Свободные гифы обнаружены только на одном образце, причем на нем отсутствуют как плодовые тела, так и ямки от их выпадения. Следовательно, у нас нет оснований связывать эти гифы с описанными плодовыми телами. То же самое касается и прилипших к поверхности карпелей спор. Одна из них найдена в ямке, оставшейся после выпадения плодового тела (рис. 4, е), но уверенности, что эта спора принадлежит именно этому микромицету, нет. Другие споры собраны в комки и, очевидно, обильно покрыты слизью. Их принадлежность к описанному микромицету исключить нельзя, но и вероятность того, что они были привнесены на поверхность карпелей, например, при участии насекомых, вполне заслуживает рассмотрения.

Точно определить систематическую принадлежность микромицета, поразившего карпели *Friisicarpus*, сложно. Полная информация о морфологии плодового тела и спор отсутствует. Кроме того, идентификация даже современных грибов является сложным процессом, не ограничивающимся одними представлениями об их морфологических особенностях. Для определения систематической принадлежности микроми-

цетов необходимы, в частности, детальные цитологические исследования, во многих случаях исследования в условиях культуры, а также молекулярный анализ. Исследования, позволяющие установить связь анаморфы и телеоморфы, физиолого-биохимические особенности изучаемых грибов, а также их молекулярно-генетические характеристики, невозможны для ископаемых объектов. Палеонтологам остается лишь описывать морфологию имеющихся грибных структур, фиксировать их появление во времени, отмечать их связь с растением-хозяином и его определенными органами, а также сравнивать их с микромицетами, живущими на соответствующих органах современных аналогов.

Ввиду особой декоративности деревьев, платаны широко используются в городских насаждениях, поэтому вопросам их биозащиты уделяется большое внимание и, следовательно, существует много научных работ, посвященных изучению фитопатологических проявлений, в частности, вызванных грибами (напр., Hitchcock, Cole, 1978; Pastirčáková, Pastirčák, 2006; Мамиконян, Манасян, 2008; Robles et al., 2015; Khorsandy et al., 2016; Jamali, Yalveh, 2017; Pelleteret et al., 2017; Scattolini et al., 2023). Микромицеты поражают все органы платана, в т.ч. репродуктивные структуры. Исследования грибных поражений карпелей *Platanus occidentalis* L. (Fakir et al., 1971) показали, что наиболее часто они вызываются представителями родов *Ascomycota* из различных классов и порядков (*Alternaria* Nees ex Wallroth, *Aureobasidium* Viala et G. Boyer, *Cladosporium* Link, *Epicoccum* Link, *Fusarium* Link, *Pestalotia* De Not., *Peyronellaea* Goid. ex Togliani, *Phomopsis* Sacc. et Roum., *Phoma* Sacc., *Xylaria* Hill ex Schrank). Аналогичные роды обнаруживаются и на семенах платанов (Perera et al., 2020). Большинство этих представителей является анаморфными грибами, которые формируют одиночные конидиеносцы на поверхности субстрата; единственным представителем с пикнидами является анаморфный род *Phoma* Sacc. (*Ascomycota*, *Pezizomycotina*, *Dothideomycetes*, *Pleosporomycetidae*, *Pleosporales*), который морфологически наиболее сходен с тем, что мы наблюдаем на соплодиях *Friisicarpus*. Пикниды представителей *Phoma* шаровидные, нередко частично или полностью погруженные в ткань растения. Этот микромицет встречается как сапрофит растительных остатков, а также как патоген на травянистых и на древесных растениях, при этом он поражает различные органы и вызывает пятнистости и раковые образования (Deb et al., 2020). В настоящее время проведена ревизия рода (Hou et al., 2020), так что более правильно говорить о *Phoma*-подобных грибах, учитывая, что это может включать в себя не только широкий круг видов, но также и родов. Среди этой группы отмечены специфичные для платанов виды, при-

чем как описанные сравнительно недавно, как *Libertasomyces platani* Crous et Thangavel (Crous et al., 2016), так и отмеченные столетия назад — *Leptosphaeria platanicola* (Howe) Sacc. (Saccardo, 1883), *Phoma platani* H. Mori (Saccardo, 1895), *Phoma platanicola* Dearn. et House (Saccardo et al., 1931).

В сводках Р. Хорста (Horst, 2001, 2013) показано, что в результате поражения микромицетом *Phoma* развивается глубокий некроз тканей растения с их последующим выпадением. Остающиеся после выпадения пораженных растительных тканей ямки имеют неровные края. Сходная картина наблюдается и на карпелях обоих видов *Friisicarpus*.

Если рассматривать виды грибов, обнаруживаемые также и на древесине, то их круг будет более широким. Во-первых, существуют виды с пикнидами или перитециями, развивающиеся на побегах платанов, но практически не отмечаемые в литературе после их первичного описания. Тот факт, что эти виды сейчас не упоминаются в научных сводках, не означает, что виды отсутствуют или не валидны — в фокусе исследователей, как правило, присутствуют преимущественно виды, имеющие практическое значение.

Из активно изучаемых сейчас патогенов современных платанов можно отметить несколько видов с плодовыми телами, более или менее сходными по форме с описанными здесь ископаемыми остатками: *Apiognomonina platani* (Lév.) L. Lombard (= *A. veneta* (Sacc. et Speg.) Höhn.; Ascomycota, Pezizomycotina, Sordariomycetes, Sordariomycetidae, Diaporthales), возбудитель антракноза, способный образовывать перитеции (Crous et al., 2021); возбудители рака платанов — *Massaria platani* Ces., *M. platanicola* Nitschke, *M. platanoides* Rehm (Ascomycota, Pezizomycotina, Dothideomycetes, Pleosporomycetidae, Pleosporales), образующие пикниды под корой отмерших стволов (Schmitt et al., 2014), и родственный им вид *Phragmocamarosporium platani* Wijayaw., Yong Wangbis et K.D. Hyde (Wijayawardene et al., 2015).

Относительно того, к какой эколого-трофической группе могли относиться изученные меловые микромицеты, определенно высказаться трудно. Для этого даже для современных аналогов часто требуются исследования полного цикла развития, что невозможно для ископаемых грибов. Фактическое расположение плодовых тел микромицетов внутри тканей растения не может однозначно рассматриваться как свидетельство паразитического образа жизни гриба. У ископаемых микромицетов невозможно достоверно установить, каков был способ питания гриба. Паразитические формы живут за счет живых клеток хозяина; некротрофы и сапротрофы существуют благодаря клеткам, которые по тем или иным

причинам, часто не связанным с воздействием гриба, начали отмирать; эндофиты пользуются веществами, накапливающимися в межклетниках в процессе жизнедеятельности растения и остаются “невидимыми” для защитной системы растения. Семянки платана характеризуются высоким содержанием лигнина и целлюлозы (Wainio, Forbes, 1941), что может быть пищевым ресурсом для микромицетов — деструкторов этих веществ. В случае микромицетов на карпелях *F. kubaensis* и *F. sarbaensis* частичное разрушение тканей растения в результате деятельности грибов, а также сходство морфологии грибных структур с таковыми у современного рода *Phoma* и его близкими аналогами, многие виды которого являются паразитами, дают основание предполагать их возможную паразитическую стратегию.

Повреждение соплодий *Friisicarpus* микромицетами в свете путей становления насекомопыления у платановых. Современный платан является ветроопыляемым растением. Вопрос о возможном насекомопылении у древних платановых уже обсуждался в литературе (напр., Manchester, 1986; Crane et al., 1986, 1993; Friis et al., 1988; Hu et al., 2008; Wang, 2008). Аргументом в поддержку идеи о насекомопылении, например, было наличие хорошо развитого околоцветника у многих ранних меловых платановых, который мог препятствовать свободному доступу пыльцы в женские цветки с помощью потоков ветра.

Ранее (Tekleva, Maslova, 2016) мы обсуждали возможную энтомофильную природу опыления у некоторых меловых платановых, основываясь на анализе литературных данных и на результатах изучения морфологии и ультраструктуры пыльцевых зерен, найденных в прикреплении к карпелям *F. sarbaensis*. Среди прочих аргументов мы отмечали факт повреждений карпелей, предполагая, что инвазирующим агентом могли быть артроподы-галлообразователи. Как отмечалось выше, у ископаемых растений микроскопические галлы и повреждения, вызванные некоторыми грибами, развивающимися внутри тканей растения, могут выглядеть идентично. Дополнительные детальные исследования соплодий *F. sarbaensis*, а также изучение соплодий *F. kubaensis* позволили достоверно определить их грибную природу.

Мы предполагаем, что между присутствием производящих слизь трихомов в эпидерме карпелей и наличием повреждений могла существовать связь. Слизь может привлекать насекомых, которые в свою очередь могут иметь отношение к переносу грибных спор и, таким образом, инвазии соплодий микромицетами. Тот факт, что насекомые могли посещать соплодия *Friisicarpus*, подтверждает наличие большого разнообразия прилипших пыльцевых зерен на карпелях и осях со-

плодия *F. sarbaensis* (Маслова, Теклева, 2012; Tekleva, Maslova, 2016). Мы установили, что к соплодиям *F. sarbaensis* прилипли пыльцевые зерна, относящиеся, по крайней мере, к девяти типам, характеризующимся сходными размерами, апертурным типом и скульптурой поверхности, и различающимся, в основном, по строению сетки. Кроме одиночных пыльцевых зерен, мы обнаружили комки зерен, которые скорее могли быть принесены насекомыми, чем ветром. Слизь, которая выделялась трихомами, способствовала лучшему закреплению пыльцы на карпелях. Так же как и собранные в комки пыльцевые зерна на карпелях *F. sarbaensis*, скопления грибных спор на карпелях *F. sarbaensis* (рис. 4, д) и *F. kubaensis* (рис. 3, е) обильно покрыты слизью, что может свидетельствовать об их возможном привнесении на растение насекомыми-опылителями.

Из местонахождения Сарбай известно несколько родов репродуктивных структур, относящихся или близких к *Platanaceae*. Так, к настоящему моменту отсюда описаны, кроме *F. sarbaensis*, соплодия *Sarbaicarpa* N. Maslova (Maslova, 2009), тычиночные соцветия *Sarbaya* Krassilov et Shilin (Krassilov, Shilin, 1995) и *Krassilovianthus* N. Maslova, Tekleva et Remizova (Maslova et al., 2012). Среди выделенных нами типов пыльцевых зерен (Tekleva, Maslova, 2016) есть принадлежащие, вероятно, родам *Sarbaya* и *Krassilovianthus*, а также сходные с найденными прилипшими к соплодиям некоторых видов рода *Friisicarpus* (Friis et al., 1988; Wang, 2008). Кроме того, на поверхности соплодий *F. sarbaensis* есть ряд типов пыльцевых зерен, принадлежащих, вероятно, родам других семейств. Разнообразие пыльцевых зерен различной таксономической принадлежности, как одиночных, так и в комках, прилипших к соплодиям *F. sarbaensis*, указывает скорее на перенос этой пыльцы при помощи летающих насекомых, посещавших различные растения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Поражения карпелей меловых видов *F. kubaensis* и *F. sarbaensis* вызваны микроскопическими грибами, сходными по морфологии плодовых тел и последствиям их воздействия на растение-хозяина. Виды *F. kubaensis* и *F. sarbaensis* характеризуются рядом общих морфологических признаков, однако они разобщены территориально (*F. kubaensis* происходит из Северной Азии, Западная Сибирь, тогда как *F. sarbaensis* — из Центральной Азии, Западный Казахстан), а также значительно отличаются по возрасту (*F. kubaensis* определен в составе альб-сеноманской флоры, местонахождение Кубаево, а *F. sarbaensis* — в составе сеноман-туронской флоры, местонахождение Сарбай). Таким образом, мы констатируем раннее возникновение консортивных связей

представителей семейства *Platanaceae* и микромицетов, морфологически близких к порядку *Pleosporales*, а также широкое распространение этого типа повреждения репродуктивных структур *Friisicarpus* на протяжении, по крайней мере, трех веков. Возможное участие артропод в переносе пыльцы растений и грибных спор является дополнительным аргументом в пользу существующего представления о возможной энтомофилии ряда ранних представителей *Platanaceae*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Головнева Л.Б. Род *Ettingshausenia* (*Platanaceae*) в сеноман-туронских флорах Евразии // Палеоботаника. Т. 2 / Ред. Л.Б. Головнева и др. СПб.: Марафон, 2011. С. 127–163.
- Дьяков Ю.Т. Грибы и растения // Природа. 2003. № 5. С. 73–78.
- Мамиконян Т.О., Манасян Г.Г. Грибные заболевания видов *Platanus* L. в условиях Армении // Актуальные проблемы ботаники в Армении. Ереван: УГУ, 2008. С. 226–228.
- Маслова Н.П., Теклева М.В. Соплодия *Friisicarpus sarbaensis* sp. nov. (*Platanaceae*) из сеноман-турона Западного Казахстана // Палеонтол. журн. 2012. № 4. С. 98–106.
- Маслова Н.П., Тобиас А.В., Кодрул Т.М. Современные исследования коэволюционных связей ископаемых растений и грибов: успехи, проблемы, перспективы // Палеонтол. журн. 2021. № 1. С. 3–21.
- Crane P.R., Friis E.M., Pedersen K.R. Lower Cretaceous angiosperm flowers: fossil evidence on early radiation of dicotyledons // Science. 1986. New Ser. V. 232(4752). P. 852–854.
- Crane P.R., Pedersen K.R., Friis E., Drinnan A.N. Early Cretaceous (Early to Middle Albian) platanoid inflorescences associated with Sapindopsis leaves from the Potomac Group of Eastern North America // Syst. Bot. 1993. V. 18. P. 328–344.
- Crous P.W., Lombard L., Sandoval-Denis M. et al. Fusarium: more than a node or a foot-shaped basal cell // Stud. Mycol. 2021. V. 98. № 1. P. 1–184.
- Crous P.W., Wingfield M.J., Burgess T.I. et al. Fungal Planet Description Sheets: 469–557 // Persoonia: Mol. Phylog. Evol. Fungi. 2016. V. 37. P. 218–403.
- Deb D., Khan A., Dey N. Phoma diseases: epidemiology and control // Plant Pathol. 2020. V. 69. № 7. P. 1203–1217.
- Fakir G.A., Welty R.E., Cowling E.B. Prevalence and pathogenicity of fungi associated with achenes of sycamore in the field and in storage // Phytopathology. 1971. V. 61. P. 660–668.
- Friis E.M., Crane P.R., Pedersen K.R. Reproductive structures of Cretaceous *Platanaceae* // Det Kong. Danske Vidensk. Selskab Biol. Skrift. 1988. V. 31. P. 1–55.
- Golovneva L.B. The morphology, taxonomy, and occurrence of the genus *Pseudoprotophyllum* Hollick (*Platanaceae*) in Late Cretaceous floras of Northern Asia // Paleontol. J. 2009. V. 43. № 10. P. 1230–1244.

- Hitchcock L.A., Cole A.L.J.* Gnomonia platani, the ascogenous state of Gloeosporium platani, found in New Zealand // New Zealand J. Bot. 1978. V. 16. № 3. P. 411–411.
- Horst R.K.* Westcott's plant disease handbook. Dordrecht: Springer, 2013. 826 p.
- Hou L.W., Groenewald J.Z., Pfenning L.H. et al.* The Phoma-like dilemma // Stud. Mycol. 2020. V. 96. P. 309–396.
- Hu S.S., Dilcher D.L., Jarzen D.M., Taylor D.W.* Early steps of angiosperm-pollinator coevolution // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2008. V. 105. № 1. P. 240–245.
- Huegele I.B., Manchester S.R.* Newly recognized reproductive structures linked with Langeria from the Eocene of Washington, USA, and their affinities with Platanaceae // Int. J. Plant Sci. 2022. V. 183. № 5.
- Huegele I.B., Spielbauer R.J., Manchester S.R.* Morphology and systematic affinities of Platanus dissecta Lesquereux (Platanaceae) from the Miocene of western North America // Int. J. Plant Sci. 2019. V. 181. № 3. P. 324–341.
- Huegele I.B., Wang H.* An unusual plane tree from the Early Cretaceous of Kansas, USA // Rev. Palaeobot. Palynol. 2023. V. 309. 104815
- Hughes D.P., Wappler T., Labandeira C.C.* Ancient death-grip leaf scars reveal ant–fungal parasitism // Biol. Lett. 2011. № 7. C. 67–70.
- Jamali S., Yalveh S.* The first report of Libertella platani on Platanus orientalis in Iran // Mycol. Iranica. 2017. V. 4. № 2. P. 133–134.
- Khorsandy S., Nikbakht A., Sabzalian M.R., Pessarakli M.* Effect of fungal endophytes on morphological characteristics, nutrients content and longevity of plane trees (Platanus orientalis L.) // J. Plant Nutrit. 2016. V. 39. № 8. P. 1156–1166.
- Kodrul T.M., Maslova N.P., Tekleva M.V., Golovneva L.B.* Platanaceous reproductive structures and leaves from the Cretaceous locality Kundur, Amur region, Russia // Palaeobotanist. 2013. V. 62. № 1. P. 123–148.
- Krassilov V.A., Shilin P.V.* New platanoid staminate heads from the Mid–Cretaceous of Kazakhstan // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. V. 85. P. 207–211.
- Labandeira C.C., Wilf P., Johnson K.R., Marsh F.* Guide to insect (and other) damage types on compressed plant fossils. Version 3.0. Washington, D.C.: Smithsonian Inst., 2007. 25 p.
- Li Q., Su T., Deng W. et al.* High frequency of arthropod herbivore damage in the Miocene Huaitoutala flora, Qaidam Basin, northern Tibetan Plateau // Rev. Palaeobot. Palynol. 2022. V. 298. 104569
- Manchester S.R.* Vegetation and reproductive morphology of an extinct plane tree (Platanaceae) from the Eocene of Western North America // Bot. Gaz. 1986. V. 147. P. 200–226.
- Maslova N.P.* Extinct and extant Platanaceae and Hamamelidaceae: morphology, systematics, and phylogeny // Paleontol. J. 2003. V. 37. Suppl. 5. P. 467–589.
- Maslova N.P.* New genus Sarbaicarpa gen. nov. (Hamamelidales) from the Cenomanian–Turonian of Western Kazakhstan // Paleontol. J. 2009. V. 43. № 10. P. 1281–1297.
- Maslova N.P.* Systematics of fossil platanoids and hamamelids // Paleontol. J. 2010. V. 44. № 11. P. 1379–1466.
- Maslova N.P., Herman A.B.* Infructescences of Friisicarpus nom. nov. (Platanaceae) and associated foliage of the platanoid type from the Cenomanian of Western Siberia // Paleontol. J. 2006. V. 40. № 1. P. 109–113.
- Maslova N.P., Kodrul T.M., Vasilenko D.V.* First record of bacteriomorphic organisms in platanoid infructescences from the Campanian Kundur locality, Amur Region // Paleontol. J. 2014. V. 48. № 5. P. 563–570.
- Maslova N.P., Sokolova A.B., Kodrul T.M., Tobias A.V.* Consortia of conifers and fungi in the Paleocene of the Amur Region, Russia // Paleontol. J. 2021. V. 55. № 12. P. 1525–1553.
- Maslova N.P., Sokolova A.B., Vasilenko D.V. et al.* Endophytic micromycetes on the leaves of the genus Taxodium Richard (Cupressaceae) from the Lower Paleocene of the Amur Region // Paleontol. J. 2018. V. 52. № 12. P. 1473–1479.
- Maslova N.P., Tekleva M.V., Remizova M.V.* Krassilovianthus gen. nov., a new staminate inflorescence with similarities to Platanaceae and Hamamelidaceae from the Cenomanian–Turonian of western Kazakhstan // Rev. Palaeobot. Palynol. 2012. V. 180. P. 1–14.
- Maslova N.P., Tekleva M.V., Sokolova A.B. et al.* Infructescences of Friisicarpus kubaensis sp. nov. and leaves of Etingshausenia kubaensis sp. nov. from the Albion–Cenomanian of Chulym–Yenisei depression, Russia // Palaeobotanist. 2011. V. 60. № 2. P. 209–236.
- Pastirčáková K., Pastirčák M.* The anamorph of Erysiphe platani on Platanus hispanica in Slovakia // Mycotaxon. 2006. V. 97. P. 189–194.
- Pelleteret P., Crovadore J., Cochard B. et al.* Urban London plane tree dieback linked to fungi in the Botryosphaeriaceae // Urban Forest. Urban Green. 2017. V. 22. P. 74–83.
- Perera R.H., Hyde K.D., Maharachchikumbura S.S.N. et al.* Fungi on wild seeds and fruits // Mycosphere. 2020. V. 11. № 1. P. 2108–2480.
- Robles C.A., Lopez S.E., McCargo P.D., Carmarán C.C.* Relationships between fungal endophytes and wood-rot fungi in wood of Platanus acerifolia in urban environments // Canad. J. Forest Res. 2015. V. 45. № 7. P. 929–936.
- Saccardo P.A.* Sylloge fungorum omnium hucusque cognitorum. Vol. II. Pyrenomycologiae universae. Continuatio et finis. Berlin: Iterum impressum apud R. Friedländer & Sohn, 1883. 815 p.
- Saccardo P.A.* Sylloge fungorum omnium hucusque cognitorum. Vol. XI. Supplementum universale. Pars III. Berlin: Iterum impressum apud R. Friedländer & Sohn, 1895. 754 p.
- Saccardo P.A., Saccardo D., Traverso J.B., Trotter A.* Sylloge fungorum omnium hucusque cognitorum. Vol. XXV. Supplementum universale. Pars X. Berlin: Iterum impressum apud R. Friedländer & Sohn, 1931. 1093 p.
- Scattolini A., Coelho A., Torrano C. et al.* Fungi associated to Platanus x acerifolia in Uruguay and failure indicators // Agrociencia. 2023. V. 27. P. 989.
- Schmitt U., Lier B., Dujesiefken D., Koch G.* The Massaria disease of plane trees: its wood decay mechanism // IAWA J. 2014. V. 35. № 4. P. 395–406.
- Tekleva M.V., Maslova N.P.* A diverse pollen assemblage found on Friisicarpus infructescences (Platanaceae) from the Cenomanian–Turonian of Kazakhstan // Cret. Res. 2016. V. 57. P. 131–141.

Tschan G.F., Denk T., von Balthazar M. Credneria and Platanus (Platanaceae) from the Late Cretaceous (Santonian) of Quedlinburg, Germany // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2008. V. 152. № 3-4. P. 211–236.

Wainio W.W., Forbes E.B. The chemical composition of forest fruits and nuts from Pennsylvania // *J. Agric. Res.* 1941. V. 62. P. 627–635.

Wang H., Dilcher D.L., Schwarzwald R.N., Kvaček J. Vegetative and reproductive morphology of an extinct Early Cretaceous member of Platanaceae from the Braun's

Ranch Locality, Kansas, U.S.A. // *Int. J. Plant Sci.* 2011. V. 172. № 1. P. 139–157.

Wang X. Mesofossils with platanaceous affinity from the Dakota Formation (Cretaceous) in Kansas, USA // *Palaeoworld.* 2008. V. 17. P. 246–255.

Wijayawardene N.N., Hyde K.D., Bhat D.J. et al. Additions to brown spored coelomycetous taxa in Massarinae, Pleosporales: introducing *Phragmocamarosporium* gen. nov. and *Suttonomyces* gen. nov. // *Cryptogam. Mycol.* 2015. V. 2. P. 213–224.

Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1–6. Грибные поражения карпелей *Friisicarpus kubaensis*, СЭМ: 1 — экз. № 5167-576, общий вид плода с пятью карпелями, видны бугорок на поверхности карпели (длинная стрелка) и ямка, оставшаяся после выпадения плодового тела (короткая стрелка); 2 — экз. № 5167-562, в разрыве ткани карпели видны остатки плодового тела гриба (стрелка); 3, 5 — экз. № 5167-576, бугорки на поверхности карпели, вид сбоку; 4 — скол через грибное плодовое тело (стрелка); 6 — экз. № 5167-576, бугорок на поверхности карпели (длинная стрелка) и трихом (короткая стрелка); Западная Сибирь, местонахождение Кубаево; альб—сеноман.

Объяснение к таблице XIV

Фиг. 1–6. Грибные поражения карпелей *Friisicarpus sarbaensis*, экз. № 417/10, СЭМ: 1, 2 — общий вид плода с пятью карпелями, оставшиеся после выпадения плодовых тел (стрелки); 3 — карпель, видна ямка с остатками грибных гифов (стрелка); 4, 6 — бугорок на поверхности карпели, в разрыве тканей карпели видны грибные гифы, 6 — увеличение фиг. 4; 5 — бугорок на поверхности карпели (стрелка); Западный Казахстан, сеноман—турон.

First Evidence of Damage by Micromycetes on Infructescences of Cretaceous Genus *Friisicarpus* N. Maslova et Herman (Platanaceae)

N. P. Maslova¹, M. V. Tekleva¹, E. Yu. Blagoveshchenskaya²

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

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

Morphologically similar damage of carpels of two *Friisicarpus* species (Platanaceae), *F. kubaensis* (Western Siberia, Albian—Cenomanian) and *F. sarbaensis* (Western Kazakhstan, Cenomanian—Turonian) induced by micromycetes have been described for the first time. Fruiting bodies of the micromycetes are developed within the tissues, forming tubercles on the carpel surfaces. Morphology of the fruiting bodies, their distribution on the substrate, as well as dropping out of the substrate after maturation bring them together with some modern representatives of Pleosporales. A possible role of insects in the transferring of fungal spores and participation of arthropods in the pollination of early Platanaceae are discussed.

Keywords: Platanaceae, micromycetes, Albian—Cenomanian, Cenomanian—Turonian, Western Siberia, Western Kazakhstan

УДК 551.734.(470.4+574.1)

РЕЗУЛЬТАТЫ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ФИТОЛЕЙМ ДРЕВНЕЙШИХ УГЛЕОБРАЗУЮЩИХ РАСТЕНИЙ

© 2023 г. О. П. Тельнова^а, *, А. В. Гоманьков^б, **, Л. С. Кочева^а, ***, А. П. Карманов^с, ****

^аИнститут геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, 167982 Россия

^бБотанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, 197022 Россия

^сИнститут биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, 167982 Россия

*e-mail: telnova@geo.komisc.ru

**e-mail: gomankov@mail.ru

***e-mail: karko07@mail.ru

****e-mail: apk048@yandex.ru

Поступила в редакцию 29.03.2023 г.

После доработки 27.06.2023 г.

Принята к публикации 27.06.2023 г.

С целью выяснения возможностей хемосистематики для палеозойских растительных фоссилий проведено комплексное изучение *Orestovia*-подобных растений, углеобразующих для одних из самых древних в истории Земли — девонских углей. Описаны: морфология, вещественный состав фитолейм. Методом ЭПР-спектроскопии показано наличие у исследованных фитолейм парамагнитных свойств — специфической особенности лигнинов и продуктов их трансформации. Методом пиролитической хромато-масс-спектрометрии установлена ароматическая природа органического вещества, структурно близкого лигнину, построенного исключительно из *n*-кумаровых единиц.

Ключевые слова: *Orestovia*-подобные растения, лигнин, хемосистематика

DOI: 10.31857/S0031031X23060107, **EDN:** GASIQJ

ВВЕДЕНИЕ

В геологической истории Земли угленакопление обусловлено появлением и расцветом наземной флоры. Выход растений на сушу в силуре и расселение их в различных геоморфологических обстановках привели к захоронению в рассеянной или концентрированной формах растительного органического вещества (ОВ) в осадочных толщах, что повлекло за собой значительное сокращение количества углекислого газа в земной атмосфере и обогащение ее свободным кислородом. Самые древние (среднедевонские) угли известны в Западной Сибири, европейской части России, Казахстане, Китае и Канаде. В это время существовали уже не только риниофиты, но и более высокоорганизованные растения: папоротники, плауновые, в т.ч. и древовидные. Однако следует иметь в виду, что на первых этапах колонизация суши могла осуществляться не только высшими сосудистыми растениями, но также (параллельно) и некоторыми водорослями (Мейен, 1989). Известно, что формирование древнейших девонских липтобиолитовых углей происхо-

дило в прибрежно-морских условиях. Источником молекул-биомаркеров были липиды из различных биот морского и континентального происхождения (Каширцев и др., 2010).

На территории России средне—позднедевонские угли с промышленной значимостью известны в Кузбассе. Это Барзасское месторождение сапропелитовых углей, которое находится в среднем течении р. Барзас, правом притоке р. Яя. Основными углеобразователями для Барзасского месторождения были своеобразные *Orestovia*-подобные растения. Вопрос об их систематическом положении, актуальный не только для палеоботаники, но и для углехимии, остается до настоящего времени дискуссионным.

Цель наших исследований — установление хемосистематической принадлежности этих фитофоссилий. Для достижения поставленных задач использован комплекс физико-химических методов: ЭПР-спектроскопия, пиролитическая газовая хромато-масс-спектрометрия, а также световая и электронная микроскопия.

О ХЕМОСИСТЕМАТИКЕ ПАЛЕОЗОЙСКИХ ФИТОФОССИЛИЙ

Хемосистематика основана на биохимических характеристиках организмов — некоторые химические вещества могут быть найдены в природе только в организмах определенных видов, родов, семейств или порядков. Для классификации живых организмов (главным образом, растений) уже достаточно давно используется хемотаксономия (таксономическая принадлежность организмов устанавливается в зависимости от сходств и различий в их биохимическом составе). Поэтому нами проводятся исследования для подтверждения гипотезы о том, что биохимическая характеристика, в дополнение к морфологии и анатомии, может служить основой для классификации и палеозойских фитофоссилий (с учетом степени фоссилизации).

Колонизация растениями суши потребовала новых стратегий для безопасного их распространения, инициировала образование нового типа растительных тканей, выполняющих роль арматуры, поддерживающей пряморастущий стебель. О присутствии таких тканей может свидетельствовать природное полимерное вещество — лигнин, который обеспечивает устойчивость растений к воздействию экзогенных факторов и является одним из главных компонентов древесины (Telnova et al., 2022).

Длительное время было общепринятым представление об отсутствии лигнина в растениях, не имеющих механических и проводящих тканей. Исходя из этой парадигмы, разрабатывалась теория генезиса ископаемых и формулировались представления о роли лигнина в растениях. Считалось, что лигнин появился у наземных растений в результате эволюции, после того, как они отделились от зеленых водорослей и “вышли” на сушу примерно 450 млн л. н. В результате появления лигнина растения оказались способны расти вверх, увеличилась сопротивляемость внешним биотическим или абиотическим воздействиям.

Однако установлено, что механизмы синтеза лигнина существовали у водорослей задолго до того, как растения переместились на сушу. Их значение остается пока загадкой.

Соединения, похожие на лигнин, удалось обнаружить в зеленых и красных водорослях. Красные водоросли не являются прямыми предками наземных растений, поэтому они могли развить производство лигнина независимо от наземных растений. Зеленые и красные водоросли появились более миллиарда лет назад. Так что, возможно, именно лигнин и позволил растениям выйти из воды и обосноваться на суше. В таком случае парадигму о появлении лигнина у наземных растений, по-видимому, придется пересмотреть.

Лигнин также обнаружен у бурых водорослей, которые традиционно считались сравнительно молодой группой организмов, т.к. их древнейшие достоверные остатки были известны только из кайнозоя. С точки зрения эволюции бурые водоросли являются уникальной группой живых организмов, поскольку им удалось развить настоящий многоклеточный план строения тела независимо от большинства других многоклеточных организмов. Состав продуктов пиролитического разложения указывает на то, что бурые водоросли (*Fucus vesiculosus* L.) содержат лигнин: у них было идентифицировано 12 фенолов и кислот, и тем самым установлено, что лигнин водорослей состоит из *p*-кумаровых, гваяцильных и сирингильных структурных единиц.

Лигнификация растительных тканей представляет собой процесс ферментативной полимеризации трех основных фенилпропановых соединений (монолигнолов) с различной степенью метоксилированности — кониферилового, синапового и *p*-кумарового спиртов (Hedges, Mann, 1979; de Leeuw, Largeau, 1993; Raven, 2000). В отличие от синтеза монолигнолов процесс полимеризации с образованием макромолекул лигнина протекает без генетического контроля (возможно, этим и объясняется сложный композиционный состав лигнина бурых водорослей), хотя предлагалась и иная точка зрения (Davin, Lewis, 2005).

Один из ключевых ферментов фенилпропаноидного пути, необходимый для превращения фенилпропаноидной кислоты в спирты, 4-кумарат: КоА-лигаза (4CL) встречается уже у мохообразных *Physcomitrella patens* (Hedw.) Bruch et Schimp. (Ferrer et al., 2008). Наличие аналогичного фермента циннамат: КоА-лигазы (ScCCL) у бактерии *Streptomyces coelicolor* (Müller) Waksman et Henrici предполагает, что биосинтез лигнина имеет гораздо более долгую историю, чем время формирования наземной растительности (Kaneko et al., 2003).

Есть свидетельства (Niklas, Pratt, 1980) наличия лигноподобных компонентов у самых ранних наземных растений — раннесилурийских (443 млн л. н.). Фенольные альдегиды (*p*-hydroxybenzaldehyde, vanillin, 2-methoxy-4-hydroxybenzaldehyde, methylsyringaldehyde), полученные из клеток проводящих тканей этих растений в результате пиролиза, интерпретировались как свидетельство наличия лигнина или лигноподобных продуктов разложения. У трех раннедевонских сосудистых растений (*Zosterophyllum* Penhallow, *Psilophyton* Dawson, *Renalia* Gensel) продукты пиролиза сравнивались с аналогами ископаемой ксилемы сосудистых растений *Cordaixylon* Grand'Eury и *Callixylon* Zalesky, а также кутикулы *Pachypteris* Ad. Brongniart (Ewbank et al., 1996).

Лигниноподобные структуры были установлены (Kocheva et al., 2019) в углефицированных фрагментах позднедевонского *Callixylon* (*Progymnospermopsida*). Количественный анализ фенольных продуктов пиролиза по площади пиков газовой хроматограммы позволил провести реконструкцию композиционного состава протолигнинов девонских растений с учетом соотношения основных структурных единиц $H : G : S = 99.5 : 0.5 : 0$. Согласно полученным данным, для исследованного фрагмента ствола *Callixylon* характерен композиционно однородный лигнин Н-типа.

Идея независимого (параллельного) синтеза лигнина у водорослей и наземных растений кажется маловероятной, т.к. биохимический механизм синтеза этого полимера настолько сложен, что трудно представить его появление независимо в разных филогенетических группах растений.

Таким образом, результаты исследований последних десятилетий закладывают основу новой парадигмы: биосинтез лигнина имеет гораздо более долгую историю, чем считалось ранее — он возник задолго до выхода растений на сушу и на более низких уровнях эволюции.

Локализация, степень и время появления лигнификации в различных типах растительных тканей может быть разной. Степень лигнификации различных типов тканей была выявлена в результате анализа изотопов углерода (Wilson, Fischer, 2011). Установлено, что у раннедевонских растений лигнификация клеточной стенки, возможно, впервые появилась во внешней части покровных тканей. Только у более продвинутых в эволюционном отношении растений лигнин, по-видимому, откладывался в проводящих клетках, чтобы сформировать настоящие трахеиды, наблюдаемые сегодня у сосудистых растений (Boyce et al., 2003).

Пиролизаты раннепалеозойских растений могут считаться продуктами измененного в результате fossilization протолигнина. В процессе диагенеза составные единицы лигнина деградируют по-разному (Hedges et al., 1985; Logan, Thomas, 1985, 1987; Orem et al., 1996). Деметоксилирование в процессе fossilization может приводить к уменьшению количества сиригильных и гваяцильных единиц в пользу *n*-кумаровых единиц. Например, считается, что в продуктах окисления остатков *Sigillaria ovata* Sauv. из каменноугольных отложений увеличение *n*-кумаровых единиц произошло за счет декарбоксилирования других лигниновых единиц в процессе диагенеза (Logan, Thomas, 1987). Отсюда делается вывод, что наиболее вероятным источником своеобразных алкилфенолов и ароматических углеводородов был лигнин трахеофитов, измененный в результате

фossilization, хотя нельзя исключать также вклад термически модифицированных танинов.

В последнее время достаточно большой опыт накоплен по хемотаксономии позднепалеозойских растительных fossilий, в частности, каменноугольного возраста (Zodrow, Mastalerz, 2002; Pšenička et al., 2013; Kocheva et al., 2022). Дальнейшие исследования прольют свет на уникальные биофизические стратегии у ранних сосудистых растений и пути эволюции лигнина.

Хемосистематика раннепалеозойских растений имеет ряд ограничений, вызванных, прежде всего, диагенетическими и постдиагенетическими процессами, влияющими на биохимическую структуру. В настоящее время отсутствуют точные методы изучения и классификация воздействий fossilization на молекулярные структуры. Несмотря на это, набор выявленных в настоящее время биомаркеров сосудистых растений уже позволяет достаточно хорошо различать изменения в позднепалеозойских растительных сообществах. Например, сравнение высокоалкилфенольных пиролизатов из осей *Zosterophyllum* и *Psilophyton* с листовыми fossilиями голосеменных показало, что кутан был важным компонентом и у девонских растений (Ewbank et al., 1996). Поэтому преобладание *n*-алкановых поверхностных восков — особенность, отмеченную у ранних наземных растений, — можно с осторожностью использовать как дополнительный маркер параллельно с определением пиролизатов лигнина.

БАРЗАССКИЕ УГЛИ

Продуктивной толщей Барзасского угольного месторождения является барзасская свита лагунно-континентального генезиса, относящаяся к верхнеживетскому подъярису среднего отдела девона. В районе распространены в основном девонские отложения, залегающие на интенсивно дислоцированных докембрийских и нижнепалеозойских образованиях и перекрывающиеся отложениями морского нижнего карбона. Барзасская свита залегает на эффузивно-туфогенной среднедевонской толще. В ее составе преобладают красноватые и зеленовато-серые аргиллиты, песчаники с подчиненным участием конгломератов, известняков, единичными пластами и прослоями углей и маломощными силами базальтоидов. Общая мощность отложений барзасской свиты в наиболее достоверных разрезах колеблется от 200 до 300 м. Стратиграфически выше залегают преимущественно морские верхнедевонские и угленосные нижнекарбоновые отложения.

Первые указания на наличие в Кузбассе сапропелитовых углей были получены в 1914 г., когда палеоботаник М.Д. Залесский изучил образцы углей, найденные на отмели р. Томь у устья р. Спус-

ковая, и дал этому углю название “сапромиксит”, что, по мнению ученого, отражало происхождение данного вида угля (Залесский, 1915). В 1929 г. экспедицией под руководством геолога В.А. Орестова эти угли были найдены в коренных отложениях барзасской свиты в районе пос. Барзас (Залесский, 1931).

В барзасской свите прослеживается пласт “Основной” толщиной 0.8–4.8 м, с которым связана практически значимая угленосность района, и ряд пропластков сапромикситовых углей. Пласт “Основной” прослежен разведочными работами к северу и западу от пос. Барзас на 8 км по простиранию и до 1.5–2.0 км вкрест простирания (Кузнецова, 2018). Пласт состоит из различных по петрографическому составу пачек угля и породных прослоев, представленных серыми, иногда углистыми аргиллитами, переходящими в глинистые песчаники.

В составе углей преобладают компоненты группы витринита (15–74%) и липтинита (17–49%). По показателю отражения витринита ($R_o = 0.53–0.55\%$) и содержанию углерода (в среднем $C_{daf} = 82\%$) угли находятся на I стадии метаморфизма (переходные от бурых к каменным). Барзасские угли характеризуются высоким выходом первичных смол – до 15.2%. Элементный состав смолы: C – 85.86, H – 6.11, S – 0.33–0.47%. Классы барзасских углей, выделяемые по составу основного углеобразующего вещества, за исключением фюзенолитов, могут быть самыми разнообразными – от гелитолитов, липоидолитов до гумитосапропелитов.

На макроскопическом уровне барзасские угли почти целиком сложены крупными (до нескольких десятков квадратных сантиметров) фитолеймами, относящимися к родам *Orestovia* Ergolskaya и *Himanthaliopsis* Zalesky (предположительно, бурые водоросли). Каждый слой фитолеймы чаще всего неоднороден и состоит из трех последовательных полос различной окраски. В плитчатом угле наблюдается ясное ограничение покровного слоя кутиноподобного вещества при сохранившихся признаках внешней поверхности талломов. Ткани центральной части таллома превратились в гомогенную массу, сильно сократившуюся в объеме. В редких случаях можно заметить центральный тяж проводящих тканей, положение которого указывает на осевую симметрию таллома. При этом толстый покровный слой оказывается не затронутым разложением и почти полностью сохраняется, претерпев лишь разбухание. При разрушении сердцевины таллома органическая масса обогащается кутиноподобным веществом. По ряду химических показателей – содержанию углерода 82%, водорода 9.2%, изотопному составу углерода ($\delta^{13}C = -21.38\text{‰}$) – угли следовало бы отнести к классу гумитосапропелитов

(Фомин, 1990). Наличие разложенных остатков бурых водорослей и залегание пласта в морской глинисто-карбонатной толще свидетельствуют об их автохтонном накоплении и преобразовании в условиях мелководного морского бассейна. Однако наряду с водорослевым материалом, ОВ содержит разное количество остатков проводящих тканей проптеридофитов, кутикулы и спор. Залесский (Zalesky, 1933), а также Н.С. Снигиревская и Л.А. Богданова (1992) отмечали в барзасских углях, помимо остатков *Orestovia* и *Himanthaliopsis*, также и присутствие плауновидных *Barsassia ornata* Zalesky из семейства *Asteroxylaceae*. Все это является следствием привноса чуждого данной обстановке материала с находящегося по соседству проточного торфяного болота.

А.А. Ларищев (1947) считал, что в формировании концентрированного ОВ Барзасского р-на принимают участие различные типы органических остатков. Отметив крайнюю неоднородность исходного ОВ, он предложил за этим агломератом закрепить название барзассит.

Роды *Orestovia* и *Himanthaliopsis*, фитолеймы которых составляют основную массу барзасских углей, относятся к своеобразной группе растений неопределенного систематического положения, получивших название *Orestovia*-подобных. Помимо указанных родов, к этой группе относится также род *Schuguria* Tschirkova-Zaleskaya, распространенный в средне–верхнедевонских отложениях Восточно-Европейской платформы, а также, возможно, в Китае. Все *Orestovia*-подобные растения характеризуются очень простой макроморфологией и толстой “кутикулой” (оболочкой, устойчивой к мацерации, хотя, возможно, отличающейся по своему химическому составу от обычной кутикулы высших растений). Признаки, по которым различаются роды и виды *Orestovia*-подобных растений, относятся к структуре “кутикулы” и, как правило, изучаются в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ).

История морфолого-таксономического исследования *Orestovia*-подобных растений подробно рассмотрена в работе А.В. Гоманькова (2019). Палеоботаники относят эти растения к водорослям (Залесский, 1915, 1931; Ищенко, Ищенко, 1981), высшим растениям, близким к проптеридофитам (Ергольская, 1934, 1936; Чиркова-Залесская, 1957; Снигиревская, 1993; Gensel, Johnson, 1994; Snigirevskaya, Nadler 1994; Броушкин, Горденко, 2012, 2016); некоторые считают их представителями особой промежуточной группы, осваивавшей девонскую сушу (Krassilov, 1981; Krassilov, Polevova, 2012). Наиболее веским аргументом в пользу отнесения *Orestovia*-подобных растений к водорослям Гоманьков (2019) считает обнаружение у рода *Himanthaliopsis* органов размножения, сход-

ных с многогнездными спорангиями или гаметангиями бурых водорослей.

Для прояснения вопроса о том, к каким высшим таксонам относятся указанные роды, нами проведены хемосистематические исследования этих фитофоссилий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В ходе настоящего исследования изучались фитолеймы из двух местонахождений: Барзас (р. Дедушкина в пределах пос. Барзас Кемеровской обл.; барзасская свита, верхнеживетский подъярус, средний девон; колл. М.Д. Залесского и А.Р. Ананьева) и Михайловский карьер (в 5 км к юго-востоку от г. Железнодорожск Курской обл.; старооскольский надгоризонт, живетский ярус, средний девон; сборы А.Е. Брусенцева, 2013 г.). Фитолеймы из местонахождения Барзас (образцы БИН РАН №№ 4734/64, 4734/65, 4734/67; образец для химического анализа Ф-1) относятся к видам *Himanthaliopsis sniatkovii* Zalesky и *Orestovia devonica* Ergolskaya и почти целиком слагают уголь Барзасского месторождения. Для сравнения исследовались фитолеймы из Михайловского карьера (образец БИН РАН № 1856/3, образец для химического анализа Ф-2). Они относятся к виду *Schuguria ornata* Tschirkova-Zaleskaya и хотя не образуют пластов угля, имеющих промышленное значение, но также встречаются в виде массовых скоплений в стенке карьера. В обоих местонахождениях массовые скопления фитолейм позволили нам получить их в количествах, достаточных для химического анализа.

Для изучения микроморфологии фитолейм и определения их видовой принадлежности они отделялись от общей массы с помощью скальпеля и иглы и затем подвергались стандартной процедуре мацерации: в течение трех–шести часов выдерживались в смеси Шульце (концентрированная азотная кислота + бертолетова соль) и промывались аммиаком для растворения углистого вещества и выделения чистых “кутикул”. Выделенные таким образом “кутикулы” заделывались в препараты для изучения в световом микроскопе или помещались на столики и изучались в СЭМ JEOL JSM-35C.

С целью проверки гипотезы о наличии или отсутствия лигнина в составе фитолейм применялись методы ЭПР-спектроскопии и пиролитической газовой хромато-масс-спектрометрии. Использование ЭПР-спектроскопии объясняется тем, что отличительной особенностью лигнина как природного полимера является наличие парамагнитных свойств, обусловленных присутствием в макромолекуле стабильных свободных феноксильных радикалов, имеющих характерные

значения g-фактора. Спектры ЭПР получены на радиоспектрометре SE/X-2547 Radio PAN при комнатной температуре. В качестве эталона концентрации парамагнитных центров использован сертифицированный образец ДФПГ 910-06/07 с количеством спинов 1.96×10^{17} . Концентрации углеродных радикалов определялись методом двойного интегрирования линий в спектрах ЭПР образца и эталона. Пиролиз образцов проводили с помощью газового хромато-масс-спектрометра GCMS-QP2010 Plus с пиролизером EGA/PY-3030D (Frontier lab, Japan) плавным нагревом от 100 до 900°C со скоростью 50°C/мин. Образующиеся вещества отдували гелием и конденсировали при температуре –30°C.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ

Изученные фитолеймы из местонахождения Барзас относятся к видам *Himanthaliopsis sniatkovii* и *Orestovia devonica*. Все они имеют лентовидный облик и ширину 0.5–3 см (могут несколько сужаться к одному из концов), часто бывают дуговидно изогнутыми (табл. XV, фиг. 1; см. вклейку). Очень редко наблюдается равная или неравная дихотомия талломов; ни верхушки, ни основания талломов в нашем материале не наблюдались. На макроскопическом уровне фитолеймы видов *H. sniatkovii* и *O. devonica* почти неотличимы друг от друга. Главное отличие заключается в том, что на поверхности фитолейм *O. devonica* располагаются многочисленные папиллы диаметром около 100 мкм, благодаря чему эта поверхность кажется шагреновой (табл. XV, фиг. 5). На поверхности фитолейм *H. sniatkovii* (табл. XV, фиг. 2) также могут наблюдаться округлые бугорки, соответствующие секреторным клеткам (СК), но они имеют примерно вдвое большие размеры, менее правильную форму и располагаются значительно реже, чем папиллы *O. devonica*. При изучении фитолейм с помощью бинокля указанные различия можно заметить (и то не всегда) лишь при больших увеличениях, а вполне отчетливыми они становятся только в случае применения светового или сканирующего электронного микроскопа.

Снаружи фитолеймы обоих видов покрыты оболочкой, устойчивой к мацерации (“кутикулой”). Ее толщина составляет, как правило, 2–10 мкм, но иногда может достигать 75 мкм. Такая толстая “кутикула” обычно пронизана округлыми порами и имеет губчатую структуру (табл. XV, фиг. 3), что не характерно для настоящей кутикулы высших растений. Возможно, такие фитолеймы с толстой “кутикулой” следует относить к отдельному виду рода *Himanthaliopsis*, хотя, как показано на фиг. 4 таблицы А из работы Залесского (1915), толщина “кутикулы” у *H. sniatkovii* может

очень сильно меняться даже в пределах одного экземпляра. Внутренняя поверхность “кутикулы” (табл. XV, фиг. 7) у *O. devonica* и *H. sniatkovii* выглядит одинаково. Она несет очень пологие валики, соответствующие радиальным стенкам клеток покровной ткани. Таким образом, клеточная структура покровной ткани выражена на “кутикуле” крайне неотчетливо. Кроме валиков, соответствующих радиальным стенкам клеток покровной ткани, внутренняя поверхность “кутикулы” несет ямки (они соответствуют бугоркам на внешней поверхности) с остатками СК. СК сохраняются в виде “кутикулы” своей внешней стенки, разделенной щелью, которая соответствует апертуре. Часто “кутикула” заходит внутрь этой щели, образуя вдоль нее тонкий гребень (табл. XV, фиг. 6). У *H. sniatkovii* в ямках, соответствующих СК, иногда (по-видимому, вторично) развиваются друзы кристаллов кварца. Разрастаясь, они могут прорывать “кутикулу” и выступать на ее внешней поверхности (табл. XV, фиг. 4).

Фитолеймы из местонахождения Михайловский карьер относятся к виду *Schuguria ornata*. Внешне они сходны с фитолеймами *H. sniatkovii* и *O. devonica* — линейные, лентовидные, имеют ширину 1.5–2 см (табл. XVI, фиг. 1; см. вклейку). “Кутикула” прорвана многочисленными отверстиями неправильной формы, образующимися на месте СК. Внешняя поверхность “кутикулы” гладкая (табл. XVI, фиг. 5), а внутренняя несет ребра высотой до 35 мкм, соответствующие радиальным стенкам клеток покровной ткани (табл. XVI, фиг. 2). Благодаря этому клеточная структура покровной ткани вполне отчетливо выражена на внутренней поверхности “кутикулы” (табл. XVI, фиг. 4). Большинство клеток покровного слоя четырех- или пятиугольные, вытянуты вдоль таллома и собраны в правильные ряды, также ориентированные вдоль таллома. Вблизи СК неспециализированные клетки покровного слоя становятся более изометричными и обычно образуют несколько (до шести) более или менее правильных колец вокруг СК. “Кутикула” СК очень тонкая (1.5–2 мкм), но, по мере удаления от СК, становится все толще, и вдали от СК у обычных вытянутых клеток покровного слоя она достигает толщины 30–40 мкм, почти полностью маскируя ребра, соответствующие радиальными стенкам. Сами СК округлые или слегка овальные. В центре “кутикулы” СК с ее внутренней стороны наблюдается усложнение, соответствующее апертуре (табл. XVI, фиг. 4). Оно имеет вид кольца, образованного тонкими концентрическими складками, внутри которого проходит тонкий вертикальный гребень. Этот гребень, вероятно, образован “кутикулой”, заходящей в щель, которая располагалась на внешней стенке СК. На внешней поверхности “кутикулы” апертурой СК выражены в виде бубликообразных валиков, располагающихся над

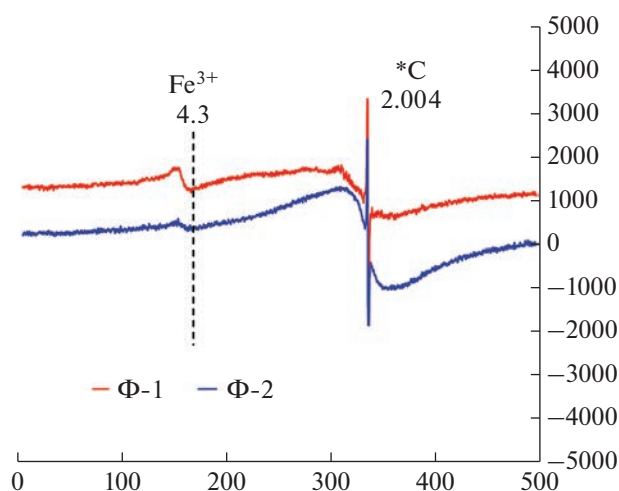


Рис. 1. Обзорный ЭПР-спектр образцов фитолейм. Обозначения: Ф-1 — фитолеймы *Himanthaliopsis sniatkovii* Zalesky и *Orestovia devonica* Ergolskaya из местонахождения Барзас (обр. БИН РАН №№ 4734/64, 4734/65, 4734/67); Ф-2 — фитолеймы *Schuguria ornata* Tschirkova-Zalesskaya из Михайловского карьера (обр. БИН РАН № 1856/3).

теми местами, где на внутренней стороне “кутикулы” находится кольцо концентрических складок (табл. XVI, фиг. 3).

В ЭПР-спектрах изученных образцов (рис. 1) регистрируется узкая интенсивная линия с *g*-фактором, отвечающим значению этого показателя для феноксильного радикала (Ф-1 — 2.0032 и Ф-2 — 2.0038). Линии имеют форму, близкую к лоренцевой. Кроме того, отметим, что в обзорных ЭПР-спектрах обоих образцов фитолейм присутствует характерная линия Fe^{3+} , *g*-фактор которой равен 4.3. Этот сигнал обусловлен ионами Fe^{3+} в октаэдрических позициях с предельно сильным ромбическим искажением. Концентрация свободных углеродных радикалов составляет 12 и 8.5×10^{17} спин/г для Ф-1 и Ф-2 соответственно. То есть, по результатам ЭПР-спектроскопии для исследованных образцов фитолейм можно отметить два обстоятельства. Во-первых, зафиксировано наличие парамагнитных свойств, что является характерным для всех лигнинов. И во-вторых, величины концентрации свободных углеродных радикалов близки значениям этого показателя для современных лигнинов.

Анализ низкомолекулярных продуктов деградации методом пиролитической газовой хромато-масс-спектрометрии (табл. 1) позволяет по образующимся низкомолекулярным продуктам пиролиза в той или иной мере реконструировать нативную структуру исходного химического соединения. Результаты показывают, что фенольными соединениями пиролиза, общими для обоих исследуемых образцов фитолейм, являются

Таблица 1. Низкомолекулярные продукты пиролиза среднедевонских фитолейм (по данным пиролитической газовой хромато-масс-спектрометрии)

Соединение	Время, мин	Отнесение
Обр. Ф-1*		
Фенол	12.17	Н-структура
2-метилфенол	15.53	Н-структура
4-метилфенол	16.53	Н-структура
Обр. Ф-2**		
Фенол	12.32	Н-структура
2-метилфенол	15.62	Н-структура
4-метилфенол	16.69	Н-структура
2,5-диметилфенол	19.66	Н-структура
2,4-диметилфенол + 2,3-диметилфенол	20.11	Н-структура
3-этилфенол	21.10	Н-структура
4-(1-метилэтил)фенол	24.25	Н-структура
4-этил-3-метилфенол	24.49	Н-структура

* Фитолеймы *Himanthaliopsis sniatkovii* Zalesky и *Orestovia devonica* Ergolskaya из местонахождения Барзас (образцы БИН РАН №№ 4734/64, 4734/65, 4734/67).

** Фитолеймы *Schuguria ornata* Tschirkova-Zaleskaya из Михайловского карьера (образец БИН РАН № 1856/3).

фенол, 2-метилфенол и 4-метилфенол. Обр. Ф-2 характеризуется большим разнообразием низкомолекулярных структур, но все они также относятся к *n*-кумаровому типу (Н-типу).

Это означает, что гипотетический протолигнин, присутствовавший в среднедевонских фитолеймах, можно охарактеризовать как композиционно однородный, построенный только из Н-единиц. Следует отметить, что подобный лигнин в высших растениях пока не обнаружен. Однако не следует исключать, что это будет сделано в обозримом будущем, что доказывалось недавним открытием так называемого С-лигнина, построенного исключительно из единиц кофейного спирта (Wang et al., 2020).

Таким образом, ароматический характер вещества, его парамагнетизм и присутствие определенных фенолов в продуктах пиролиза (табл. 1) являются вескими признаками его лигнинной природы.

Присутствие лигнина в тканях *Himanthaliopsis*, *Orestovia* и *Schuguria* представляется весьма важным для хемосистематики девонских растений, хотя, как следует из ретроспективного анализа (раздел “Хемосистематика палеозойских фоссилей”), само по себе оно и не позволяет сделать однозначный вывод о принадлежности изученных фитофоссилей к высшим растениям или к водорослям. Полученные нами результаты можно рассматривать в качестве пилотного проекта в развитии нового в российской науке научного направления — хемосистематики палеозойских фитофоссилей.

Исследования проводятся в рамках Государственного задания (НИР) Ин-та геологии, частично Ин-та биологии (№ 122040600024-5) ФИЦ Коми НЦ УрО РАН и Ботанического ин-та им. В.Л. Комарова (БИН) РАН (тема госзадания № АААА-А19-119021190031-8). Результаты получены с использованием оборудования Центра коллективного пользования УрО РАН “Геонаука” и ЦКП БИН РАН. Авторы выражают благодарность Е.М. Тропникову и Л.А. Карцевой за помощь в проведении работ на СЭМ, В.П. Лютоеву за съемку ЭПР-спектров, а также С.А. Покрышкину (ЦКП НО “Арктика” Северного (Арктического) федерального ун-та им. М.В. Ломоносова) за проведение пиролитической газовой хромато-масс-спектрометрии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Броушкин А.В., Горденко Н.В. Древнейшие сосудистые растения и их влияние на окружающую среду // Ранняя колонизация суши. М.: ПИН РАН, 2012. С. 157–176.
- Броушкин А.В., Горденко Н.В. Девонская флора Среднего–Нижнего Поволжья // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2016. Т. 10. № 1. С. 14–33.
- Гоманьков А.В. *Orestovia*-подобные растения из девона России: морфология и таксономическое положение // *Lethaea rossica*. 2019. Т. 18. С. 16–31.
- Кузнецова Л.В., Анферов Б.А., Патраков Ю.Ф. Барзасское месторождение сапропелитовых углей: перспективы комплексного освоения // Изв. УГГУ. 2018. Вып. 1(49). С. 62–67.
- <https://doi.org/10.21440/2307-2091-2018-1-62-67>

- Ергольская З.В. Новые данные о происхождении барзасских углей // Химия твердого топлива. 1934. Т. 5. Вып. 1. С. 32–39.
- Ергольская З.В. Петрографическое изучение барзасских углей // Тр. ЦНИГРИ. 1936. Вып. 70. С. 3–54.
- Залесский М.Д. Естественная история одного угля. Петроград, 1915. 75 с. (Тр. Геол. ком. Нов. сер. Вып. 139).
- Залесский М.Д. О генезисе барзасских сапромикситов // Изв. АН СССР. Отд. мат. и естеств. наук. 1931. № 3. С. 401–402.
- Ищенко Т.А., Ищенко А.А. Среднедевонская флора Воронежской антеклизы. Киев: Наук. думка, 1981. 112 с.
- Каширцев В.А., Москвин В.И., Фомин А.Н., Чалая О.Н. Терпановые и стерановые углеводороды в углях различных генетических типов Сибири // Геол. и геофизика. 2010. Т. 51. № 4. С. 516–524.
- Ларищев А.А. Угли типа барзасских на восточном склоне Северного Урала // Уч. зап. ТГУ. 1947. № 7. С. 126–131.
- Мейен С.В. Первые “сухопутные” растения // Природа. 1989. № 5. С. 17–20.
- Снигиревская Н.С. О принадлежности *Orestovia voronejiensis* T. Istchenko et A. Istchenko (средний девон, Воронежская антеклизы) к высшим растениям // Палеонтол. журн. 1993. № 4. С. 133–137.
- Снигиревская Н.С., Богданова Л.А. Находка устьиц и ксилемы у растений рода *Barsassia* (Asteroxylaceae) из среднего девона Кузнецкого бассейна и некоторые аспекты стоматографического исследования древних растений // Бот. журн. 1992. Т. 76. № 1. С. 58–66.
- Чиркова-Залеская Е.Ф. Деление терригенного девона Урало-Поволжья на основании ископаемых растений. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 140 с.
- Boyce K.C., Cody G.D., Fogel M.L. et al. Chemical evidence for cell wall lignification and the evolution of tracheids in early Devonian plants // Int. J. Plant Sci. 2003. V. 164. № 5. P. 691–702.
- Davin L.B., Lewis N.G. Lignin primary structures and dirigent sites // Curr. Opin. Biotechnol. 2005. № 16. P. 407–415.
- De Leeuw J.W., Largeau C. A review of macromolecular compounds that comprise living organisms and their role in kerogen, coal and petroleum formation // Organic Geochemistry. Principles and Applications / Eds. Engel M.H., Macko S.A. N.Y.: Plenum Press, 1993. P. 23–72.
- Ewbank G., Edwards D., Abbott G.D. Chemical characterization of Lower Devonian vascular plants // Org. Geochem. 1996. V. 25. № 8. P. 461–473. <https://doi.org/10.1086/658929>
- Ferrer J.-L., Austin M.B., Steward C., Noel J.P. Structure and function of enzymes involved in the biosynthesis of phenylpropanoids // Plant Physiol. Biochem. 2008. V. 46. P. 356–370.
- Gensel P.G., Johnson N.G. The cuticular structure and stomatal organization of *Orestovia* sp. cf. *O. petzii* from the Kuznetsk Basin, Western Siberia // Palaeontogr. Abt. B. 1994. Bd 233. Lfg. 1–6. P. 1–10.
- Hedges J.I., Cowie G.L., Ertel J.R. et al. Degradation of carbohydrates and lignins in buried woods // Geochim. Cosmochim. Acta. 1985. V. 49. P. 701–711.
- Hedges J.I., Mann D.C. The lignin geochemistry of marine sediments from the southern Washington coast // Geochim. Cosmochim. Acta. 1979. V. 43. P. 1809–1818.
- Kaneko M., Ohnishi Y., Horinouchi S. Cinnamate: Coenzyme A ligase from the filamentous bacterium *Streptomyces coelicolor* A3(2) // J. Bacteriol. 2003. V. 185. P. 20–27.
- Kocheva L., Karmanov A., Telnova O. et al. Structural and chemical features of seed fossils from Paleozoic and Mesozoic sedimentary strata // Organic Geochemistry. 2022. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.104370>
- Krassilov V. *Orestovia* and the origin of vascular plants // Lethaia. 1981. V. 14. P. 235–250.
- Krassilov V., Polevova S. Devonian thalloid plants (*Orestoviaceae*) and associated spore tetrads // The Palaeobotanist. 2012. V. 61. P. 359–372.
- Logan K.J., Thomas B.A. Distribution of lignin derivatives in plants // The New Phytologist. 1985. V. 99. P. 571–585.
- Logan K.J., Thomas B.A. The distribution of lignin derivatives in fossil plants // The New Phytologist. 1987. V. 105. P. 157–173.
- Niklas K.J., Pratt L.M. Evidence for lignin-like constituents in Early Silurian (*Llandoveryan*) // Plant Fossils Sci. 1980. V. 209. P. 396–397.
- Orem W.H., Neuzil S.G., Lerch H.E., Cecil C.B. Experimental early-stage coalification of a peat sample and a peatified wood sample from Indonesia // Organic Geochemistry. 1996. V. 24. P. 111–125.
- Pšenička J., Zodrow E.L., D'Angelo J.A. Sterile foliage of fertile *Sydneia manleyi* and synangial chemistry (eusporangiate fern, late Asturian, Canada): a new subfamily *Sydneideae* // Folia. 2014. V. 47. P. 1–13. <https://doi.org/10.2478/fbpg-2013-0005>
- Raven J.A. Land plant biochemistry // Phil. Trans. Roy. Soc. London, B. 2000. V. 355. P. 833–846.
- Snigirevskaya N.S., Nadler Yu.S. Habit and relationships of *Orestovia* (Middle Devonian) // Palaeontogr. Abt. B. 1994. Bd 233. Lfg. 1–6. P. 11–18.
- Telnova O.P., Marshall J.E.A., Kocheva L.S., Karmanov A.P. Lignin of ancient plant fossils // Paleontol. J. 2022. V. 56. № 9. P. 1055–1066. <https://doi.org/10.1134/S0031030122090076>
- Wang S., Su S., Xiao L.P. et al. Catechyl lignin extracted from Castor seed coats using deep eutectic solvents: Characterization and depolymerization // ACS Sustainable Chemistry & Engineering. 2020. V. 8. № 18. P. 7031–7038.
- Wilson J.P., Fischer W. Geochemical support for a climbing habit within the Paleozoic seed fern genus *Medullosa* // Intern. J. Plant Sci. 2011. V. 172. № 4. P. 586–598. <https://doi.org/10.1086/658929>
- Zalessky M. D. Observations sur trois végétaux nouveaux paléozoïques // Изв. АН СССР. Отд. мат. и естеств. наук. 1933. № 9. С. 1387–1390.
- Zodrow E.L., D'Angelo J.A., Cleal C.J. 3d chemometric model and frond architecture of *Alethopteris ambigua* (*Medullosales*): Implications for reconstruction and taxonomy // Palaeontogr. Abt. B. 2017. Bd 295. P. 91–133.
- Zodrow E.L., Mastalerz M. FTIR and py-GC-MS spectra of true-fern and seed-fern sphenopterids (Sydney Coalfield, Nova Scotia, Canada, Pennsylvanian) // Int. J. Coal Geol. 2002. V. 51. P. 111–127.

Объяснение к таблице XV

Фиг. 1–7. *Orestovia devonica* Ergolskaya и *Himanthaliopsis sniatkovii* Zalessky: 1 — *O. devonica*, общий вид фитолеймы, экз. № 4734/65-7, длина линейки 5 мм; 2 — *H. sniatkovii*, верхняя поверхность “кутикулы” в СЭМ, экз. № 4734/64-3, длина линейки 500 мкм; 3 — *H. sniatkovii*, скол “кутикулы” в СЭМ, экз. № 4734/67-1, длина линейки 20 мкм; 4 — *H. sniatkovii*, друза кристаллов кварца, прорвавшая “кутикулу” и выступающая на ее внешней поверхности, в СЭМ, экз. № 4734/64-2, длина линейки 100 мкм; 5 — *O. devonica*, верхняя поверхность “кутикулы” в СЭМ, экз. № 4734/65-7, длина линейки 200 мкм; 6 — *O. devonica*, “кутикула” секреторной клетки в СЭМ, экз. № 4734/65-7, длина линейки 20 мкм; 7 — *O. devonica*, общий вид внутренней поверхности “кутикулы” с двумя секреторными клетками в СЭМ, экз. № 4734/65-7, длина линейки 200 мкм; Кемеровская обл., р. Дедушкина в пределах пос. Барзас; средний девон, верхнеживетский подъярус, барзасская свита.

Объяснение к таблице XVI

Фиг. 1–5. *Schuguria ornata* Tschirkova-Zalesskaya: 1 — общий вид фитолеймы, экз. № 1856/3-3, длина линейки 5 мм; 2 — скол “кутикулы” в СЭМ, сверху — гладкая внешняя поверхность, внизу — внутренняя поверхность с выступающими ребрами, которые соответствуют радиальным стенкам клеток покровной ткани, экз. № 1856/3-2, длина линейки 20 мкм; 3 — внешняя поверхность кутикулы с апертурой секреторной клетки в СЭМ (“кутикула” секреторной клетки частично разорвана), экз. № 1856/3-3, длина линейки 20 мкм; 4 — внутренняя поверхность “кутикулы” с секреторной клеткой в СЭМ, экз. № 1856/3-2, длина линейки 100 мкм; 5 — внешняя поверхность “кутикулы” с многочисленными отверстиями на месте секреторных клеток в СЭМ, экз. № 1856/3-3, длина линейки 500 мкм; Курская обл., в 5 км к юго-востоку от г. Железногорск, местонахождение Михайловский карьер; средний девон, живетский ярус, старооскольский надгоризонт

Results of Morphological and Physico-Chemical Investigations of Compressions of the Ancient Coal-Forming Plants

O. P. Telnova¹, A. V. Gomankov², L. S. Kocheva¹, A. P. Karmanov³

¹*Institute of Geology, Komi Scientific Center, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, 167982 Russia*

²*Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St.-Petersburg, 197022 Russia*

³*Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, 167982 Russia*

Orestovia-like plants are coal-forming for some of the most ancient in the history of the Earth, Devonian coals. Their complex study has been being completed without using the possibilities of chemosystematics for the Palaeozoic fossil plants. The morphology and material composition of plant compressions are described. EPR spectroscopy has shown the presence of paramagnetic properties in the studied compressions, a specific feature of lignins and products of their transformation. The method of pyrolytic chromato-mass spectrometry established the aromatic nature of organic matter, structurally similar to lignin and built exclusively from p-coumaric units.

Keywords: *Orestovia*-like plants, lignin, chemosystematics